

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

JULIANA STRIEDER PHILIPSEN

**Nicho isotópico de espécies de peixes simpátricas em uma planície de
inundação neotropical**

Maringá
2012

JULIANA STRIEDER PHILIPSEN

**Nicho isotópico de espécies de peixes simpátricas em uma planície de
inundação neotropical**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais.

Área de concentração: Ciências Ambientais.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Evanilde Benedito

Maringá
2012

"Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)"
(Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

P552n Philippsen, Juliana Strieder, 1984-
Nicho isotópico de espécies de peixes simpátricas em uma planície de inundação neotropical / Juliana Strieder Philippsen. -- Maringá, 2012.
30 f. : il.(algumas color.).
Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2012.
Orientadora: Profª. Drª. Evanilde Benedito.
1. *Hoplias* sp1, *H.* sp2, *H.* sp3 (Erythrinidae) - Autoecologia - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Espécies exóticas e nativas – Nicho isotópico – Interações tróficas.
I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 22. ed. -597.48172609816
NBR/CIP - 12899 AACR/2

JULIANA STRIEDER PHILIPSEN

**Nicho isotópico de espécies de peixes simpátricas em uma planície de
inundação neotropical**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof.^a Dr.^a Evanilde Benedito

Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof.^a Dr.^a Rosana Mazzoni

Universidade Federal do Rio de Janeiro

Prof. Dr. Weferson Júnio da Graça

Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Aprovada em: 10 de Agosto de 2012.

Local de defesa: Anfiteatro Prof. “Keshiyu Nakatani”, Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

AGRADECIMENTOS

À minha orientadora, Prof^a. Dr^a. Evanilde Benedito, pelo incentivo, auxílio e orientação desde o início da minha vida acadêmica.

Aos meus pais, que mesmo longe geograficamente, sempre se fizeram próximos e presentes. Incentivando e dando todo o amor e suporte necessários para que eu pudesse realizar meus sonhos e objetivos. Este é mais um que está sendo alcançado!

Às minhas irmãs, Gi e Adri, com quem eu sempre pude contar como segundas mães para o Gabriel, quando foi necessário me ausentar. Principalmente pelo amor e amizade, e também pelo esforço e paciência em sempre me ajudarem a entender a Física, a Matemática e a Estatística, desde os tempos de escola, minhas professorinhas queridas!

Ao Gabrielzinho querido, por todo o amor que você tem por mim e pela paciência que sempre teve pelas minhas ausências e, quando a mamãe não podia brincar ou assistir filme porque precisava “tudá”. Eu sei que quando você crescer entenderá essas coisas de adulto. Essa vitória também é por você e é para você!

Às minhas amigas queridas: Pat, Xuxa e Ana, sempre presentes nos bons e maus momentos. Vocês também são fundamentais para que minha vida seja feliz e contente do jeito que é!

À Val, Sofia, Alinoca, Vivi, Ange, Leandro e Murilo Citelli, pela amizade. Mesmo não nos vendo diariamente a amizade de vocês é muito importante para mim e agradeço sempre por tê-los em minha vida.

Aos amigos de laboratório, Xuxa, Pat, Gi e Gustavo pela ajuda diária nos pequenos e grandes problemas, pela companhia, paciência e momentos de descontração.

Ao Laboratório de Limnologia do Nupélia, em nome de Maria do Carmo, pela ajuda e paciência em calibrar a balança para que a pesagem das amostras puder ser o mais próximo possível da exatidão.

À CAPES pela bolsa de Mestrado e ao PROEX pelo apoio financeiro necessário para realização desta dissertação.

Ao Nupélia e PEA pelo apoio logístico;

À Salete e ao João, por toda a ajuda na obtenção de referências necessárias ao desenvolvimento do trabalho.

À Aldenir e Jocemara pela assistência em todas as etapas deste mestrado;

Ao Jaime, pela confecção do mapa;

E à Banca Examinadora, por todas as contribuições para melhoria da dissertação.

Nicho isotópico de espécies de peixes simpátricas em uma planície de inundação neotropical

RESUMO

Investigar as fontes de energia e o nicho isotópico de três espécies de peixes, sendo uma exótica da bacia do baixo rio Paraná e duas nativas do alto rio Paraná para analisar as possíveis diferenças. A principal fonte de carbono foi a mesma para as três espécies, as macrófitas C_3 , contribuindo com 84%, 78,3% e 32% para *H. sp1*, *H. sp2* e *H. sp3*, respectivamente. Por meio de métricas isotópicas observou-se sobreposição de nicho isotópico entre uma das espécies nativas, *H. sp2*, e a exótica *H. sp1*, enquanto entre as nativas não. *Hoplias sp1* e *H. sp2* apresentaram valores muito similares para as métricas isotópicas e ocupam o mesmo nível trófico. A nativa *H. sp3* pode ter uma capacidade de explorar uma maior variedade de recursos, refletida nos altos valores das métricas isotópicas. Os resultados encontrados podem ser um indicativo de competição interespecífica por recursos entre *H. sp1* e *H. sp2*, devido à sobreposição de nicho isotópico, e uma estratégia de ampliação de nicho por parte da espécie nativa *H. sp3* a fim de manter sua população viável no ambiente. Acredita-se que *H. sp2* possa ter adotado estratégias distintas de forrageamento entre jovens e adultos, o que pode minimizar a competição intraespecífica e favorecer sua sobrevivência e manutenção populacional mesmo com a possível competição infligida pela espécie exótica.

Palavras-chave: Espécie exótica. Interação trófica. Competição. Carbono basal. Métricas de Layman.

Isotopic niches of sympatric fish species in a Neotropical floodplain

ABSTRACT

This study investigated the energy sources and the isotopic niche of three fish species, one of them exotic from the lower Paraná River basin, and two natives from the upper Paraná river. The main carbon sources is the same to all species, the C₃ macrophytes, with 84%, 78,3% e 32% to *H. sp1*, *H. sp2* e *H. sp3*, respectively. Through isotopic metrics it was observed that there was isotopic niche overlap between a native species *H. sp2* and exotic *H. sp1*, while among native species there was not. *Hoplias sp1* and *H. sp2* showed very similar values for the isotopic metrics and occupied the same trophic level. The native *H. sp3* seems to have an ability to explore greater variety of resources, reflected in the higher values for the isotopic metrics. These results may be indicative of interspecific competition for resources between *H. sp1* and *H. sp2* due to isotopic niche overlap, and a strategy of expanding niche of native species *H. sp3* to maintain viable population in the environment. It is believed that *H. sp2* may have adopted different foraging strategies among juveniles and adults, which may minimize intraspecific competition and promote their survival and maintenance of population even with the possible competition imposed by exotic species.

Keywords: Exotic species. Trophic interactions. Competition. Basal carbon. Layman's metrics.

Dissertação elaborada e formatada
conforme as normas da publicação
científica *Freshwater Biology*.

Disponível em:

<[http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)1365-2427](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1365-2427)>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	10
2	MATERIAL E MÉTODOS.....	11
2.1	ÁREA DE ESTUDO	11
2.2	ESPÉCIES ESTUDADAS	12
2.3	COLETA DOS DADOS.....	12
2.4	ANÁLISE DOS DADOS	13
3	RESULTADOS	15
3.1	MODELOS DE MISTURA ISOTÓPICOS	15
3.2	MÉTRICAS DE LAYMAN E NÍVEL TRÓFICO.....	15
4	DISCUSSÃO.....	16
	REFERÊNCIAS	19
	APÊNDICE A – Tabela.....	23
	APÊNDICE B – Figuras.....	24

1 INTRODUÇÃO

A introdução de uma espécie, não nativa, em um ecossistema, tem grande probabilidade de apresentar riscos ecológicos se a mesma for capaz de estabelecer sua população com sucesso nesse ambiente (Gozlan & Newton, 2009), resultando em possíveis relações danosas às espécies nativas (Gozlan *et al.*, 2010). Entre os animais aquáticos, os peixes representam um dos grupos que mais são introduzidos (Gozlan, 2008). As espécies não nativas têm sido introduzidas, intencionalmente ou não, por meio das mais diversas atividades humanas (Gozlan *et al.*, 2010).

A coexistência e as interações entre as espécies vêm sendo investigadas através dos conceitos de nicho postulados por Grinnell, Elton e Hutchinson (Newsome *et al.*, 2007; Colwell & Rangel, 2009). Diferenças na largura de nicho podem ser demonstradas por meio de características morfológicas, da ecologia trófica e do uso do habitat. A largura do nicho trófico, calculado usando a diversidade da dieta, é o componente do espaço de nicho mais frequentemente estudado (Bearhop *et al.*, 2004) e é de fundamental importância para o entendimento da estrutura da teia alimentar, do uso dos recursos e das interações tróficas nos ecossistemas aquáticos (Chen *et al.*, 2011). Além disso, estes estudos também têm aplicações práticas ao acessar os possíveis impactos de espécies exóticas sobre as nativas (Clarke, Videgar & Bennett, 2005; Pound *et al.*, 2011).

A análise de isótopos estáveis vem se tornando uma ferramenta muito útil em trabalhos que investigam a ecologia trófica de espécies nativas e exóticas (Cucherousset *et al.*, 2012; Jackson *et al.*, 2012). Recentemente, tem sido argumentado sobre a possibilidade de se usar as razões isotópicas ($^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ e $^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$) dos tecidos dos consumidores para representar o nicho trófico de uma espécie (Bearhop *et al.*, 2004; Grey, 2006), formalizando o conceito de nicho isotópico (Newsome *et al.*, 2007). Estas razões isotópicas podem ser utilizadas uma vez que se conhece que estes valores refletem àqueles de sua dieta (Jackson *et al.*, 2011). Os animais possuem composição isotópica semelhante à de sua dieta em relação ao $\delta^{13}\text{C}$, devido ao seu fator de discriminação variar de 0‰ a 1‰, ao longo da cadeia trófica, enquanto que o $\delta^{15}\text{N}$ varia de 3‰ a 5‰ a cada nível trófico (Peterson & Fry, 1987; Vander Zanden & Rasmussen, 2001; Post, 2002). Dados isotópicos são rotineiramente apresentados em biplots ($\delta^{13}\text{C}$ no eixo x e $\delta^{15}\text{N}$ no eixo y), onde os valores isotópicos do tecido destes animais podem

ser representados no espaço delta ou isotópico (δ), delineando o nicho isotópico de uma espécie (Newsome *et al.*, 2007; Quevedo, Svanbäck & Eklöv, 2009; Jackson *et al.*, 2011). Variações individuais nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ dentro de uma população podem fornecer informações úteis sobre a ecologia trófica da mesma (Bearhop *et al.*, 2004; Layman *et al.*, 2007).

Considerando que uma análise compreensiva sobre os padrões de uso e partição de recursos alimentares são necessários para clarificar como as espécies exóticas naturalizadas interagem com as nativas (Vitule, Skóra & Abilhoa, 2012), este trabalho buscou caracterizar os nichos isotópicos de duas espécies nativas (*H. sp2* e *H. sp3*) e uma exótica (*H. sp1*) que ocorrem em uma planície de inundação neotropical. Além disso, investigou-se aspectos da estrutura trófica, a partir das métricas de Layman (Layman *et al.*, 2007), e identificou-se a principal fonte basal de carbono que sustenta a cadeia alimentar destas espécies. Sabe-se que a população da espécie exótica *H. sp1* está estabelecida na área de estudo (Hauser & Benedito, 2012) e que diferenças ecomorfológicas (Gimenes, unpubl. data), reprodutivas (Santos, unpubl. data) e nos atributos populacionais (Hauser & Benedito, 2012) já foram detectadas para estas três espécies, porém, por tratar-se de espécies que pertencem à mesma guilda trófica, acredita-se que haja grande sobreposição de nicho isotópico entre elas.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 ÁREA DE ESTUDO

As coletas foram realizadas na planície de inundação do alto rio Paraná, que possui aproximadamente 200 km de extensão, localizada entre a foz do rio Paranapanema e o reservatório de Itaipu (22°00' a 23°00'S; 53°00' a 53°45'O) e representa o último trecho não represado do alto rio Paraná, em terras brasileiras (Agostinho, Júlio Júnior & Petreire Junior, 1994). As amostras foram obtidas em nove estações de coleta: rio Baía, lagoa Fechada, lagoa do Guaraná (Subsistema Baía), rio Paraná, lagoa das Garças, Ressaco do Pau Véio (Subsistema Paraná), rio Ivinheima, lagoa Ventura e lagoa dos Patos (Subsistema Ivinheima) durante o Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD-Site 6) (Universidade Estadual de Maringá, Nupélia/PELD/CNPq, 2007) (Figura 1).

2.2 ESPÉCIES ESTUDADAS

O complexo *Hoplias malabaricus*, conhecido popularmente como traíra, é formado por três citótipos A, C e D (Pazza & Júlio Júnior, 2003), sendo o citótipo C introduzido, enquanto os outros dois são nativos da região (Júlio Júnior *et al.*, 2009). O citótipo C foi introduzido após a formação do reservatório de Itaipu e, consequente inundação do Salto de Sete Quedas, o qual constituía-se em uma barreira natural entre duas ecoregiões hidrográficas, muitas das espécies endêmicas do trecho inferior, colonizaram com sucesso o alto rio Paraná (Júlio Júnior *et al.*, 2009). Estes citótipos foram classificados, segundo características morfológicas, em *Hoplias* sp1, *Hoplias* sp2 e *Hoplias* sp3 (citótipos C, D e A, respectivamente) (Graça & Pavanelli, 2007).

Este complexo tem papel importante na planície de inundação do alto rio Paraná, pois apresenta contribuição relevante em termos de número e biomassa entre as espécies piscívoras (Luiz *et al.*, 2004). Além disso, foi verificado que o complexo, quando considerado como uma única espécie, tem papel chave na estruturação de assembleias de peixes em lagoas fechadas (Petry *et al.*, 2010).

2.3 COLETA DOS DADOS

As coletas foram realizadas trimestralmente, no período de março a dezembro de 2007. Utilizaram-se redes de espera de diferentes malhagens (2,4 a 16 cm entre nós opostos), expostas às margens das estações de coleta por 24 horas, com revista a cada oito horas. Após a despesca, os indivíduos foram anestesiados e sacrificados conforme recomendações para peixes em AVMA (2007). As espécies foram identificadas segundo Graça & Pavanelli (2007) (Figura 2), e depositadas na Coleção Ictiológica do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia) da Universidade Estadual de Maringá. Foram analisados 81 indivíduos da espécie *H. sp1*, 88 de *H. sp2* e sete de *H. sp3*. Foi determinada a idade e o sexo dos indivíduos conforme Hauser & Benedito (2012). A espécie *H. sp3* foi introduzida na bacia do alto rio Paraná após a formação do reservatório de Itaipu, em 1982 (Pazza & Júlio Júnior, 2003; Júlio Júnior *et al.*, 2009; Hauser & Benedito 2012).

Foram obtidas ainda amostras de perifíton, fitoplâncton, macrófitas aquáticas (C₃ e C₄) e vegetação ripária, como representantes de produtores primários. Coletaram-se folhas provenientes da vegetação ripária e das macrófitas aquáticas com auxílio de

podão. O perifíton foi coletado utilizando-se como substrato pecíolos de macrófitas aquáticas, que se localizavam entre o 6º e o 8º nó da macrófitas e posteriormente, em laboratório, foram raspados com auxílio de bisturi e pincel para a retirada de algas perifíticas em uma placa de Petri. O fitoplâncton foi coletado utilizando-se rede de plâncton com malha de 15 µm, sendo acondicionado em potes de polietileno de 500 ml. Estas amostras, assim como as de músculo de peixe foram processadas no laboratório de Ecologia Energética, sendo submetidas à secagem em estufa e, posteriormente, maceradas em moinho de esferas, até a obtenção de um pó fino e homogêneo. Esse material foi enviado ao laboratório *UC Davis Facility Stable Isotope* da Universidade de Davis, Califórnia, USA, em cápsulas de estanho, para a determinação da razão isotópica em espectrômetro de massa. Os valores obtidos foram expressos com a notação delta (δ), e em partes por mil (‰), relativos ao padrão internacional *PeeDee Belemnite* (PDB) para o $\delta^{13}\text{C}$ e, nitrogênio do ar atmosférico para o $\delta^{15}\text{N}$.

2.4 ANÁLISE DOS DADOS

Para identificar as fontes primárias de energia para as espécies estudadas foram utilizados modelos de mistura, com estrutura Bayesiana, através do pacote *Stable Isotope Analysis in R* (SIAR – Parnell *et al.*, 2008; 2010), no software R (versão 2.13.1, *R Development Core Team*, 2007). Antes da realização das análises estatísticas foi testada a distribuição normal dos dados.

Com o intuito de investigar aspectos da estrutura trófica, tais como diversidade da dieta, recursos basais e níveis tróficos explorados e área do nicho isotópico foram utilizadas as métricas de Layman (Layman *et al.*, 2007) derivadas dos valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ dos consumidores.

As métricas foram adaptadas daquelas desenvolvidas originalmente por Layman *et al.* (2007) e estimadas a partir de uma abordagem Bayesiana (Jackson *et al.*, 2011). A métrica *área padrão da elipse*, corrigida para o tamanho da amostra, (SEAc) é calculada a partir da variância e covariância dos valores de $\delta^{15}\text{N}$ e $\delta^{13}\text{C}$, acomoda 40% dos dados e, conseqüentemente, revela o núcleo médio da área do nicho isotópico de uma população, e espera-se que não seja sensível ao tamanho da amostra. É uma medida do nicho isotópico médio ocupado por uma população no espaço isotópico. Esta métrica também foi calculada para comparar o nicho isotópico entre jovens e adultos, machos e fêmeas somente para *H. sp1* e *H. sp2*, devido ao pequeno tamanho amostral de *H. sp3*.

Foi adotada a classificação de jovens e adultos com base no comprimento padrão, conforme Hauser & Benedito (2012).

A métrica *distância média do centroide* (CD) foi usada como uma medida da diversidade trófica da população. CD é calculada como a distância Euclidiana média de cada indivíduo de uma população ao centroide $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ desta população.

A *variação do nitrogênio* (Nr) e *do carbono* (Cr) correspondem à distância entre os dois indivíduos com os valores mais altos e mais baixos de $\delta^{15}\text{N}$ e $\delta^{13}\text{C}$ dentro de uma população. Estas métricas fornecem um indicador da extensão total de nitrogênio e carbono, explorados por uma população. Uma maior variação dos valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre os consumidores indica a capacidade da espécie de consumir organismos que ocupam diferentes níveis tróficos. Altos valores de Cr sugerem uma diversidade maior na exploração basal de carbono que podem sustentar uma cadeia trófica.

A métrica *desvio padrão da distância do vizinho mais próximo* (SDNND) é calculada como o desvio padrão das distâncias Euclidianas de cada indivíduo ao indivíduo vizinho mais próximo no espaço isotópico. Esta métrica é uma medida da distribuição/dispersão dos indivíduos dentro do espaço isotópico: quanto menor o SDNND, menor a distância entre os indivíduos, ou seja, maior o empacotamento dos indivíduos no espaço isotópico.

Foi realizada uma análise de variância (ANOVA-um fator) para testar a existência de diferença significativa nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre jovens e adultos, fêmeas e machos dentro e entre as populações de *H. sp1* e *H. sp2*.

Como fator de discriminação, foram adotados os valores médios de 0,4 (desvio padrão: 0,17) para o $\Delta^{13}\text{C}$ e 2,3 (desvio padrão: 0,28) para o $\Delta^{15}\text{N}$ (McCutchan *et al.*, 2003).

A estimativa da posição trófica foi calculada a partir da equação proposta por Vander Zanden, Cabana & Rasmussen (1997):

$$PT_{\text{espécie}} = \frac{(\delta^{15}\text{N}_{\text{espécie}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{fontes}})}{\Delta^{15}\text{N}} + 1$$

onde, $PT_{\text{espécie}}$ é a estimativa da posição trófica da espécie, $\delta^{15}\text{N}$ é o valor isotópico médio de nitrogênio para a espécie e para as fontes primárias, $\Delta^{15}\text{N}$ é o fator de discriminação. A constante indica que a *baseline* adotada são os produtores primários.

Testou-se a quantidade de lipídios no músculo dos peixes através da proporção C:N. Para animais aquáticos não é necessário remover os lipídios, ou realizar alguma

correção matemática quando o conteúdo de lipídios for inferior a 5% ($C:N < 3,5$) (Post *et al.*, 2007).

Não foi encontrada variação espacial nas análises realizadas, por isso as observações foram agrupadas para análise e interpretação dos dados.

3 RESULTADOS

3.1 MODELOS DE MISTURA ISOTÓPICOS

O modelo de mistura isotópico realizado para as espécies estudadas indicou como principal fonte de energia, para as três espécies, as macrófitas C_3 . A contribuição média desta fonte foi de 84%, 78,3% e 32% para *H. sp1*, *H. sp2* e *H. sp3*, respectivamente, dentro do intervalo de credibilidade Bayesiano (Figura 3 e 4).

3.2 MÉTRICAS DE LAYMAN E NÍVEL TRÓFICO

A área de nicho isotópico ocupada por *H. sp2* ($5,20\text{‰}^2$) é maior que a de *H. sp1* ($3,8\text{‰}^2$), destacando-se que as porcentagens de área de nicho sobrepostas para estas espécies compreenderam 26,5% e 35,8%, respectivamente (Figura 5). Apesar das elipses de *H. sp2* e *H. sp3* se sobreporem no espaço isotópico, a porcentagem de sobreposição calculada foi zero e isso pode ter ocorrido em razão da função utilizada para calcular a área sobreposta subestima a área da elipse ($SEAc$) calculada para cada espécie.

As $SEAc$ foram maiores para jovens em relação aos adultos de *H. sp1* e *H. sp2*, enquanto não houve diferença entre sexos (Figura 6). Entre adultos e jovens de *H. sp1*, a área sobreposta foi de 46,5% e 27,8%, respectivamente. Para *H. sp2* de 31,3% para adultos e 21,3% para jovens. A porcentagem de sobreposição foi maior tanto para jovens (32%) como para os adultos (32%) de *H. sp1* em relação aos jovens (23,4%) e adultos (21%) de *H. sp2*. Observou-se alto grau de sobreposição de nicho isotópico entre machos (42,2%) e fêmeas (40,3%) para *H. sp1*, e de 41% para ambos os sexos de *H. sp2* (Figura 6).

A figura 6 mostra os valores da posição trófica para cada espécie e para adultos e jovens, machos e fêmeas de *H. sp1* e *H. sp2*. O resultado da análise de variância indicou que para *H. sp1* não houve diferença entre jovens e adultos (ANOVA, d.f. = 1,

79, $F = 0,524$, $P > 0,05$), enquanto para *H. sp2*, identificou-se diferença entre jovens e adultos em relação aos valores de $\delta^{15}\text{N}$ (ANOVA, d.f. = 1, 86, $F = 7,203$, $P < 0,05$). Detectou-se diferença significativa entre jovens de *H. sp1* e *H. sp2* (ANOVA, d.f. = 1, 75, $F = 4,727$, $P < 0,05$), porém diferenças significativas não foram encontradas para adultos (ANOVA, d.f. = 1, 90, $F = 0,2817$, $P > 0,05$). Quanto ao sexo, não foram identificadas diferenças significativas intraespecíficas (*H. sp1*: ANOVA, d.f. = 1, 79, $F = 1,157$, $P > 0,05$; *H. sp2*: ANOVA, d.f. = 1, 86, $F = 0,6344$, $P > 0,05$) e interespecíficas (fêmeas: ANOVA, d.f. = 1, 76, $F = 3,7326$, $P > 0,05$, machos: ANOVA, d.f. = 1, 89, $F = 0,0621$, $P > 0,05$).

Hoplias sp3 foi a espécie que apresentou os maiores valores médios para as demais métricas calculadas, indicando que esta espécie (i) apresenta maior diversidade em sua dieta (medida como a distância média ao centroide - CD), (ii) explora uma maior variedade de recursos basais (fontes de energia), medido pelo Cr, (iii) explora uma maior diversidade de níveis tróficos em sua dieta, medido pelo Nr, e (iv) os indivíduos desta espécie estão mais distribuídos no espaço isotópico (medida pela SDNND), em relação aos indivíduos das outras duas espécies (Tabela 1).

A espécie exótica (*H. sp1*) e a nativa (*H. sp2*) apresentaram valores muito similares nas métricas isotópicas, com (i) diversidade de dieta relativamente baixa, (ii) os indivíduos destas populações estão menos distribuídos no espaço isotópico, (iii) ocupam o mesmo nível trófico e exploram principalmente as macrófitas C_3 , como fonte de carbono.

4 DISCUSSÃO

Os indivíduos do complexo *Hoplias malabaricus* possuem hábitos bentônicos (Piana, Gomes & Agostinho, 2006; Bozza & Hahn, 2010) e se alimentam principalmente de espécies de peixes associadas a macrófitas (Sabino & Zuanon, 1998). Estas plantas foram indicadas, pelos modelos de mistura, como a principal fonte basal de carbono que sustenta as cadeias tróficas de *H. sp1*, *H. sp2* e *H. sp3*, em proporções médias similares para *H. sp1* e *H. sp2* e uma proporção um pouco menor para *H. sp3*. O carbono que sustenta a cadeia trófica destas espécies é de origem autóctone e não alóctone, sendo compartilhado pelas espécies nativas e a exótica.

Recentemente, algumas pesquisas têm observado sobreposição de nicho isotópico entre espécies de peixes nativas e exóticas (Mercado-Silva, Helmus & Vander Zanden, 2009; Olsson *et al.*, 2009; Ruokonen *et al.*, 2012). Neste estudo, também se observou sobreposição de nicho isotópico entre a exótica *H. sp1* e uma das espécies nativas, *H. sp2*. Este resultado pode representar um indício de competição interespecífica por recursos alimentares entre estas espécies, sendo que a espécie exótica pode estar sofrendo uma maior pressão competitiva uma vez que apresentou uma maior porcentagem de área sobreposta. Além disso, a área do nicho isotópico da espécie exótica é relativamente menor que a da nativa *H. sp2*, revelando que *H. sp1* provavelmente explore uma gama mais específica de recursos, corroborando o que Bolnick *et al.* (2007) afirmam sobre espécies exóticas explorarem uma gama mais estreita de recursos, que não é explorada pelos seus coespecíficos.

Em relação à existência de variações intraespecíficas no uso de recursos, as populações podem ser compostas por indivíduos ecologicamente heterogêneos que utilizam subconjuntos de recursos disponíveis no ambiente (Svanbäck & Bolnick, 2007). Neste contexto, indivíduos podem utilizar diferentes recursos por serem de sexos e/ou classes etárias diferentes (Box *et al.*, 2010, Borrel *et al.*, 2011). Ao observar a sobreposição de nicho isotópico entre jovens e adultos e machos e fêmeas de *H. sp1* e *H. sp2*, percebe-se que há um alto grau de sobreposição entre os sexos para as duas espécies. Em relação às classes etárias a sobreposição foi maior para os adultos em relação aos jovens dentro de cada espécie e os adultos apresentaram SEAc menores que os jovens, evidenciando que os jovens parecem ser mais generalistas e os adultos mais especialistas tanto para *H. sp1* como para *H. sp2*. Os resultados sugerem que os indivíduos dentro da população da espécie exótica exploram os recursos de maneira semelhante, podendo haver alto grau de competição intraespecífica, e ser uma população levemente mais especializada quando comparada as nativas *H. sp2* e *H. sp3* sendo mais um indício de que a espécie exótica possa estar explorando recursos mais especializados, a fim de evitar ou minimizar a competição interespecífica com as nativas. A espécie nativa *H. sp2*, porém, apresentou diferença significativa nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre jovens e adultos, indicando que estas classes ocupam níveis tróficos diferentes. Alguns estudos têm demonstrado que ao longo do desenvolvimento ontogênico podem ocorrer mudanças na dieta, implicando em alterações nas relações tróficas tanto em nível populacional como entre espécies (Nakazawa *et al.*, 2010).

Nesse sentido, *H. sp2* pode ter adotado estratégias distintas de forrageamento entre jovens e adultos, minimizando a competição intraespecífica e favorecendo sua sobrevivência e manutenção populacional mesmo com a possível competição infligida pela espécie exótica.

Considerando as métricas de Layman, os indivíduos da espécie nativa *H. sp2* e da exótica parecem explorar os recursos de uma maneira muito similar, enquanto *H. sp3* (nativa) os explora de forma mais diversificada. Isto pode ser mais um indicativo de competição interespecífica por recursos entre a exótica e a nativa *H. sp2*, e uma estratégia de ampliação de recursos explorados por parte da espécie nativa *H. sp3*, minimizando tanto a competição intra com a interespecífica de sua população, a fim de manter-se viável no ambiente. Os indivíduos da população desta espécie, apesar de pouco numerosos, estão mais distribuídos no espaço isotópico, indicando grande variabilidade entre os mesmos na exploração dos recursos. Esta espécie, quando comparada com *H. sp1* e *H. sp2*, também apresentou uma grande variação no conteúdo calórico (Gimenes, *unpubl. data*), o que pode ser um indicativo de que seja mais generalista que as outras, alimentando-se de diversos tipos de presas, o que reflete em grande variação tanto no conteúdo calórico como também nas métricas isotópicas.

Conclui-se que apesar das cadeias tróficas dessas populações serem sustentadas pela mesma fonte basal de carbono, constata-se que há diferenças na exploração de recursos alimentares, notavelmente mais diferente para a nativa *H. sp3*, evidenciado através das métricas de Layman em relação às demais, como também entre jovens da espécie exótica *H. sp1* e nativa *H. sp2*, nos valores de $\delta^{15}\text{N}$, além das diferentes áreas de nicho isotópico que cada população apresentou. Estes resultados somados as diferenças ecomorfológicas e em seus respectivos aspectos funcionais já detectados para estas espécies (Gimenes, *unpubl. data*) ajudam a corroborar as diferentes formas de exploração dos recursos alimentares, permitindo que estas espécies coexistam e mantenham populações viáveis.

REFERÊNCIAS

- Agostinho A. A., Júlio Júnior H. F. & Petrere Junior M. (1994). Itaipu Reservoir (Brazil): impacts of the impoundment on the fish fauna and fisheries. In: *Rehabilitation of freshwater fisheries*, (Ed. I.G. Cowx), pp. 171-184. Osney Mead, Oxford, 1992. Fishing News Books.
- AVMA. 2007. *Guidelines on Euthanasia*. Formerly Report of the AVMA Panel on Euthanasia.
- Bearhop S., Waldron S., Fuller R. A., Macleod H. & Adams C.E. (2004). Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology*, **73**, 1007–1012.
- Bolnick D.I., Svanbäck R. Araújo M. S. & Persson L. (2007). Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations are also more heterogeneous. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 10075–10079.
- Borrel A., Aguilar A., Gazo M., Kumarran R. P. & Cardona L. (2011). Stable isotope profiles in whale shark (*Rhincodon typus*) suggest segregation and dissimilarities in the diet depending on sex and size. *Environmental Biology of Fishes*, doi 10.1007/s10641-011-9879-y.
- Box A., Deudero S., Blanco A., Grau A. M. & Riera F. (2010). Differences in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ stable isotopes in the pearly razorfish *Xyrichtys novacula* related to the sex, location and spawning period. *Journal of Fish Biology*, **76**, 2370-2381.
- Bozza A. N. & Hahn N. S. (2010). Use of food resources by juveniles and adults of piscivorous fish species in a neotropical floodplain. *Biota Neotropica*, **10**, 217-226.
- Chen G., Wu Z., Gu B., Liu D., Li X. & Wang Y. (2011). Isotopic niche overlap of two planktivorous fish in southern China. *Limnology*, **12**, 151-155.
- Clarke L. R., Videgar D. T. & Bennett D. H. (2005). Stable isotopes and gut content show diet overlap among native and introduced piscivores in a large oligotrophic lake. *Ecology of Freshwater Fish*, **14**, 267-277.
- Colwell R. K. & Rangel T. F. (2009). Hutchinson's duality: the once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Science*, **106**, 19651-19658.
- Cucherousset J., Bouletreau S., Martino A., Roussel J. M. & Santoul F. (2012). Using stable isotope analyses to determine the ecological effects of non-native fishes. *Fisheries Management and Ecology*, **19**, 111-119.

- Gozlan R. E. (2008). Introduction of non-native freshwater fish: is it all bad? *Fish and Fisheries*, **9**, 106–115.
- Gozlan R. E. & Newton A. C. (2009). Biological invasions: benefits versus risks. *Science*, **324**, 1015–1016.
- Gozlan R. E., Britton J. R., Cowx I. & Copp G. H. (2010). Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *Journal of Fish Biology*, **76**, 751-786.
- Graça W. J. & Pavanelli C. S. (2007). *Peixes da planície inundaçãõ do alto rio Paraná e áreas Adjacentes*. Eduem, Maringá.
- Grey J. (2006). The use of stable isotope analyses in freshwater ecology: current awareness. *Polish Journal of Ecology*, **54**, 563-584.
- Hauser M. & Benedito E. (2012). Species of the *Hoplias* aff. *malabaricus* complex (Characiformes: Erythrinidae): an investigation of coexistence in a Neotropical floodplain. *Zoologia*, **29**, 59-69.
- Jackson A. L., Inger R., Parnell A. C. & Bearhop S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER – Stable isotope Bayesian ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, **80**, 595-602.
- Jackson M. C., Donohue I., Jackson A., Britton J. R., Harper D. M. & Grey J. (2012). Population-level metrics of trophic structure based on stable isotopes and their application to invasion ecology. *PLoS ONE*, **7**, e31757.
- Júlio Júnior H. F., Dei Tós C., Agostinho A. A. & Pavanelli C. (2009). A massive invasion of fish after eliminating a natural barrier in the upper rio Paraná basin. *Neotropical Ichthyology*, **7**, 709-718.
- Layman C. A., Arrington D. A., Montaña C. G. & Post D. M. (2007). Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology*, **88**, 42-48.
- Luiz E.A., Luz K. D. G., Costa R. S., Latini J. D., Júlio Júnior H. F. & Gomes L. C. (2004). Structure of the fish assemblage in biotopes and subsystems o the Upper Paraná river floodplain. In: *Structure and functioning of the Parana river and its floodplain LTER – SITE 6 (PELD sítio 6)*, (Eds. A.A. Agostinho, L. Rodrigues, L.C. Gomes, S.M. Thomaz & L.E. Miranda), pp. 117-123. Maringá, Paraná, 2004. Eduem.
- McCutchan J. H., Lewis M. W., Kendall C. & McGrath C. (2003). Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen and sulfur. *Oikos*, **102**, 378-390.

- Mercado-Silva N., Helmus M. R., Vander Zanden M. J. (2009). The effects of impoundment and non-native species on a river food web in Mexico's central plateau. *River Research and Applications*, **25**, 1090-1108.
- Nakazawa T., Sakai Y., Hsieh C., Koitabashi T., Tayasu I., Yamamura N. & Okuda N. (2010). Is the relationship between body size and trophic niche position time-invariant in a predatory fish? First stable isotope evidence. *PLoS ONE*, **5**, e9120.
- Newsome S. D., Martinez del Rio C., Bearhop S. & Philipps D. L. (2007). A niche for isotopic ecology. *Front Ecol Environ*, **5**, 429-436.
- Olsson K., Stenroth P., Nyström P. & Granéli W. (2009). Invasions and niche width of an introduced crayfish differ from a native crayfish? *Freshwater Biology*, **54**, 1731-1740.
- Parnell A. C., Inger R., Bearhop S. & Jackson A. L. (2008). *SIAR: Stable Isotope Analysis in R*. <<http://cran.r-project.org/web/packages/siar>>. [acessado em Março de 2012].
- Parnell A. C., Inger R., Bearhop S. & Jackson A. L. (2010). Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS ONE*, **5**, e9672.
- Pazza R. & Júlio Júnior H. F. (2003). Occurrence of three sympatric cytotypes of *Hoplias malabaricus* (Pisces, Erythrinidae) in the upper Paraná river floodplain (Brazil). *Cytologia*, **68**, 159-163.
- Peterson B.J. & Fry B. (1987). Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**, 293-320.
- Petry A. C., Gomes L. C., Piana P. A. & Agostinho A. A. (2010). The role of the predatory trahira (Pisces: Erythrinidae) in structuring fish assemblages in lakes of a Neotropical floodplain. *Hydrobiologia*, **651**, 115-126.
- Piana P. A., Gomes L. C., & Agostinho A. A. (2006). Comparison of predator-prey interaction models for fish assemblages from the neotropical region. *Ecological Modelling*, **192**, 259-270.
- Post D.M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, **83**, 703-718
- Post D. M., Layman C. A., Arrington D. A., Takimoto G., Quattrochi J. & Montaña C. G. (2007). Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia*, **152**, 179-189.

- Pound K. L., Nowlin W. H., Huffman D. G. & Bonner T. H. (2011). Trophic ecology of a nonnative population of suckermouth catfish (*Hypostomus plecostomus*) in a central Texas spring-fed stream. *Environmental Biology of Fish*, **90**, 277-285.
- Quevedo M., Svanbäck R. & Eklöv P. (2009). Intrapopulation niche partitioning in a generalist predator limits food web connectivity. *Ecology*, **90**, 2263-2274.
- R Development Core Team <<http://www.R-project.org>> (2011). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0.
- Ruokonen T. J., Karjalainen J., Kiljunen M., Pursiainen M. & Hämäläinen H. (2012). Do introduced crayfish affect benthic fish in stony littoral habitats of large boreal lakes. *Biological Invasions*, **14**, 813-825.
- Sabino J. & Zuanon J. (1998). A stream fish assemblage in central Amazonian: distribution, activity patterns and feeding behavior. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, **8**, 201-210.
- Svanbäck R. & Bolnick D. I. (2007). Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proceeding of the Royal Society B: Biological Sciences*, **274**, 839-844.
- Vander Zanden M. J., Cabana G. & Rasmussen J. B. (1997). Comparing trophic position of calculated using stable nitrogen isotope ratios ($\delta^{15}\text{N}$ and literature dietary data). *Canadian Journal Fisheries and Aquatic Sciences*, **54**, 1142-1158.
- Vander Zanden M. J. & Rasmussen J. B. (2001). Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography*, **46**, 2061-2066.
- Vitule J. R. S., Skóra F. & Abilhoa V. (2012). Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Diversity and Distributions*, **18**, 111-120.

APÊNDICE A – Tabela

Tabela 1. Métricas da população para *H. sp1*, *H. sp2* e *H. sp3* na planície de inundação do alto rio Paraná. Média, desvio padrão (DP) e intervalos de credibilidade para as distribuições a posterior das métricas isotópicas de Layman *et al.* (2007).

	25%	50%	75%	97,5%	média	DP
<i>Hoplias sp1</i> (n=81)						
Nr	0,0537	0,0853	0,1231	0,2113	0,0922	0,0511
Cr	0,0548	0,085	0,1225	0,2095	0,0923	0,0509
CD	0,0404	0,0545	0,0697	0,1045	0,0563	0,0218
SDNND	0,0098	0,0215	0,0381	0,0828	0,0267	0,0220
<i>Hoplias sp2</i> (n=88)						
Nr	0,0583	0,0909	0,1316	0,2286	0,0992	0,0555
Cr	0,0571	0,0905	0,1316	0,232	0,0991	0,0558
CD	0,0426	0,0574	0,0742	0,112	0,0598	0,0237
SDNND	0,0104	0,0226	0,0407	0,0883	0,0285	0,0237
<i>Hoplias sp3</i> (n=7)						
Nr	0,6205	1,0228	1,5835	3,5862	1,2404	0,975
Cr	0,6386	1,0278	1,6168	3,6992	1,2671	1,0518
CD	0,4577	0,6537	0,9284	1,9846	0,7676	0,5281
SDNND	0,1226	0,2838	0,5501	1,7867	0,4389	0,587

APÊNDICE B – Figuras

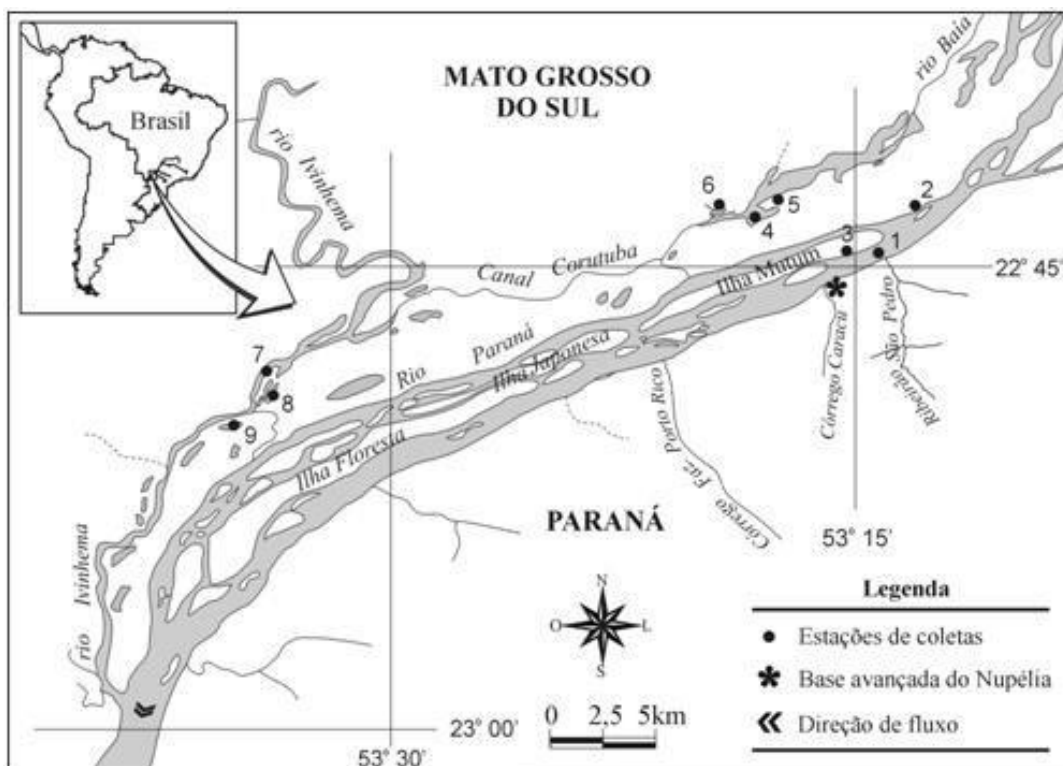


Figura 1. Área de estudo com a localização das estações de coletas na planície de inundação do Alto rio Paraná: **1** - rio Paraná, **2** - lagoa das Garças, **3** - ressaco do Pau Vêio, **4** - rio Baía, **5** - lagoa Fechada, **6** - lagoa do Guaraná, **7** - rio Ivinhema, **8** - lagoa dos Patos, **9** - lagoa Ventura (Fonte: Hauser & Benedito, 2012).



Figura 2. (a) *Hoplias* sp1 (comprimento padrão = 260 mm, NUP3456), (b) *Hoplias* sp2 (comprimento padrão = 250 mm, NUP3457) e (c) *Hoplias* sp3 (comprimento padrão = 170 mm, NUP3458), provenientes da planície de inundação do alto rio Paraná (Fonte: Graça & Pavanelli, 2007).

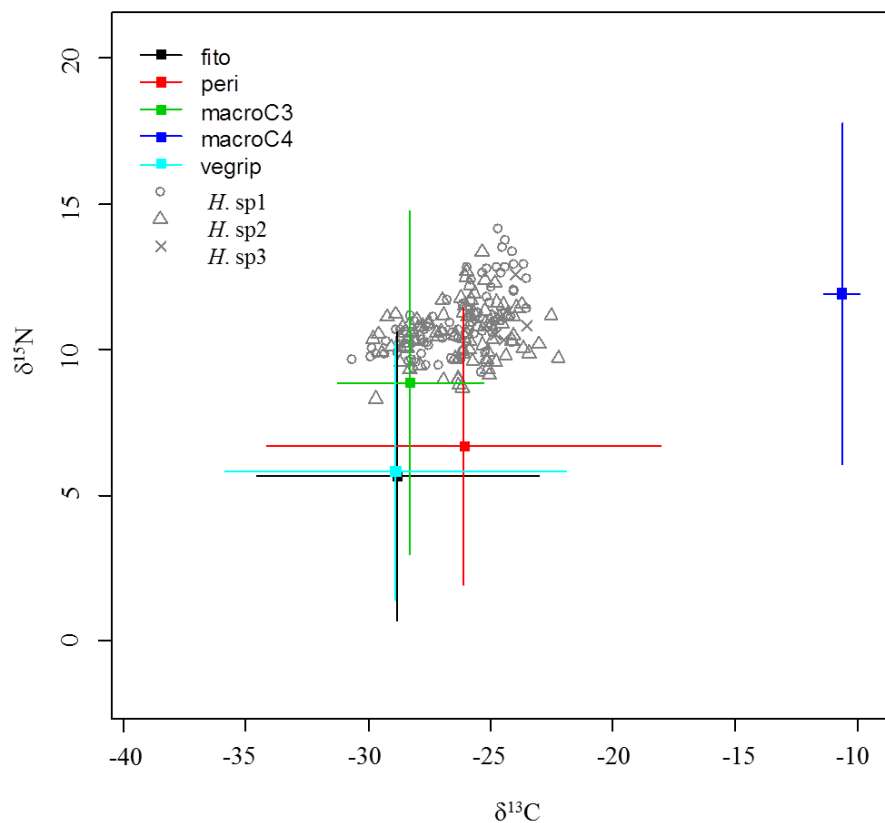


Figura 3. Valores isotópicos para os indivíduos de *H.* sp1, *H.* sp2 e *H.* sp3 e médias dos produtores primários (fito: fitoplâncton, peri: perifíton, macroC3: macrófitas C₃, macroC4: macrófitas C₄ e vegrip: vegetação ripária).

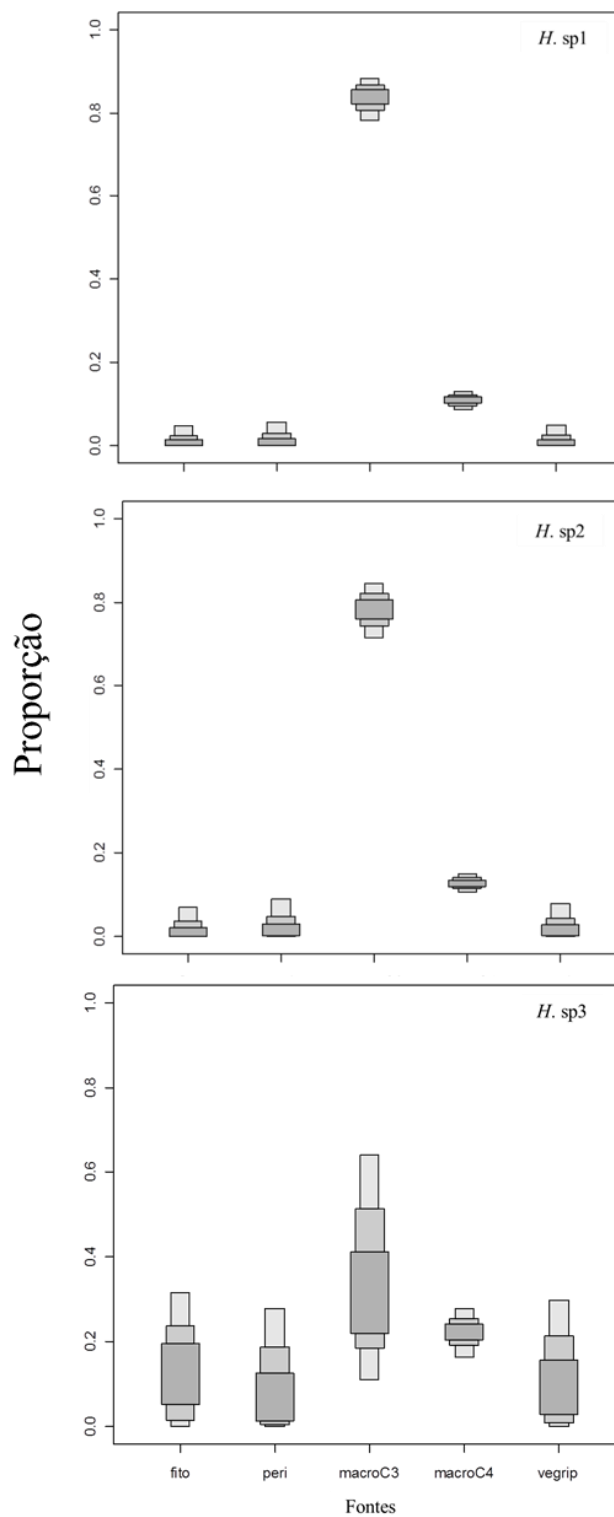


Figura 4. Proporção de contribuição das fontes primárias para *H. sp1*, *H. sp2* e *H. sp3*. Os boxplots indicam os intervalos de credibilidade Bayesianos: 50% (cinza escuro), 75% (cinza médio) e 95% (cinza claro), fito: fitoplâncton, peri: perifiton, macroC3: macrófitas C₃, macroC4: macrófitas C₄ e vegrip: vegetação ripária.

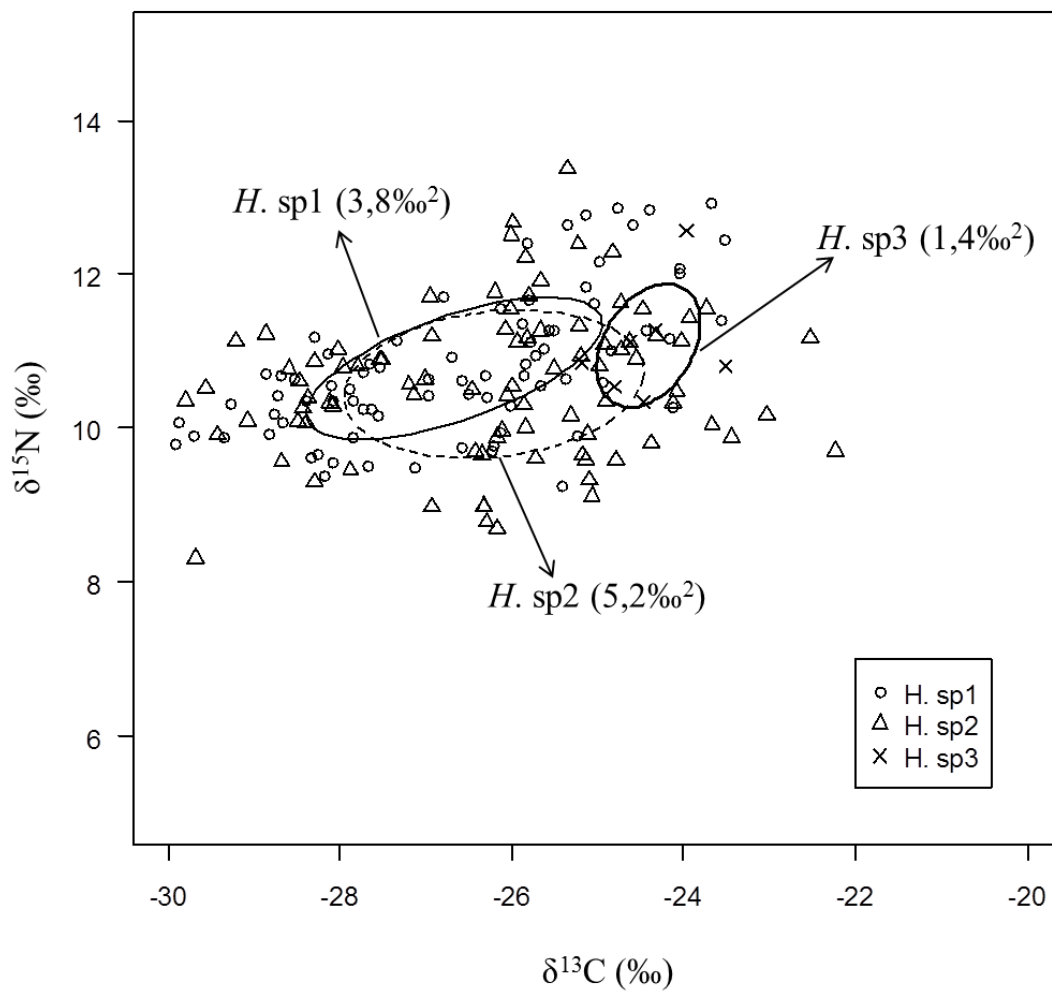


Figura 5. Biplot de $\delta^{15}\text{N}$ e $\delta^{13}\text{C}$, ilustrando a área do nicho isotópico de *H. sp1*, *H. sp2* e *H. sp3*.

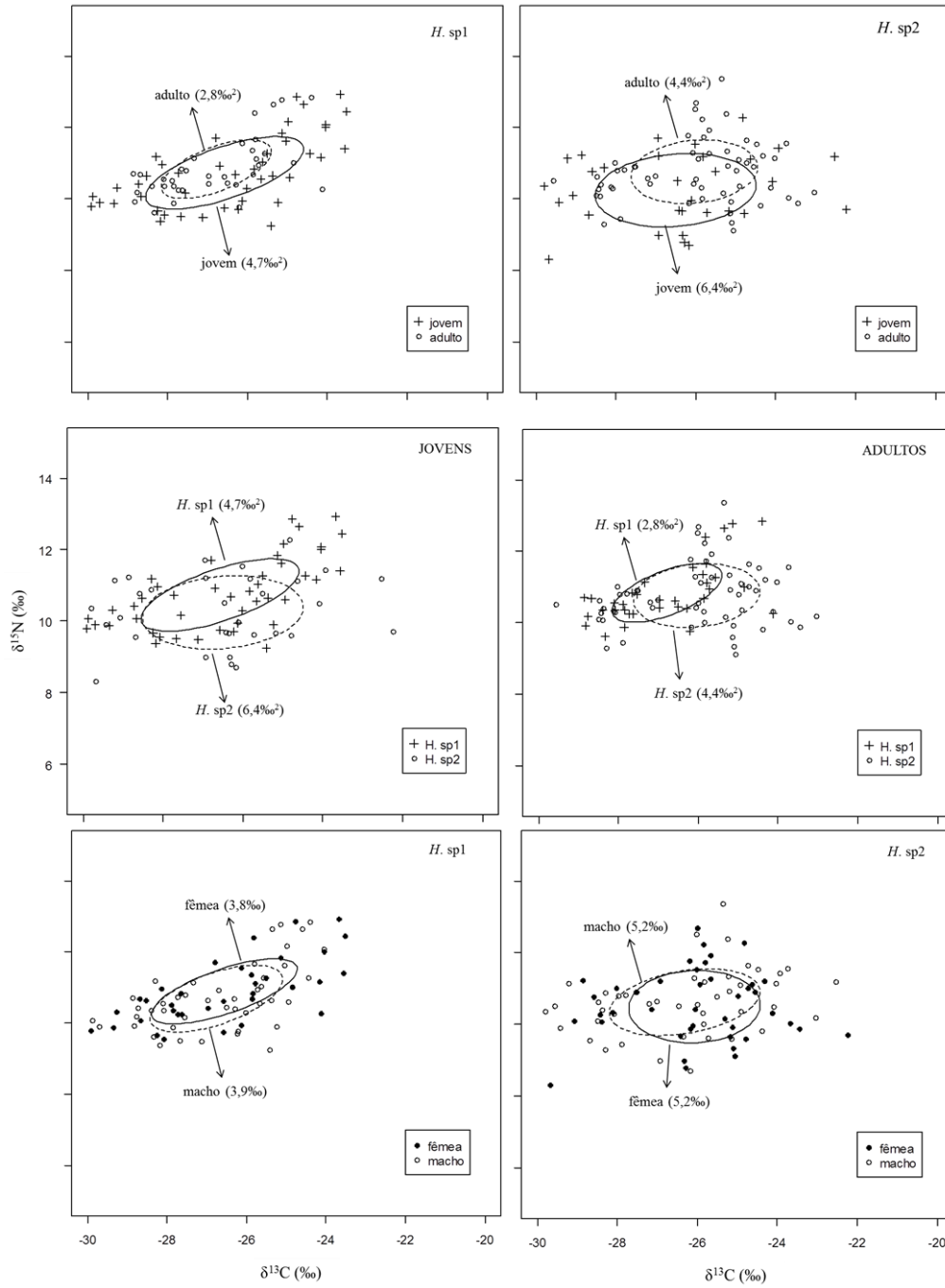


Figura 6. Sobreposição de nicho isotópico de jovens, adultos, machos e fêmeas de *H. sp1* e *H. sp2*.

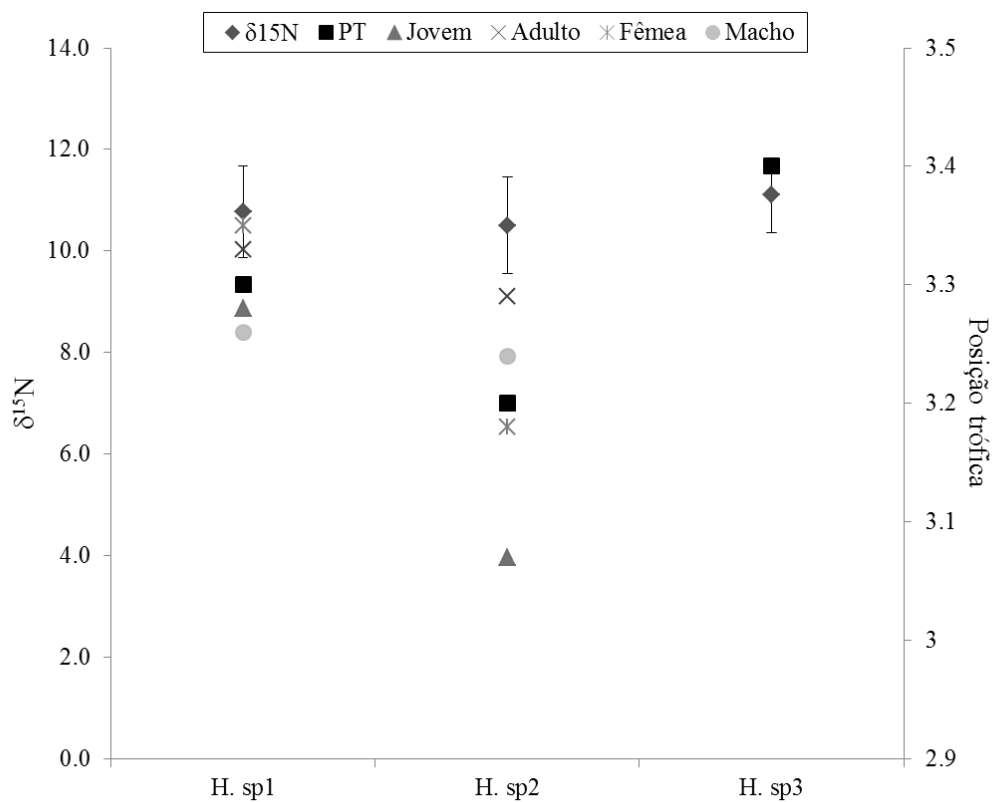


Figura 7. Valores isotópicos médios ($\delta^{15}\text{N}$) (barras representam os desvios padrões) e posição trófica (PT) geral das espécies estudadas e posição de jovens, adultos, fêmeas e machos de *H. sp1* e *H. sp2*.