

**Fundação Universidade Estadual de Maringá**

**Centro de Ciências Biológicas  
Departamento de Biologia**

**Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos**

**Continentais**

**A traíra *Hoplias aff. malabaricus* (Bloch, 1794) na  
planície de inundação do alto rio Paraná:  
influência sobre as assembléias de peixes e aspectos da auto-ecologia**

**Ana Cristina Petry**

**Maringá-PR**

**Fevereiro de 2005**

**Ana Cristina Petry**

**A traíra *Hoplias aff. malabaricus* (Bloch, 1794) na  
planície de inundação do alto rio Paraná:  
influência sobre as assembléias de peixes e aspectos da auto-ecologia**

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais da Universidade Estadual de Maringá, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais.

**Orientador: Prof. Dr. Angelo Antônio Agostinho**

**Maringá-PR**

**Fevereiro de 2005**

## SUMÁRIO

Dedicatória.....	4
Agradecimento especial.....	5
Agradecimentos.....	6
Apresentação.....	7
Referências.....	9

### Capítulo I – O papel da traíra *Hoplias aff. malabaricus* (Bloch, 1794) na estruturação das assembléias de peixes em lagoas isoladas de uma planície de inundação tropical

Resumo.....	13
Abstract.....	14
Introdução.....	15
Material e Métodos.....	17
Resultados.....	21
Discussão.....	27
Referências.....	33

### Capítulo II – Relações entre a temperatura, o tamanho, o consumo e a taxa de crescimento da traíra *Hoplias aff. malabaricus* (Bloch, 1794)

Resumo.....	46
Abstract.....	47
Introdução.....	48
Material e Métodos.....	50
Resultados.....	54
Discussão.....	59
Referências.....	62

## **Dedicatória**

Dedico este trabalho àqueles que o tornaram possível: meu orientador, meus colegas (e amigos) de curso, meus amigos de Porto Rico e minha família.

## **Agradecimento especial**

Sempre que penso nas escolhas, nas privações e também nas alegrias e realizações que se seguiram a partir de 1997, quando optei por trilhar este caminho, me vêm à mente as palavras do macro-ecólogo James Hemphill Brown: *Trying to discover the laws that govern the abundance, distribution, and diversity of species is not for those who are timid or content to do easy science. But for those who are willing to think big, stretch themselves, and persevere, I cannot think of any human endeavor that is more challenging and more fun.*

Às três trescoroenses: Erci, Lu e Nina, minha gratidão pelo apoio incondicional, assistência emocional e o carinho, mesmo quando não era (é) possível para vocês compreender exatamente o que eu fazia (pretendo fazer).

## **Agradecimentos**

A realização desta tese somente foi possível pelas diversas formas de amparo que recebi: o intelectual, o logístico, o financeiro e o emocional.

Ao Prof. Dr. Angelo Antônio Agostinho, pelo segundo voto de confiança depositado ao me aceitar como orientanda, pelo privilégio de compartilhar comigo sua experiência e sabedoria e por permitir e acompanhar meus primeiros ensaios como aspirante à docente e pesquisadora. Ao demais componentes da banca examinadora, Drs. Carlos S. Agostinho, Luis M. Bini, Edson K. Okada e Luiz C. Gomes pela leitura crítica e sugestões.

A todos os professores do Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, em especial aos Doutores Horácio Ferreira Júlio Jr., Luiz Carlos Gomes e Sidinei Magela Thomaz, pelo constante incentivo, contribuições e por me fazerem acreditar no potencial do trabalho em equipe;

Às secretárias do PEA, Cláudia e Aldenir, por facilitarem minha vida acadêmica. À equipe da Biblioteca Setorial, Salete, Márcia e João, pela disposição e alegria em auxiliar e pelo zelo do acervo que muito me orgulha. À Rosi, pela ajuda constante e ao Jaime, que com eficiência e prontidão elaborou o mapa. Aos funcionários da Base Avançada de Pesquisas do Nupélia, Tião, Alfredo, Leandro e Frora, e ao João Dirço e Maria Cláudia em Maringá, que não mediram esforços em ajudar na superação das dificuldades durante os 81 dias passados em Porto Rico. À amizade e ao apoio de dois irmãos, Seu Augusto e Seu Milton (e netos), que tornaram a experiência (e o experimento) em Porto Rico ainda mais marcantes. Ao Nupélia, pelo apoio logístico e ao CNPq, pela bolsa de estudos durante todo o curso;

Aos colegas pós-graduandos, cuja nomeação certamente incorreria a injusta omissão de algum, pela amizade, auxílio e companheirismo nesses anos de convivência. O exemplo de vida de vocês permanecerá comigo como um precioso legado;

A minha pequena, mas grande família, e aos meus amigos sulistas: o carinho, a amizade e o incentivo de vocês fizeram com que eu, especialmente aos domingos, acreditasse que o RS ficava do outro lado da rua Osvaldo Cruz.

## **Apresentação**

Os ambientes aquáticos da planície de inundação do alto rio Paraná compõem um mosaico que funciona como um reservatório da biodiversidade regional, abrigando mais de uma centena de espécies de peixes. Por mais de 20 anos, pesquisadores da Universidade Estadual de Maringá e do NUPÉLIA têm se empenhado em estudar e tentar compreender os fatores que regem a composição, abundância e dinâmica dos organismos. Dentre os resultados mais importantes obtidos até a atualidade destaca-se o papel do pulso de inundação, considerado essencial para a manutenção da dinâmica exibida pelo sistema (Thomaz *et al.*, 2004). A importância relativa das interações bióticas na estruturação das assembléias, bem como as influências ambientais e condições intrínsecas dos organismos sobre o consumo e taxa de crescimento, no entanto, raramente têm sido investigadas na região (Marques *et al.*, 1992; Okada *et al.*, 2003; Piana *et al.*, 2003).

Espécies pouco abundantes podem exercer papéis extremamente importantes na manutenção e no funcionamento do ecossistema (Paine, 1969). A identificação de espécies-chave e dos mecanismos que promovem a extensão e a intensidade de seus impactos tem sido considerada uma estratégia promissora na conservação e no manejo (Simberloff, 1998). Entretanto, as interações interespecíficas, assim como os organismos, também são sensíveis a mudanças climáticas. Alterações na temperatura

podem, por exemplo, alterar a condição dos indivíduos, a intensidade no consumo e na competição por recursos (Sanford, 1999; Norrdhal *et al.*, 2002).

Nesta tese, foram avaliados aspectos ecológicos da traíra *Hoplias* aff. *malabaricus* (Bloch, 1794) na planície de inundação do alto rio Paraná. De distribuição generalizada nos biótopos da planície, *H. aff. malabaricus* constitui-se no principal piscívoro das lagoas sazonalmente isoladas, com reconhecida capacidade de resistência frente às condições ambientais por vezes adversas para a maioria dos demais piscívoros da região. Os dados apresentados baseiam-se em amostragens realizadas entre os anos 2002 e 2004, envolvendo as primeiras duas fases (de diagnóstico e de experimentação) do Projeto Ecológico de Longa Duração (PELD, Site 6). Os capítulos que seguem reportam os resultados obtidos através de experimentos manipulativos em escalas espaço-temporais diferenciadas.

Na investigação reportada no Capítulo I, a ser submetida ao periódico *Freshwater Biology* (Blackwell Publishing), o conceito de espécie-chave foi articulado na formulação da hipótese da traíra desempenhar um papel relevante na estruturação das assembléias de peixes em lagoas isoladas. A abordagem experimental adotada envolveu a manipulação inicial na densidade de *H. aff. malabaricus* e o acompanhamento da trajetória temporal da estrutura das assembléias, durante um período de seis meses.

No capítulo II, a ser submetido ao periódico *Journal of Fish Biology* (Blackwell Publishing), foi investigada a influência da temperatura e do tamanho do indivíduo no consumo de *H. aff. malabaricus*, bem como determinada a intensidade dos efeitos desses fatores na taxa de crescimento. Com uma duração de 30 dias, o experimento realizado em aquários na base avançada de pesquisas da Universidade Estadual de Maringá (Porto Rico – PR) reproduziu a variação térmica anual dos ambientes aquáticos da planície de inundação.



Uma das dificuldades potenciais na discussão e na avaliação das implicações dos resultados ora reportados relaciona-se às contribuições recentes da área da genética no estudo do gênero *Hoplias*. Essas têm confirmado a ocorrência de um complexo de espécies na bacia do alto rio Paraná (Dergam *et al.*, 1998; Pazza & Júlio Jr., 2003; Perioto, 2004), assim como para outras bacias sul-americanas (Bertollo *et al.*, 2000; Dergam *et al.*, 2002). Infelizmente, a identificação dos citótipos simpátricos (três ou quatro, de acordo com Pazza & Júlio Jr., 2003 e Perioto, 2004, respectivamente) na região de estudo parece não ser possível apenas com base na morfologia externa dos indivíduos, uma vez que diferenças sutis parecem estar fortemente relacionadas a variações intra-específicas (A.C. Petry, observação pessoal). Considerando que aspectos da auto-ecologia e possíveis diferenças nas estratégias de vida desses grupos ainda não foram alvos de investigação, optou-se por considerar os exemplares manipulados como o complexo *Hoplias* aff. *malabaricus*.

Espera-se que as evidências reportadas nesta tese sirvam de subsídio para pesquisas mais aprofundadas visando o monitoramento e a conservação das espécies e dos ambientes similares àqueles investigados, seriamente ameaçados pelas medidas de regulação do nível hidrométrico do alto rio Paraná (Souza Filho *et al.*, 2004).

## **REFERÊNCIAS**

- Bertollo L.A.C., Born G.G., Dergam J.A., Fenocchio A.S. & Moreira-Filho O. 2000. A biodiversity approach in the neotropical Erythrinidae fish, *Hoplias malabaricus*. Karyotypic survey, geographic distribution of cytotypes and cytotaxonomic considerations. *Chromosome Research*, **8**, 603-613.
- Dergam J.A., Paiva S.R., Schaeffer C.E., Godinho A.L. & Vieira F. 2002. Phylogeography and RAPD-PCR variation in *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794)

- (Pisces, Teleostei) in southeastern Brazil. *Genetics and Molecular Biology*, **25**, 379-387.
- Dergam J.A., Suzuki H.I., Shibatta O.A., Duboc L.F., Júlio H.F.Jr., Giuliano-Caetano L. & Black W.C.IV. 1998. Molecular biogeography of the Neotropical fish *Hoplias malabaricus* (Erythrinidae: Characiformes) in the Iguaçu, Tibagi, and Paraná rivers. *Genetics and Molecular Biology*, **21**, 493-496.
- Marques E.E., Agostinho A.A., Sampaio A.A. & Agostinho C.S. 1992. Alimentação, evacuação gástrica e cronologia da digestão de jovens de pintado *Pseudoplatystoma corruscans* (Siluriformes, Pimelodidae) e suas relações com a temperatura ambiente. *Revista Unimar, Maringá*, **14**, 207-221.
- Norrdahl K., Klemola T., Korpimäki E. & Koivula M. 2002. Strong seasonality may attenuate trophic cascades: vertebrate predator exclusion in boreal grassland. *Oikos*, **99**, 419-430.
- Okada E.K., Agostinho A.A., Petrere M.Jr. & Penczak T. 2003. Factors affecting fish diversity and abundance in drying ponds and lagoons in the upper Paraná River basin, Brazil. *Ecohydrology & Hydrobiology*, **3**, 97-110.
- Paine R.T. 1969. A note on trophic complexity and community stability. *American Naturalist*, **103**, 91-93.
- Pazza R. & Júlio H.F.Jr. 2003. Occurrence of three sympatric cytotypes of *Hoplias malabaricus* (Pisces, Erythrinidae) in the upper Paraná river floodplain (Brazil). *Cytologia*, **68**, 159-163.
- Perioto P.F. 2004. *Variabilidade genética do complexo Hoplias aff. malabaricus das Bacias Platina e Araguaia-Tocantins, acessada com marcadores moleculares nucleares e mitocondriais*. Dissertação de Mestrado em Genética e Melhoramento. Universidade Estadual de Maringá.

- Piana P.A., Baumgartner G. & Gomes L.C. 2003. Influência da temperatura sobre o desenvolvimento de juvenis da piapara (*Leporinus* cf. *obtusidens*). *Acta Scientiarum: Biological Sciences*, **25**, 87-94.
- Sanford E. 1999. Regulation of keystone predation by small changes in ocean temperature. *Science*, **283**, 2095-2097.
- Simberloff D. 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era? *Biological Conservation*, **83**, 247-257.
- Souza Filho E.E.; Rocha P.C.; Comunello E. & Stevaux J.C. 2004. Effects of the Porto Primavera dam on physical environment of the downstream floodplain. In: *The upper Paraná river and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. (Eds S.M. Thomaz, A.A. Agostinho & N.S. Hahn), pp. 55-74. Leiden: Backhuys Publishers.
- Thomaz S.M., Agostinho A.A. & Hahn N.S. 2004. *The upper Paraná river and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Leiden: Backhuys Publishers.

## **Capítulo I**

**O papel da traíra *Hoplias aff. malabaricus* (Bloch, 1794)  
na estruturação das assembléias de peixes em lagoas isoladas  
de uma planície de inundação tropical**

## **O papel da traíra *Hoplias aff. malabaricus* (Bloch, 1794) na estruturação das assembléias de peixes em lagoas isoladas de uma planície de inundação tropical**

### **RESUMO**

O presente estudo testou experimentalmente se a traíra *Hoplias aff. malabaricus* pode ser considerada uma espécie-chave nas lagoas isoladas na planície de inundação do alto rio Paraná, no período de abril a outubro de 2002, através da manipulação inicial em sua densidade (níveis do tratamento: adição, remoção e referência). Os efeitos desse tratamento foram avaliados nos descritores da estrutura das assembléias (riqueza de espécies, abundância, equidade e biomassa), através de análises de variância com medidas repetidas em duas categorias de hábitat (área aberta e coberta por macrófitas). Apesar de registradas em todas as assembléias e dependerem da categoria de hábitat, as reduções na riqueza de espécies foram significativamente mais pronunciadas em lagoas onde *H. aff. malabaricus* foi excluída. Nessas lagoas, o número de indivíduos também foi significativamente menor em relação àquelas nas quais o piscívoro foi adicionado ou mantido em densidade natural, enquanto para a equidade as tendências foram opostas. A análise da abundância relativa por classes de tamanho apontou uma redução drástica no número de indivíduos de pequeno porte (< 3 cm), que contribuiu para a ausência de alterações pronunciadas na biomassa entre os níveis de densidade do predador e das categorias de hábitat. As evidências apresentadas deram suporte à hipótese formulada e demonstraram que a compreensão dos mecanismos pelos quais predadores contribuem na persistência das demais espécies constitui-se num desafio para pesquisas futuras, especialmente nos ecossistemas tropicais.

**Palavras-chave:** espécie-chave, estrutura da assembléia, experimento em lagoas, *Hoplias aff. malabaricus*, peixes neotropicais, planície de inundação, predação, Rio Paraná

## **The role of the traíra *Hoplias aff. malabaricus* (Bloch, 1794) structuring fish assemblages in isolated lagoons of a tropical floodplain**

### **ABSTRACT**

This study tested experimentally the hypothesis that traíra *Hoplias aff. malabaricus* is a keystone predator in isolated lagoons of the upper Paraná River floodplain. The experiment was conducted from April to October 2002, through an initial manipulation of traíra density (levels of treatment: addition, removal and reference). Treatment effects were evaluated on descriptors of fish assemblage structure (species richness, abundance, equitability and biomass), through repeated measures analysis of variance, in two habitat categories (open and macrophyte-dominated areas). In spite of being recorded in all assemblages and depended on habitat category, reductions in species richness were significantly more pronounced in lagoons where *H. aff. malabaricus* was removed. In these lagoons, the number of individuals was also significantly lower than in those where the piscivore was added or maintained in natural densities. Equitability showed opposite tendencies. Analysis of relative abundance by size-classes revealed a sharp reduction in the number of small-sized individuals (< 3cm), contributing to the absence of pronounced alterations in biomass. These evidences supported our hypothesis and demonstrated that the understanding of mechanisms by which predators affect the persistence of prey species constitutes a challenge for future researches, especially in tropical ecosystems.

**Key words:** assemblage structure, floodplain, *Hoplias aff. malabaricus*, keystone, neotropical fishes, predation, whole-lake experiment

## INTRODUÇÃO

A influência das interações bióticas na estruturação das assembléias, embora reconhecida desde o início do século passado (Elton, 2001), passou a receber atenção especial na ecologia com a intensificação da abordagem experimental, a partir da década de 1960 (Hairston *et al.* 1960; Sih *et al.*, 1985; Schluter & Ricklefs, 1993). Assim, experimentações, especialmente com a manipulação da densidade, demonstraram que algumas espécies, geralmente predadoras, têm papel diferencial nas assembléias, influenciando a persistência das demais (Paine, 1966; Paine & Vadas, 1969; Mittelbach *et al.*, 1995). Robert Paine, em 1969, cunhou o termo espécie-chave para qualificar uma espécie com estes atributos, ou seja, a estrela-do-mar *Pisaster ochraceus* era capaz de promover a coexistência de um maior número de espécies do que o esperado em sua ausência mais em função da intensidade da predação do que por sua densidade ou biomassa (Power *et al.*, 1996a).

Além dos efeitos letais, predadores podem afetar suas presas de diversas formas, como no padrão de utilização do hábitat, no período e intensidade de forrageamento, com implicações diretas sobre a dinâmica intra e interespecífica (como crescimento, reprodução e as interações, por exemplo) (Werner *et al.*, 1983a; Fraser & Gilliam, 1992; Miyasaka *et al.*, 2003). Efeitos indiretos têm sido documentados especialmente em ambientes aquáticos, nos quais vertebrados tais como peixes (Power *et al.*, 1992; Shurin, 2001; Persson *et al.*, 2004), anfíbios (Fauth, 1990; Wilbur, 1997), aves (Wootton, 1995), mamíferos (Duggins, 1980) e mesmo invertebrados (Creed, 1994) interferem nas relações entre os demais táxons (Abrams *et al.*, 1996). Dessa forma, a identificação dos mecanismos através dos quais algumas espécies podem assumir elevada importância em suas assembléias têm fundamentado pesquisas que visam a

conservação de espécies e ecossistemas (Lubchenco *et al.*, 1991; Power *et al.*, 1996b; Simberloff, 1998), especialmente em regiões temperadas (Westman, 1990; Kotliar *et al.*, 1999; Creed, 2000).

Em regiões tropicais, fatores como a elevada complexidade dos sistemas, o grande número de espécies (Strong, 1992; Reis *et al.*, 2003) e, conseqüentemente, de potenciais interações entre estas (Flecker, 1992), o conhecimento incipiente e os aspectos dinâmicos das teias alimentares (Esteves & Galetti, 1995; Lowe-McConnell, 1999; Hahn *et al.*, 2004; Russo, 2004) têm dificultado as investigações acerca do conceito de espécie-chave. Com base nas conclusões de diversos estudos, uma forte candidata ao *status* é a traíra *Hoplias* aff. *malabaricus*, uma espécie predadora oportunista (Loureiro & Hahn, 1996) e de distribuição generalizada nos ambientes aquáticos sul-americanos (Oyakawa, 2003).

Alterações nos padrões de distribuição de espécies de pequeno porte em riachos no caribe (Fraser & Gilliam, 1992) e a maximização do rendimento pesqueiro em reservatórios no nordeste brasileiro (Paiva *et al.*, 1994) foram associadas à ocorrência da traíra. Na região sul do Brasil, no entanto, Pelicice *et al.* (no prelo) relataram que *H.* aff. *malabaricus* constituiu cerca de 50 % da biomassa capturada em seis pequenos reservatórios, postulando que o elevado *turnover* de espécies de pequeno porte esteja suportando esta elevada proporção. Na planície de inundação do alto rio Paraná, *H.* aff. *malabaricus* é encontrada em praticamente todos os biótopos (Bialetzki *et al.*, 2002; Petry *et al.*, 2003a). A espécie parece exercer um papel importante nas assembléias de peixes de lagoas temporárias (Okada *et al.*, 2003), sendo as oscilações na densidade das espécies de presas explicada por sua densidade (Piana *et al.*, submetido). Apesar das indicações obtidas nestes estudos, investigações controladas dos efeitos de *H.* aff. *malabaricus* sobre outras espécies restringem-se àquelas conduzidas na América



Central, mesmo assim com um baixo número de espécies de presas ( $N < 2$ ) (Fraser & Gilliam, 1992; Gilliam *et al.*, 1993; Fraser *et al.*, 1999; Gilliam & Fraser, 2001).

No presente estudo foi avaliada a capacidade de *H. aff. malabaricus* alterar a trajetória temporal da estrutura das assembléias de peixes e funcionar como uma espécie-chave nas lagoas isoladas da planície de inundação do alto rio Paraná e verificar se existe efeito do hábitat. Nestas lagoas, geralmente com alta produtividade e acentuada redução no tamanho durante a estação de seca (junho a outubro) (Petry *et al.*, 2003b; Thomaz *et al.*, 2004), a ictiofauna é composta, essencialmente, por um elevado número de espécies sedentárias, de curto ciclo de vida e de pequeno porte. No período de seca (inverno e primavera), mesmo com a esperada redução no consumo alimentar (Lowe-McConnell, 1999; Russo, 2004), a simplificação das teias alimentares e as limitações nos recursos disponíveis sugerem que, caso exista, a competição deva ser mais intensa. Dessa forma, nossa hipótese é a de que *H. aff. malabaricus*, através da predação, é capaz de mediar a coexistência das demais espécies. De acordo com as predições, tanto a riqueza de espécies como a abundância, a equidade e a biomassa deveriam diminuir nas assembléias nas quais *H. aff. malabaricus* estivesse ausente e que o tipo de hábitat influenciasse essas relações.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### ***Experimento***

O experimento foi conduzido durante 120 dias e visando evitar o trânsito de peixes entre as lagoas, este período foi limitado à época do ano na qual, em geral, os níveis fluviométricos estão baixos e estas isoladas. O delineamento experimental (experimento de pulso, *sensu* Bender *et al.*, 1984) consistiu na avaliação das respostas

das assembléias em áreas cobertas ou não por macrófitas aquáticas (hábitat) após uma única perturbação inicial (manipulação da densidade do predador *H. aff. malabaricus*). A categoria de hábitat e o nível de densidade do predador (adição, remoção ou densidade natural, este último considerado como referência, *sensu* Likens, 1985) foram estabelecidos de forma aleatória entre as seis lagoas selecionadas (Fig. 1) (Eberhardt & Thomas, 1991). Para a seleção das lagoas considerou-se a similaridade na morfometria (formato alongado e profundidade máxima de 1,60 m) e na complexidade estrutural (cobertura de macrófitas em > 50 % da área da lagoa e predomínio da flutuante *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms e da emergente *Paspalum repens* Berg.) (Tabela I). No entanto, os descritores da estrutura das assembléias de peixes não foram similares entre as seis lagoas (Tabela II).

Quanto à manipulação do predador, considerou-se a densidade média encontrada nas investigações sistematizadas que vêm sendo conduzidas na região (Projeto Ecológico de Longa Duração) para o nível de adição (Tabela I). Para a remoção seletiva do predador (lagoas Cidão e Zé Marinho) utilizou-se pescaria de anzóis com vara, bóias iscadas e arrastos consecutivos. Apesar da remoção experimental não garantir a exclusão completa, a densidade de *H. aff. malabaricus* foi mantida próxima a zero nessas lagoas, como demonstraram as amostragens posteriores (Anexo).

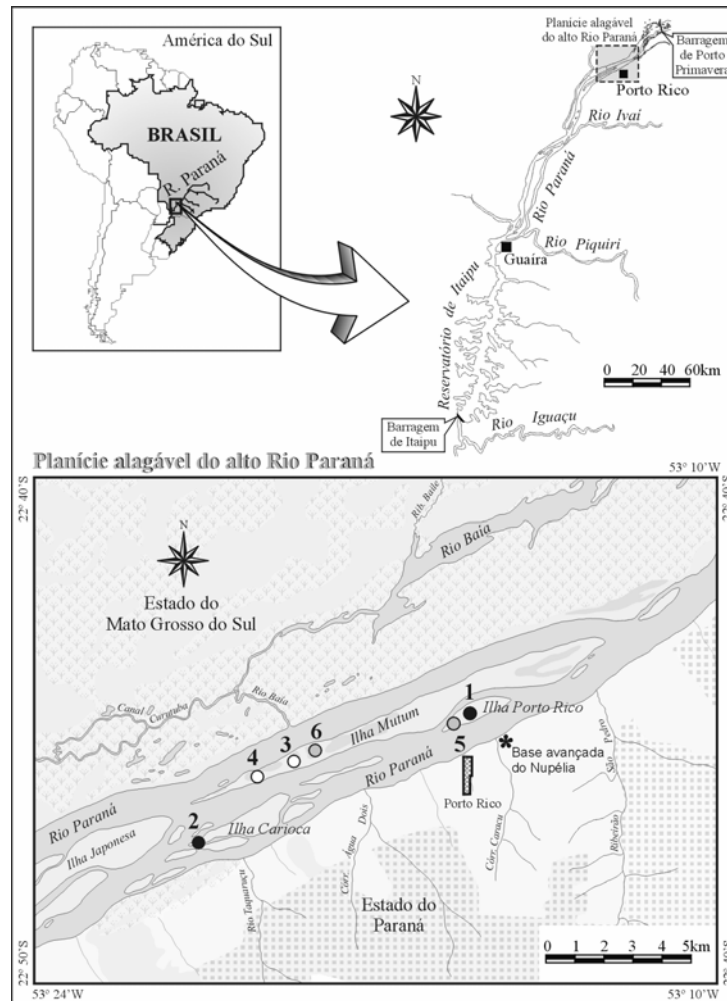


Fig. 1. Área de estudo com a localização das lagoas em que *Hoplias* aff. *malabaricus* foi adicionada (1: Canal do Meio, 2: Carioca), removida (3: Cidão, 4: Zé Marinho) e mantida em densidade natural (5: Genipapo, 6: Tião).

A manipulação da densidade do predador foi realizada no período de 26 a 30 de abril. As amostras foram obtidas bimestralmente (22 a 24 de abril, 16 a 21 de junho e 6 a 9 de agosto), no período da manhã (das 7h00 às 11h00), sendo a primeira destinada à caracterização da estrutura das assembléias antes do início do experimento. Para isto, redes de arrasto (50 m de comprimento, 1,5 m de altura e malhagem de 0,5 cm de entre-nós adjacentes) foram utilizadas para delimitar as áreas de amostragem, sendo dispostas junto ao substrato e presas pelas extremidades às margens, com uma antecedência de 24h. No início dos trabalhos, as redes eram suspensas de forma a bloquear a passagem

dos peixes, sendo as áreas delimitadas pelas redes varridas até a depleção da ictiofauna, através da utilização de rede arrasto (na área aberta) e peneiras (na área coberta por macrófitas). Após a identificação e registro do comprimento padrão (cm) todos os indivíduos foram devolvidos ao local de captura, com exceção daqueles coletados na amostragem inicial.

Tabela I. Localização, área (m<sup>2</sup>), temperatura (°C) e oxigênio dissolvido na água (mg.l<sup>-1</sup>), valores iniciais e subsequentes alterações na densidade (ind.m<sup>-2</sup>) da traíra *Hoplias aff. malabaricus* nas seis lagoas investigadas. HM+, HM- e REF representam adição, remoção e os valores de densidade de referência da traíra, respectivamente.

Tratamento / Lagoas	Localização	Área Inicial Final	Temperatura água Média (mín-máx)	Oxigênio dissolvido	Densidade da traíra		
					Inicial	Adição	Remoção
HM+							
Canal do Meio	22°45'120"S	1330	21,73	2,89			
	53°15'52"O	273	(18,0-24,7)	(1,80-4,15)	0,03	0,01	
Carioca	22°47'32"S	3800	21,53	3,23			
	53°21'02"O	1184	(19,9-24,5)	(2,85-3,88)	0,01	0,01	
HM-							
Cidão	22°46'22"S	660	22,0	2,57			
	53°19'41"O	228	(19,9-25,4)	(1,90-3,20)	0,01		0,01
Zé Marinho	22°46'39"S	4580	23,37	3,68			
		3806	(20,6-26,2)	(2,34-4,80)	0,01		0,01
REF							
Genipapo	22°45'34"S	230	23,03	2,47			
	53°16'05"O	162	(20,8-24,7)	(1,85-3,04)	0,02		
Tião	22°46'18"S	840	24,4	3,60			
	53°19'30"O	285	(18,8-24,4)	(1,22-6,90)	0,01		

### ***Variáveis-resposta e análise dos dados***

A riqueza de espécies, a abundância (número de ind.m<sup>-2</sup> de área amostrada), a equidade e a biomassa (g.m<sup>-2</sup> de área amostrada, determinada a partir de regressões da relação peso-comprimento dos indivíduos coletados em abril) foram consideradas descritores da estrutura das assembléias. Para minimizar o efeito das diferenças iniciais

(Tabela II), foram analisados os valores percentuais em relação à amostragem de abril, de forma que as variações observadas a partir do início do experimento pudessem ser atribuídas apenas ao efeito dos tratamentos. Uma análise descritiva da estrutura em tamanho da ictiofauna foi empregada com o objetivo de elucidar os padrões encontrados. Análises de variância bifatoriais de medidas repetidas (RMANOVA, procedimento GLM no programa Statistica<sup>®</sup> 6.1) foram utilizadas para testar a variação de cada descritor da estrutura. A densidade do predador, manipulada por adição (HM+), remoção (HM-) e não manipulada (referência, REF), e as categorias de hábitat (área aberta e coberta por macrófitas) foram considerados os efeitos e as amostragens efetuadas em junho e agosto as medidas repetidas. Os pressupostos de normalidade e homocedasticidade foram atingidos em todos os testes e o nível de significância adotado foi  $\alpha < 0,05$ .

## **RESULTADOS**

Durante o período experimental, todas as lagoas sofreram redução similar e pronunciada da área (média 54 %, erro padrão = 10,19) (Tabela I), a concentração de oxigênio dissolvido na água variou de 1,22 a 6,90, sem diferenças significativas entre área aberta e coberta por macrófitas ( $t_{34} = -1,91$ ;  $P = 0,06$ ) e a mortalidade devido a manipulação das presas foi inferior a 5 %. Considerando que as análises dos descritores da estrutura das assembléias foram baseadas em valores relativos, os resultados não dependeram das diferenças verificadas na amostragem inicial (Tabela II). Assim sendo, interações significativas entre as variáveis-resposta e a variável de medida repetida (junho e agosto) não são necessárias para demonstrar diferenças entre os grupos experimentais.

Os resultados sustentaram a hipótese de que *H. aff. malabaricus* influenciou as assembléias pois, de maneira geral, a trajetória temporal da estrutura foi similar entre as assembléias com adição de *H. aff. malabaricus* e aquelas de referência enquanto alterações mais conspícuas foram registradas com a remoção do predador. Por outro lado, a maior parte das análises não confirmou as suposições de um efeito diferencial do hábitat, sendo os possíveis fatores envolvidos discutidos posteriormente.

Tabela II. Descritores da estrutura inicial das assembléias de peixes em seis lagoas isoladas nas ilhas fluviais na planície de inundação do alto rio Paraná. HM+, HM- e REF representam adição, remoção e os valores de densidade de referência da traíra *Hoplias aff. malabaricus*, respectivamente. Abundância e biomassa expressas em  $\log_{10}$  ind.m<sup>-2</sup> e  $\log_{10}$  g.m<sup>-2</sup> da área amostrada, respectivamente.

Tratamento	Lagoas	Riqueza espécies	Abundância	Eqüidade	Biomassa
HM+	Canal do Meio	14	0,95	0,54	0,66
	Carioca	18	0,59	0,71	0,99
HM-	Cidão	6	0,77	0,28	0,71
	Zé Marinho	13	0,27	0,70	0,48
REF	Genipapo	21	0,70	0,72	1,15
	Tião	10	0,59	0,60	0,47

A riqueza de espécies diminuiu ao longo do tempo, em todas as lagoas e categorias de hábitat, sendo que o número de espécies registrado na última amostragem representou, em média, 73 % (erro padrão = 7,20) da riqueza verificada na amostragem inicial (Fig. 2). As reduções, no entanto, foram significativamente mais pronunciadas na amostragem de agosto, na área coberta por macrófitas na ausência do predador

(RMANOVA bifatorial: predador  $F_{2,6} = 2,10$ ;  $P = 0,20$ ; hábitat  $F_{1,6} = 5,92$ ;  $P = 0,05$ ; predador x hábitat  $F_{2,6} = 11,42$ ;  $P = 0,01$ ).

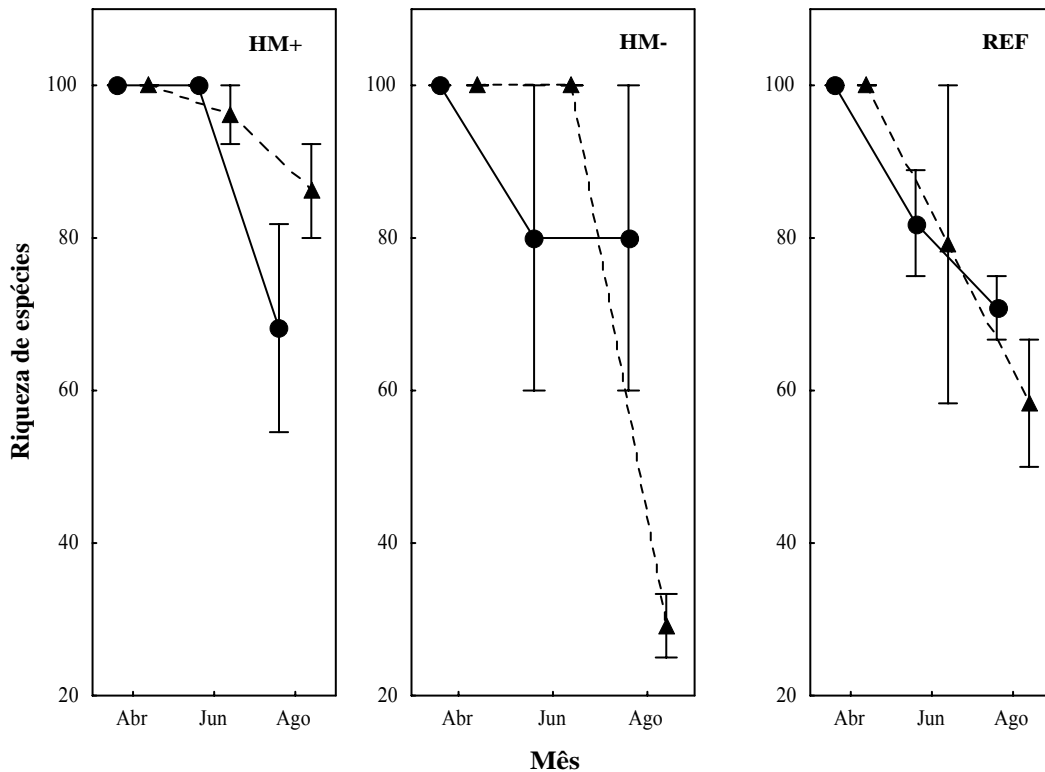


Fig. 2. Variação nos valores médios do número de espécies (riqueza) (percentuais em relação à amostragem inicial) na área aberta (●) e coberta por macrófitas (▲) durante 120 dias em lagoas onde *Hoplias aff. malabaricus* foi adicionada (HM+), removida (HM-) e mantida em densidade natural (REF). As manipulações foram efetuadas logo após a amostragem de abril. Barras representam  $\pm 1$  erro padrão das duas lagoas em cada tratamento.

Alterações diferenciadas na abundância dos indivíduos foram verificadas apenas em função da densidade do predador (RMANOVA bifatorial: predador  $F_{2,6} = 7,28$ ;  $P = 0,02$ ; hábitat  $F_{1,6} = 1,76$ ;  $P = 0,23$ ; predador x hábitat  $F_{2,6} = 1,02$ ;  $P = 0,42$ ). Assim, tanto nas lagoas com adição da traíra como nas de referência a abundância elevou-se expressivamente em relação à amostragem inicial, enquanto que naquelas com exclusão

do predador, esta foi, em média, apenas 37 % (erro padrão = 5,79) do número inicial (Fig. 3).

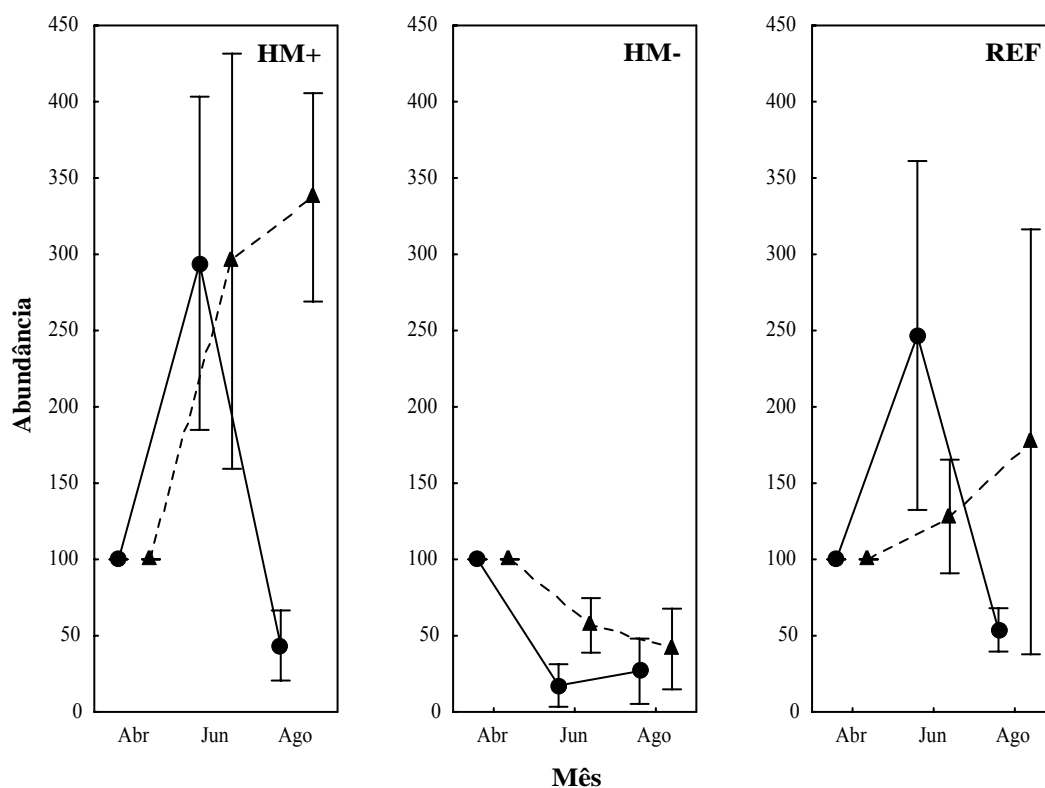


Fig. 3. Variação nos valores médios do número de indivíduos (abundância) (percentuais em relação à amostragem inicial) na área aberta (●) e coberta por macrófitas (▲) durante 120 dias em lagoas onde *Hoplias aff. malabaricus* foi adicionada (HM+), removida (HM-) e mantida em densidade natural (REF). As manipulações foram efetuadas logo após a amostragem de abril. Barras representam  $\pm 1$  erro padrão das duas lagoas em cada tratamento.

Um forte efeito da densidade do predador foi igualmente registrado na equidade (RMANOVA bifatorial: predador  $F_{2,6} = 7,11$ ;  $P = 0,03$ ; hábitat  $F_{1,6} = 0,16$ ;  $P = 0,70$ ; predador x hábitat  $F_{2,6} = 0,15$ ;  $P = 0,86$ ), sendo constatada uma acentuada elevação em seus valores nas assembléias em que a traíra foi removida e uma estabilidade nestes valores nas demais (Fig. 4).



A análise da abundância específica (ver Anexo) permite estabelecer relações entre as tendências na eqüidade com aquelas encontradas para a riqueza de espécies e a abundância. O aumento considerável na eqüidade forneceu indícios de um efeito diferenciado da exclusão da traíra sobre as espécies dominantes, que tiveram suas abundâncias drasticamente reduzidas.

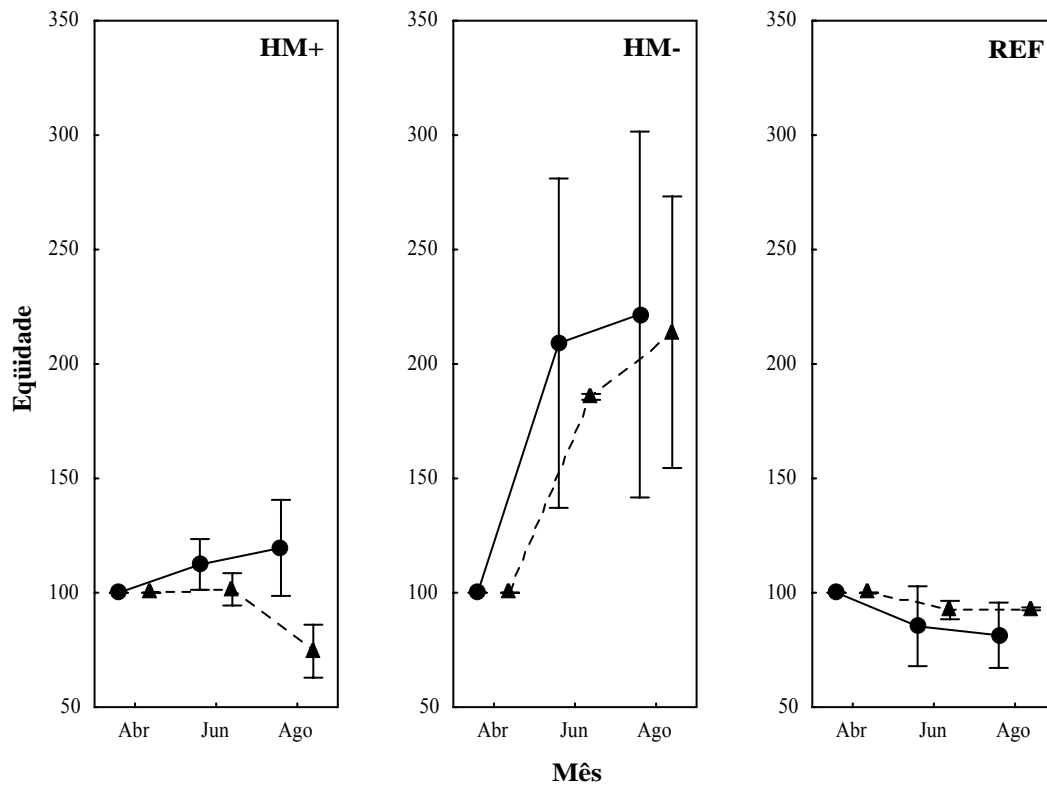


Fig. 4. Variação nos valores médios da eqüidade (percentuais em relação à amostragem inicial) na área aberta (●) e coberta por macrófitas (▲) durante 120 dias em lagoas onde *Hoplias aff. malabaricus* foi adicionada (HM+), removida (HM-) e mantida em densidade natural (REF). As manipulações foram efetuadas logo após a amostragem de abril. Barras representam  $\pm 1$  erro padrão das duas lagoas em cada tratamento.

Apesar de não ter sido verificado um padrão consistente de variação em função dos níveis da densidade do predador, a proporção das classes de tamanho alterou-se durante o experimento (Fig. 5). Os indivíduos de pequeno porte (Classe 1: < 3 cm)

dominaram em todas as assembléias (de 50 a 96 % da abundância total) no início do experimento. As reduções mais drásticas na contribuição relativa dos indivíduos da Classe 1 deu-se na assembléia da lagoa Zé Marinho (HM-). A ictiofauna dessa lagoa juntamente com aquelas das lagoas Cidão (HM-) e Genipapo (REF) presenciaram as alterações mais pronunciadas na estrutura de tamanho, com maior participação dos indivíduos das Classes 3 e 4 (> 4,6 cm) após o início do experimento.

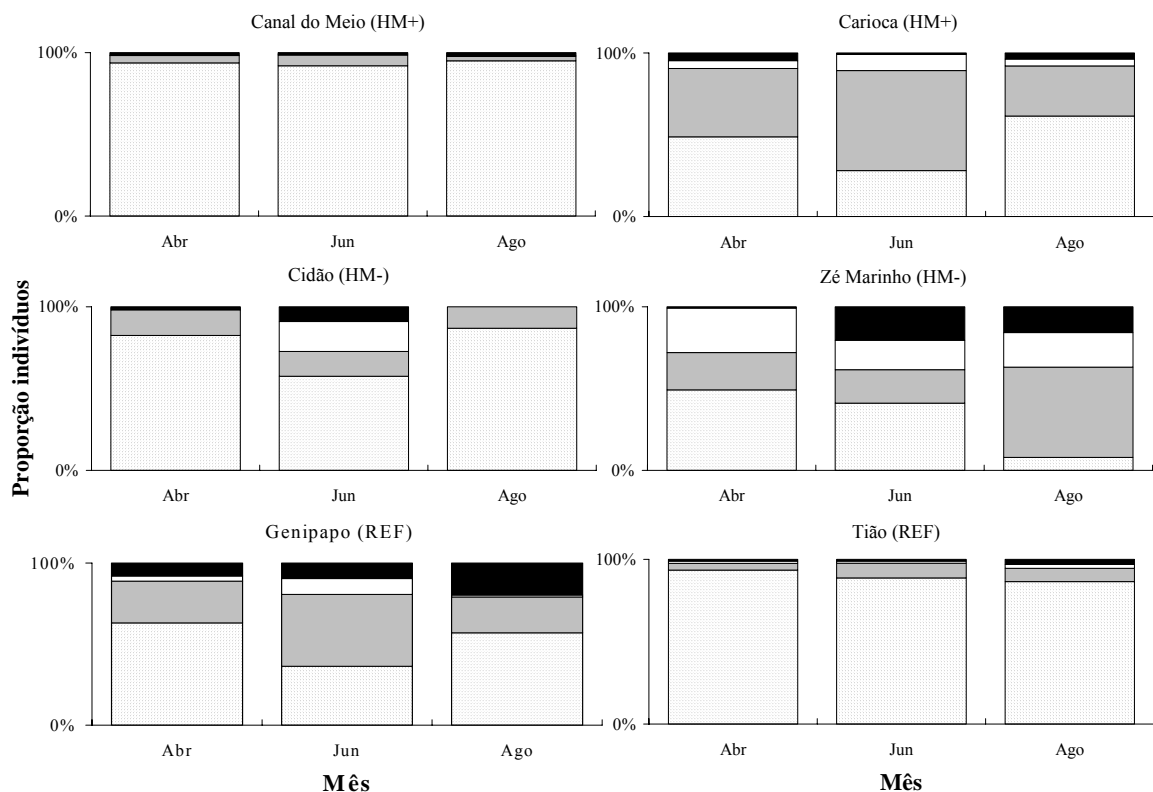


Fig. 5. Contribuição relativa das quatro classes de tamanho nas amostragens (Classe 1 (pontilhado): < 3,0 cm; Classe 2 (cinza): 3,1 a 4,5 cm; Classe 3 (branco): 4,6 a 6,5 cm; Classe 4 (preto): > 6,5 cm).

As tendências de variação espaço-temporal nas classes de comprimento explicam o fato da biomassa ter sido o único descritor das assembléias a não demonstrar efeito significativo da densidade do predador, da categoria de hábitat ou da interação

entre estes durante o experimento (RMANOVA bifatorial: predador  $F_{2,6} = 0,97$ ;  $P = 0,43$ ; hábitat  $F_{1,6} = 0,12$ ;  $P = 0,74$ ; predador x hábitat  $F_{2,6} = 2,07$ ;  $P = 0,21$ ).

## **DISCUSSÃO**

A presente investigação evidenciou que os resultados de experimentos envolvendo perturbações em sistemas com assembléias especiosas podem ser complexos (Flecker, 1992; Layman & Winemiller, 2004) e revelou as dificuldades com as quais experimentadores se deparam ao manipular sistemas inteiros como lagoas. Os resultados obtidos sugerem que as assembléias de peixes nas lagoas isoladas das ilhas fluviais da planície de inundação do alto rio Paraná parecem ter sido mais influenciadas pelas interações bióticas do que pela estrutura física.

Assim, apesar da densidade do predador e da categoria de hábitat não se constituírem em efeitos mutuamente excludentes, a riqueza de espécies (de forma mais pronunciada na área coberta por macrófitas) e a abundância diminuíram drasticamente na ausência da traíra. Entretanto, contrariando parte das predições da hipótese inicial, a equidade elevou-se com a exclusão do predador, principalmente, em função da redução na contribuição relativa das espécies dominantes, e as alterações na biomassa não puderam ser relacionadas ao efeito da densidade do predador nem ao hábitat.

A inclusão do hábitat no delineamento experimental buscou, além de testar seu efeito sobre os descritores da estrutura das assembléias, avaliar a eficiência da amostragem e obter informações com potencial contribuição na elucidação de possíveis fontes de variação encontradas nos resultados. Cabe ressaltar, no entanto, que a pontualidade das amostragens (período da manhã e ausência de réplicas das duas categorias de hábitat em cada lagoa) pode ter contribuído para a ausência de um efeito conspícuo do hábitat sobre a maior parte dos descritores da estrutura das assembléias,

contrariando nossas expectativas, assim como a literatura (Werner *et al.*, 1983b; Holt *et al.*, 2004).

É possível, no entanto, que pelo menos durante o período diurno, realmente sejam poucas as espécies especializadas em uma categoria de hábitat a ponto das análises não terem sido capazes de evidenciar a segregação de hábitats. Limitada ao período diurno, a investigação de Baltar *et al.* (no prelo) demonstrou ser intensa a movimentação da ictiofauna entre a região pelágica e o interior dos bancos de macrófitas. Aspectos da auto-ecologia da traíra como o hábito solitário, o sedentarismo, a movimentação brusca aliada à preferência por ambientes estruturados (Paiva, 1972; ver porém Petry *et al.*, 2003c) e que favorecem a estratégia alimentar emboscadora, podem ter contribuído para a ausência de alterações pronunciadas na ocupação do hábitat pelo restante da ictiofauna durante o experimento.

De maneira geral, os efeitos da ausência da traíra foram mais severos do que aqueles relacionados a sua presença (predação, por exemplo). A redução no número de espécies foi verificada em todas as lagoas investigadas, sendo fortemente afetada pelas condições relacionadas ao dessecamento, sendo essas alterações ainda mais pronunciadas na área mais estruturada (com macrófitas). Este resultado indica que *H. aff. malabaricus* pode influenciar a persistência dos organismos nessa categoria de hábitat, possivelmente através do mecanismo de coexistência mediada pelo predador (Caswell, 1978). Além de sugerirem a ocorrência de competição e de habilidade competitiva diferenciada entre as presas, esses resultados contrariaram as expectativas de um efeito positivo da complexidade estrutural. Ambientes estruturados pela vegetação são reconhecidos como promotores da coexistência de espécies, pois oferecem abrigo e proteção especialmente aos indivíduos de pequeno porte (Jacobsen & Berg, 1998; Byström *et al.*, 2004). Já em áreas abertas de ambientes rasos, as espécies

constituem-se em alvo fácil de predadores, como aves (Power *et al.*, 1989) e mamíferos (Rosas *et al.*, 1999), além dos peixes (Snickars *et al.*, 2004).

As reduções drásticas na abundância de indivíduos de pequeno porte evidenciaram possível efeito do tamanho nas interações (Westerberg *et al.*, 2004) entre os indivíduos nas assembléias em que *H. aff. malabaricus* foi excluída. Esse resultado não deixa de ser intrigante, uma vez que a espécie manipulada constitui-se num típico predador nos bancos de macrófitas na categoria de ambiente investigada (Okada *et al.*, 2003). O conhecimento dos efeitos dos mecanismos *top-down* ainda é incipiente nos ambientes aquáticos continentais tropicais. Em sistemas complexos, isto é, dotados de elevada riqueza de espécies, a predação mostrou-se efetiva (Stout & Vandermeer, 1975), estando a intensidade dos seus efeitos negativamente associada à produtividade (Chase, 2003; ver porém Bohannan & Lenski, 2000). Diferentemente das observações de Spiller & Schoener (1998) acerca dos efeitos de lacertílios sobre a riqueza de aracnídeos, a eliminação das espécies no presente experimento não se restringiu às raras, mas afetou igualmente a abundância das dominantes, elevando conseqüentemente a equidade.

Indivíduos de menor tamanho foram os mais afetados de forma negativa pela ausência do predador, independentemente do hábitat. Esta redução diferencial explica, em grande parte, a ausência de efeito dos tratamentos (densidade do predador e hábitat) na biomassa. Embora passível de inconsistências na amostragem, parece razoável ponderar que as alterações drásticas no número dos indivíduos de pequeno porte (77,42 % do total) não refletiriam necessariamente uma tendência de variação similar na biomassa, visto que os indivíduos de comprimento inferior a 3 cm representaram apenas 23,22 % da biomassa. O efeito do tamanho na suscetibilidade das presas tem sido alvo de investigações envolvendo o efeito de predadores em suas assembléias (Chase, 2003;

Layman & Winemiller, 2004). Apesar da capacidade de consumo aumentar com o tamanho (Bayley, 1988), indivíduos menores (< 1,5 cm) parecem demonstrar maior habilidade competitiva interespecífica (Connell, 1983) e elevada capacidade em deplecionar recursos como, por exemplo, o zooplâncton (Hjelm & Persson, 2001).

A intensidade do impacto de *H. aff. malabaricus* nas assembléias tem sido discutida há décadas e, de maneira geral, alguns autores concordam com o fato de que, apesar de não interromper a atividade alimentar durante o período reprodutivo (Paiva, 1972; Barbieri *et al.*, 1982), a espécie parece não ser efetiva na eliminação de suas presas (Azevedo & Gomes, 1943; Paiva, *et al.*, 1994). Apesar de comprovado o efeito indireto de *H. aff. malabaricus*, a intensidade do efeito direto (intensidade de predação, por exemplo) pode ter sido subestimada na presente investigação em função do período do ano em que foi realizada, como observado nos estudos de outros grupos animais (Norrdahl *et al.*, 2002).

O experimento foi conduzido num período de um ano no qual, apesar da temperatura média da água permanecer dentro dos limites registrados para os anos anteriores (Petry *et al.*, em preparação), a baixa incidência de chuvas e o reduzido nível hidrométrico do alto rio Paraná contribuíram para a rápida redução no volume de água das lagoas isoladas. Nesse período, a retração das águas concentra os peixes e maximiza as taxas de encontro entre predadores e presas (Bayley, 1988; Okada *et al.*, 2003). O efeito da sazonalidade sobre as interações, especialmente a predação, foi relatado por Sandvik *et al.* (2002). Grande parte da ictiofauna exibe uma série de adaptações fisiológicas e comportamentais no sentido de maximizar a sobrevivência frente às reduções no volume de água e às baixas concentrações de oxigênio dissolvido e temperaturas extremas, envolvendo reduções na movimentação, intensidade e frequência de forrageio (Lowe-McConnell, 1964; Zaret & Rand, 1971). Diversos

estudos enfocando a alimentação de *H. aff. malabaricus* em uma variedade de sistemas e regiões reportam elevadas ocorrências de estômagos vazios durante o período de maio a agosto (Paiva, 1972; Barbieri *et al.*, 1982; Oliveros & Rossi, 1991; Bistoni *et al.*, 1995).

Estudos realizados tanto em ambientes terrestres (Brown *et al.*, 2001; Norrdahl *et al.*, 2002) como aquáticos (Fauth, 1999; Sanford, 1999; Menge, 2000; Piraino *et al.*, 2002) evidenciam a influência da sazonalidade climática e hidrológica sobre a performance de espécies-chave, determinando um papel contexto-dependente destas em suas assembléias. A redução na abundância de alimento durante a estação seca intensificou as interações competitivas em riachos no Panamá (Zaret & Rand, 1971) e a sobreposição na dieta de espécies de peixes em lagoas marginais da bacia do alto rio Paraná (Esteves & Galetti, 1995; Meschiatti, 1995). O papel de espécie-chave exercido por espécies de peixes em riachos da Califórnia esteve estreitamente associado aos anos marcados pela ocorrência de enchurradas (Power *et al.*, 1996a). A dispersão também se constitui num fator capaz de exercer grande influência no efeito dos predadores (Cooper *et al.*, 1990). Em sistemas de planície de inundação, eventos sazonais de cheias são reconhecidos como promotores da conectividade hidrológica e do intercâmbio dos organismos entre diferentes categorias de biótopos (Junk *et al.*, 1989; Neiff, 1990; Rodríguez & Lewis, 1994; Gomes & Agostinho, 1997), interferindo na organização das assembléias por proporcionar novas combinações de espécies e a redistribuição dos organismos no espaço e no tempo.

Numa perspectiva conservacionista, é de fundamental importância a investigação da influência de predadores nativos na persistência das espécies. Para isso, uma hipótese que sustente a existência de competição capaz de promover a exclusão de espécies na ausência de predadores constitui-se num amplo e interessante tema a ser

explorado em maior profundidade na planície de inundação do alto rio Paraná. Um dos principais desafios constitui-se na elaboração de um modelo conceitual que leve em conta a flexibilidade nas respostas da estrutura das assembléias em função de fatores como o efeito da temperatura sobre a performance do principal predador e no tempo de isolamento (grau de conectividade hidrológica) desses ambientes com o restante do sistema.

Os resultados ora reportados sugerem que a traíra seja uma espécie chave nas assembléias de peixes das lagoas isoladas. Recentemente, esforços empregados determinaram para *H. aff. malabaricus* um consumo diferenciado de presas ao longo do gradiente térmico anual da planície de inundação (Petry *et al.*, em preparação). Isto implica que seus efeitos sobre a estrutura das assembléias possam ser mais ou menos acentuados, ou mesmo inexpressivos, dependendo de épocas mais quentes ou mais frias do ano. O efeito da alteração no regime hidrológico natural exercido pelos represamentos existentes na bacia sobre a conectividade dos corpos de água na planície ainda precisa ser investigado, embora alguns estudos já evidenciem seu impacto negativo (Gomes & Agostinho, 1997; Agostinho *et al.*, 2004).

### **Agradecimentos**

Este trabalho não seria possível sem a ajuda de muitas pessoas e instituições: alunos do curso de Ciências Biológicas da UEM auxiliaram nos trabalhos de campo, pós-graduandos em Ecologia de Ecossistemas Aquáticos Continentais contribuíram na elucidação dos resultados e enriqueceram a discussão com seus comentários, além de auxiliarem nas amostragens e no laboratório. Suportes logístico e financeiro foram fornecidos pelo NUPÉLIA e CNPq (Processo 142220/2001-9), respectivamente.



## REFERÊNCIAS

- Abrams P.A., Menge B.A., Mittelbach G.G., Spiller D.A. & Yodzis P. (1996) The role of indirect effects in food webs. In: *Food webs: integration of patterns & dynamics*. (Eds G.A. Polis & K.O. Winemiller), pp. 371-395. Chapman & Hall, New York.
- Agostinho A.A., Gomes L.C., Thomaz S.M. & Hahn N.S. (2004) The upper Paraná river and its floodplain: main characteristics and perspectives for management and conservation. In: *The upper Paraná river and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. (Eds S.M. Thomaz, A.A. Agostinho & N.S. Hahn), pp. 381-393. Backhuys Publishers, Leiden.
- Azevedo P. & Gomes A.L. (1943) Contribuição ao estudo da traíra *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794). *Boletim de Indústria Animal*, **5**, 15-64.
- Baltar S.L.S.M.A., Agostinho A.A., Thomaz S.M. & Gomes L.C. (No prelo) Influence of aquatic macrophytes on fish assemblages of the upper Paraná river floodplain (Brazil). *Hydrobiologia*.
- Barbieri G., Verani J.R. & Barbieri M.C. (1982) Dinâmica quantitativa da nutrição de *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1974), na represa do Lobo (Brotas – Itirapina/SP), (Pisces, Erythrinidae). *Revista Brasileira de Biologia*, **42**, 295-302.
- Bayley P.B. (1988) Factors affecting growth rates of young tropical floodplain fishes: seasonality and density-dependence. *Environmental Biology of Fishes*, **21**, 127-142.
- Bender E.A., Case T.J. & Gilpin M.E. (1984) Perturbation experiments in community ecology: theory and practice. *Ecology*, **65**, 1-13.
- Bialetzki A., Nakatani K., Sanches P.V. & Baumgartner G. (2002) Spatial and temporal distribution of larvae and juveniles of *Hoplias* aff. *malabaricus* (Characiformes,

- Erythrinidae) in the upper Paraná river floodplain, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, **62**, 211-222.
- Bistoni M.A., Haro J.G. & Gutiérrez M. (1995) Feeding of *Hoplias malabaricus* in the wetlands of Dulce river (Córdoba, Argentina). *Hydrobiologia*, **316**, 103-107.
- Bohannan B.J.M. & Lenski R.E. (2000) The relative importance of competition and predation varies with productivity in a model community. *The American Naturalist*, **156**, 329-340.
- Brown J.H., Whitham T.G., Ernest S.K.M. & Gehring C.A. (2001) Complex species interactions and the dynamics of ecological systems: long-term experiments. *Science*, **293**, 643-650.
- Byström P., Andersson J. Persson L. & de Roos A.M. (2004) Size-dependent resource limitation and foraging-predation risk trade-offs: growth and habitat use in young arctic char. *Oikos*, **104**, 109-121.
- Caswell H. (1978) Predator-mediated coexistence: a nonequilibrium model. *The American Naturalist*, **112**, 127-154.
- Chase J.M. (2003) Strong and weak trophic cascades along a productivity gradient. *Oikos*, **101**, 187-195.
- Connell J.H. (1983) On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *The American Naturalist*, **122**, 661-696.
- Cooper S.D., Walde S.J. & Peckarsky B.L. (1990) Prey exchange rates and the impact of predators on prey populations in streams. *Ecology*, **71**, 1503-1514.
- Creed R.P.Jr. (1994) Direct and indirect effects of crayfish grazing in a stream community. *Ecology*, **75**, 2091-2103.

- Creed R.P.Jr. (2000) Is there a new keystone species in North American lakes and rivers? *Oikos*, **91**, 405-408.
- Duggins D.O. (1980) Kelp beds and sea otters: an experimental approach. *Ecology*, **61**, 447-453.
- Eberhardt L.L. & Thomas J.M. (1991) Designing environmental field studies. *Ecological Monographs*, **61**, 53-73.
- Elton C. (2001) *Animal ecology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Esteves K.E. & Galetti P.M.Jr. (1995) Food partitioning among some characids of a small Brazilian floodplain lake from the Paraná river basin. *Environmental Biology of Fishes*, **42**, 375-389.
- Fauth J.E. (1990) Interactive effects of predators and early larval dynamics of the treefrog *Hyla chrysoscelis*. *Ecology*, **71**, 1609-1616.
- Fauth J.E. (1999) Identifying potential keystone species from field data – an example from temporary ponds. *Ecology Letters*, **2**, 36-43.
- Flecker A.S. (1992) Fish trophic guilds and the structure of a tropical stream: weak direct vs. strong indirect effects. *Ecology*, **73**, 927-940.
- Fraser D.F. & Gilliam J.F. (1992) Nonlethal impacts of predator invasion: facultative suppression of growth and reproduction. *Ecology*, **73**, 959-970.
- Fraser D.F., Gilliam J.F., MacGowan M.P., Arcaro C.M. & Guillozet P.H. (1999) Habitat quality in a hostile river corridor. *Ecology*, **80**, 597-607.
- Gilliam J.F. & Fraser D.F. (2001) Movement in corridors: enhancement by predation threat, disturbance, and habitat structure. *Ecology*, **82**, 258-273.
- Gilliam J.F., Fraser D.F. & Alkins-Koo M. (1993) Structure of a tropical stream fish community: a role for biotic interactions. *Ecology*, **74**, 1856-1870.

- Gomes L.C. & Agostinho A.A. (1997) Influence of the flooding regime on the nutritional state and juvenile recruitment of the curimba, *Prochilodus scrofa*, Steindachner, in upper Paraná river, Brazil. *Fisheries Management and Ecology*, **4**, 263-274.
- Hahn N.S., Fugi R. & Andrian I.F. (2004) Trophic ecology of the fish assemblages. In: *The upper Paraná river and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. (Eds S.M. Thomaz, A.A. Agostinho & N.S. Hahn), pp. 247-269. Backhuys Publishers, Leiden.
- Hairton N.G., Smith F.E. & Slobodkin L.B. (1960) Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist*, **94**, 421-425.
- Hjelm J. & Persson L. (2001) Size-dependent attack rate and handling capacity: inter-cohort competition in a zooplanktivorous fish. *Oikos*, **95**, 520-532.
- Holt A.R., Warren P.H. & Gaston K.J. (2004) The importance of habitat heterogeneity, biotic interactions and dispersal in abundance-occupancy relationships. *Journal of Animal Ecology*, **73**, 841-851.
- Jacobsen L. & Berg S. (1998) Diel variation in habitat use by planktivores in field enclosure experiments: the effect of submerged macrophytes and predation. *Journal of Fish Biology*, **53**, 1207-1219.
- Junk W.J., Bayley P.B. & Sparks R.E. (1989) The flood pulse concept in river-floodplain systems. In: Proceedings of the International Large River Symposium. (Ed D.P. Dodge). *Canadian Special Publication in Fisheries and Aquatic Sciences*, **106**, 110-127.
- Kotliar N.B., Baker B.W., Whicker A.D. & Plumb G. (1999) A critical review of assumptions about the prairie dog as a keystone species. *Environmental Management*, **24**, 177-192.

- Layman C.A. & Winemiller K.O. (2004) Size-based prey responses to piscivore exclusion in a Neotropical river. *Ecology*, **85**, 1311-1320.
- Likens G.E. (1985) An experimental approach for the study of ecosystems: the fifth Tansley lecture. *The Journal of Ecology*, **73**, 381-396.
- Loureiro V.E. & Hahn N.S. (1996) Dieta e atividade alimentar da traíra *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Osteichthyes, Erythrinidae), nos primeiros anos de formação do reservatório de Segredo – PR. *Acta Limnologica Brasiliensia*, **8**, 195-205.
- Lowe-McConnell R.H. (1964) The fishes of the Rupununi savanna district of British Guiana, South America. *Journal of the Linnean Society, London (Zoology)*, **45**, 103-144.
- Lowe-McConnell R.H. (1999) *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais*. (Trads A.E.A.M. Vazzoler, A.A. Agostinho & P.T.M. Cunningham). EDUSP, São Paulo, Brasil.
- Lubchenco J., Olson A.M., Brubaker L.B., Carpenter S.R., Holland M.M., Hubbell S.P., Levin S.A., MacMahon A., Matson P.A., Melillo J.M., Mooney H.A., Peterson C.H., Pulliam H.R., Real L.A., Regal P.J. & Risser P.G. (1991) The sustainable biosphere initiative: an ecological research agenda: a report from the Ecological Society of America. *Ecology*, **72**, 371-412.
- Menge B.A. (2000) Top-down and bottom-up community regulation in marine rocky intertidal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **250**, 257-289.
- Meschiatti A.J. (1995) Alimentação da comunidade de peixes de uma lagoa marginal do rio Mogi-Guaçu, SP. *Acta Limnologica Brasiliensia*, **VIII**, 115-137.

- Mittelbach G.G., Turner A.M., Hall D.J., Retting J.E. & Osenberg C.W. (1995) Perturbation and resilience: a long-term whole-lake study of predator extinction and reintroduction. *Ecology*, **76**, 2347-2360.
- Miyasaka H., Genkai-Kato M., Kuhara N. & Nakano S. (2003) Predatory fish impact on competition between stream insect grazers: a consideration of behaviorally- and density-mediated effects on an apparent coexistence pattern. *Oikos*, **101**, 511-520.
- Neiff, J.J. (1990) Ideas para la interpretacion ecologica del Parana. *Interciencia* **15** (6): 424-441.
- Norrdahl K., Klemola T., Korpimäki E. & Koivula M. (2002) Strong seasonality may attenuate trophic cascades: vertebrate predator exclusion in boreal grassland. *Oikos*, **99**, 419-430.
- Okada E.K., Agostinho A.A., Petrere M.Jr. & Penczak T. (2003) Factors affecting fish diversity and abundance in drying ponds and lagoons in the upper Paraná river basin, Brazil. *Ecohydrology & Hydrobiology*, **3**, 97-110.
- Oliveros O.B. & Rossi L.M. (1991) Ecologia trofica de *Hoplias malabaricus malabaricus* (Pisces, erythrinidae). *Revista de la Asociacion de Ciencias Naturales Del Litoral*, **22**, 55-68.
- Oyakawa O.T. (2003) Family Erythrinidae. In: *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. (Eds R.E. Reis, S.O. Kullander & C.J. Ferraris Jr.), pp. 238-240. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brazil.
- Paine R.T. (1966) Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*, **100**, 65-75.
- Paine R.T. (1969) A note on trophic complexity and community stability. *The American Naturalist*, **103**, 91-93.

- Paine R.T. & Vadas R.L. (1969) The effects of grazing by sea urchins, *Strongylocentrotus* spp., on benthic algal populations. *Limnology and Oceanography*, **14**, 710-719.
- Paiva M.P. (1972) *Fisioecologia da traíra, Hoplias malabaricus (Bloch), no nordeste brasileiro: crescimento, resistência à salinidade, alimentação e reprodução*. Tese de Doutorado em Ciências. Universidade de São Paulo.
- Paiva M.P., Petreire M.Jr., Petenate A.J., Nepomuceno F.H. & Vasconcelos E.A. (1994) Relationship between the number of predatory fish species and fish yield in large north-eastern Brazilian reservoirs. In: *Rehabilitation of freshwater fisheries*. (Ed I.G. Cowx), pp. 120-129. Fishing News Books, Oxford.
- Pelicice F.M., Abujanra F., Fugi R., Latini J.D., Gomes L.C. & Agostinho L.C. (No prelo) A piscivoria controlando a produtividade em reservatórios: explorando o mecanismo *top down*. In: *Produtividade em reservatórios e bioindicadores*. (Eds L. Rodrigues, A.A. Agostinho, L.C. Gomes & S.M. Thomaz). Rima, São Carlos, Brasil.
- Persson L., Byström E. & Westman E. (2004) Trophic dynamics in a whole lake experiment: size-structured interactions and recruitment variation. *Oikos*, **106**, 263-274.
- Petry A.C., Agostinho A.A. & Gomes L.C. (2003a) Spatial variation of the fish assemblage structure from the upper Rio Paraná floodplain, Brazil, in a dry year. *Acta Limnologica Brasiliensia*, **15**, 1-13.
- Petry A.C., Agostinho A.A. & Gomes L.C. (2003b) Fish assemblages of tropical floodplain lagoons: exploring the role of connectivity in a dry year. *Neotropical Ichthyology*, **1**, 111-119.

- Petry P., Bayley P.B. & Markle D.F. (2003c) Relationships between fish assemblages, macrophytes and environmental gradients in the Amazon river floodplain. *Journal of Fish Biology*, **63**, 547-579.
- Piana P.A., Gomes L.C. & Agostinho A.A. (Sumetido) Comparison of predator-prey interaction models for fish. *Ecological Modelling*.
- Piraino S., Fanelli G. & Boero F. (2002) Variability of species' roles in marine communities: change of paradigms for conservation priorities. *Marine Biology*, **140**, 1067-1074.
- Power M.E., Dudley T.L. & Cooper S.D. (1989) Grazing catfish, fishing birds, and attached algae in a Panamanian stream. *Environmental Biology of Fishes*, **26**, 285-294.
- Power M.E., Marks J.C. & Parker M.S. (1992) Variation in the vulnerability of prey to different predators: community-level consequences. *Ecology*, **73**, 2218-2223.
- Power M.E., Parker M.S. & Wootton J.T. (1996a) Disturbance and food chain length in rivers. In: *Food webs: integration of patterns & dynamics*. (Eds G.A. Polis & K.O. Winemiller), pp. 286-297. Chapman & Hall, New York.
- Power M.E., Tilman D., Estes J.A., Menge B.A., Bond W.J., Mills L.S., Daily G., Castilla J.C., Lubchenco J. & Paine R.T. (1996b) Challenges in the quest for keystones: identifying keystone species is difficult – but essential to understanding how loss of species will affect ecosystems. *BioScience*, **46**, 609-620.
- Reis R.E., Kullander S.O. & Ferraris C.J.Jr. (2003) *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brazil.
- Rodríguez M.A. & Lewis W.M.Jr. (1994) Regulation and stability in fish assemblages of neotropical floodplain lakes. *Oecologia*, **99**, 166-180.



- Rosas F.C.W., Zuanon J.A.S. & Carter S.K. (1999) Feeding ecology of the giant otter, *Ptenomura brasiliensis*. *Biotropica*, **31**, 502-506.
- Russo M.R. (2004) *Ecologia trófica da ictiofauna de pequeno porte, em lagoas isoladas da planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil*. Tese de Doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais. Universidade Estadual de Maringá.
- Sandvik G., Seip K.L. & Pleym H. (2002) An anatomy of interactions among species in a seasonal world. *Oikos*, **99**, 260-271.
- Sanford E. (1999) Regulation of keystone predation by small changes in ocean temperature. *Science*, **283**, 2095-2097.
- Schluter D. & Ricklefs R.E. (1993) Species diversity: an introduction to the problem. In: *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. (Eds R.E. Ricklefs & D. Schluter), pp. 1-10. The University of Chicago Press, Chicago.
- Shurin J.B. (2001) Interactive effects of predation and dispersal on zooplankton communities. *Ecology*, **82**, 3403-3416.
- Sih A., Crowley P., McPeck M., Petranka J. & Strohmeier K. (1985) Predation, competition, and prey communities: a review of field experiments. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, **16**, 269-311.
- Simberloff D. (1998) Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era? *Biological Conservation*, **83**, 247-257.
- Snickars M., Sandström A. & Mattila J. (2004) Antipredator behaviour of 0+ year *Perca fluviatilis*: effect of vegetation density and turbidity. *Journal of Fish Biology*, **65**, 1604-1613.
- Spiller D.A. & Schoener T.W. (1998) Lizards reduce spider species richness by excluding rare species. *Ecology*, **79**, 503-516.

- Stout J. & Vandermeer J. (1975) Comparison of species richness for stream-inhabiting insects in tropical and mid-latitude streams. *The American Naturalist*, **109**, 263-280.
- Strong D.R. (1992) Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. *Ecology*, **73**, 747-754.
- Thomaz S.M., Pagioro T.A., Bini L.M., Roberto M.C. & Rocha R.R.A. (2004) Limnological characterization of the aquatic environments and the influence of hydrometric levels. In: *The upper Paraná river and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. (Eds S.M. Thomaz, A.A. Agostinho & N.S. Hahn), pp. 75-102. Backhuys Publishers, Leiden.
- Werner E.E., Gilliam J.F., Hall D.J. & Mittelbach G.G. (1983a) An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology*, **64**, 1540-1548.
- Werner E.E., Mittelbach G.G., Hall D.J. & Guillian J.G. (1983b) Experimental tests of optimal habitat use in fish: the role of relative habitat profitability. *Ecology*, **64**, 1525-1539.
- Westerberg M., Staffan F. & Macnhagen C. (2004) Influence of predation risk on individual competitive ability and growth in Eurasian perch *Perca fluviatilis*. *Animal Behaviour*, **67**, 273-279.
- Westman W.E. (1990) Managing for biodiversity: unresolved science and policy questions. *BioScience*, **40**, 26-33.
- Wilbur H.M. (1997) Experimental ecology of food webs: complex systems in temporary ponds. *Ecology*, **78**, 2279-2302.
- Wootton J.T. (1995) Effects of birds on sea urchins and algae: a lower-intertidal trophic cascade. *EcoScience*, **2**, 321-328.
- Zaret T.M. & Rand A.S. (1971) Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology*, **52**, 336-342.

Anexo. Espécies amostradas em lagoas onde *Hoplias* aff. *malabaricus* foi adicionada (HM+), removida (HM-) e mantida em densidade natural (REF) na área aberta (A) e coberta por macrófitas aquáticas (M). Os valores referem-se à abundância em abril, seguidos das alterações nas amostragens de junho e agosto. Símbolos \*, ↓, e ↑ entre os parênteses representam espécie não registrada, redução e aumento em relação à amostragem inicial, respectivamente.

	HM+				HM-				Referência			
	Canal do Meio		Carioca		Cidão		Zé Marinho		Genipapo		Tião	
	A	M	A	M	A	M	A	M	A	M	A	M
<b>Characiformes</b>												
<i>Astyanax altiparanae</i>	0,04 (↓*)		1,80 (↑↓)	0,02 (*↑)	6,00 (*↓)	0,05 (↓*)	0,31 (↓↓)	0,05 (↑*)	0,90 (↓↓)	0,20 (↓*)	1,33 (↑↑)	0,83 (↑↑)
<i>Hemigrammus marginatus</i>			(↑↑)				0,09 (↓↓)	0,01 (↑*)	0,17 (↑↓)	0,03 (**)		
<i>Hyphessobrycon eques</i>	0,45 (↑↓)	0,51 (↑↑)	(*↑)	(↑↑)			0,01 (**)	0,01 (↑*)	(↑↑)			
<i>Hyphessobrycon</i> sp.									(*↑)			
<i>Moenkhausia intermedia</i>			0,02 (↓*)						0,27 (↓↓)			
<i>Moenkhausia sanctaefilomenae</i>		0,01 (↑*)	0,16 (↑↑)	0,03 (↑↑)	0,53 (↑↓)	0,61 (↓↓)	0,01 (↑↑)	0,10 (↓↑)	0,23 (↑↑)	1,20 (↓↓)	1,33 (↑↓)	0,81 (↑↑)
<i>Aphyocharax anisitsi</i>	14,34 (↑↓)	2,24 (↑↓)	(↑↑)		0,03 (*↑)	(*↑)	0,02 (↓↓)	0,09 (**)	(*↑)	0,17 (↓↓)	0,47 (↑*)	0,02 (↑↑)
<i>Aphyocharax</i> sp.	0,01 (↑*)											
<i>Serrapinus notomelas</i>	5,79 (↑↓)	0,12 (↑↓)	(↑*)	(*↑)			0,02 (↓↑)		0,13 (↓↓)		0,13 (↓*)	0,01 (↑*)
<i>Serrapinus</i> sp. 1											0,03 (**)	
<i>Roeboides paranensis</i>			0,16 (↑↑)				0,03 (↓↑)	0,02 (↑*)	0,30 (↑*)	0,07 (*↓)		
<i>Acestrorhynchus lacustris</i>			(↑*)								(*↑)	
<i>Serrasalmus marginatus</i>		(↑*)	0,02 (**)				(↑*)	0,01 (↑*)	0,10 (↓*)	0,03 (**)		
<i>Serrasalmus maculatus</i>												(*↑)
<i>Characidium</i> aff. <i>zebra</i>				(↑*)								
<i>Characidium</i> sp.				(↑↑)								
<i>Steindachnerina brevipinna</i>			0,89 (↑*)	0,07 (↓↑)	0,10 (↑*)	0,01 (=*)		(↑*)	1,33 (↓*)	0,13 (↓*)	0,13 (↑↓)	0,01 (↑*)
<i>Steindachnerina insculpta</i>							(*↑)	(*↑)	0,20 (↑*)			
<i>Cyphocharax modestus</i>			0,03 (↑*)	(↑↑)								
<i>Pyrrhulina australis</i>			0,02 (*↑)	0,52 (↑↑)					(↑*)	0,03 (↑↑)		
<i>Erythrinus erythrinus</i>				0,03 (**)		0,03 (**)					(↑*)	0,01 (=*)
<i>Hoplias</i> aff. <i>malabaricus</i>	(↑↓)	0,06 (↑*)	(↑↑)	(↑↑)		(↑*)	(↑*)		0,03			0,01
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>			0,02 (**)	0,02 (**)							(*↑)	

Continuação Anexo									
<b>Gymnotiformes</b>									
<i>Gymnotus inaequilabiatus</i>	0,01 (↑↑)	0,01 (↑↑)		0,32 (↓↓)					0,01 (=*)
<i>Eigenmannia trilineata</i>				0,02 (**)			0,01 (↑*)	0,03 (**)	
<i>Ramphichthys hahni</i>							0,01 (↑*)		
<b>Siluriformes</b>									
<i>Pimelodella</i> sp.								(↑*)	0,03 (**)
<i>Hoplosternum littorale</i>	0,54 (**)	0,01 (*↑)	0,06 (*↑)	0,03 (**)	0,01 (**)			0,03 (↑↑)	0,03 (**)
<i>Liposarcus anisitsi</i>	0,01 (↑*)				(↑*)		0,11 (↑*)	0,03 (*↑)	0,07 (**)
<i>Loricariichthys platymetopon</i>	0,04 (↓*)		(↑↑)					0,13 (↑↓)	
<b>Cyprinodontiformes</b>									
<i>Poecilia reticulata</i>				0,10 (**)					
<i>Rivulus apiamici</i>				0,43 (↑↓)					
<b>Perciformes</b>									
<i>Astronotus crassipinnis</i>								0,07 (↓↓)	
<i>Cichla monoculus</i>								0,03 (**)	
<i>Cichlasoma paranaense</i>	0,07 (↑↑)	0,05 (↑↑)	0,05 (**)	0,45 (↓↑)				0,10 (**)	0,13 (↓↓)
<i>Crenicichla britskii</i>								0,03 (**)	0,07 (**)
<i>Crenicichla niederleinii</i>		0,01 (↑*)					0,01 (↑*)		(↑*)
<i>Satanoperca pappaterra</i>						0,01 (↑*)		0,03 (**)	
<i>Laetacara</i> sp.	0,68 (↑↓)	2,38 (↑↑)	0,30 (↑↑)	(↑*)	(↑*)	(↑*)	1,18 (↓↓)	(↑*)	(↑↑)
<b>Synbranchiformes</b>									
<i>Synbranchus marmoratus</i>	(↑*)	0,15 (↑↓)	0,07 (↓*)						0,02 (↓*)

## **Capítulo II**

**Relações entre a temperatura, o tamanho, o consumo e a taxa  
de crescimento da traíra**

***Hoplias aff. malabaricus* (Bloch, 1794)**

## **Relações entre a temperatura, o tamanho, o consumo e a taxa de crescimento da traíra *Hoplias aff. malabaricus* (Bloch, 1794)**

### **RESUMO**

Foi examinado experimentalmente, durante um período de 30 dias, o efeito da temperatura (um exemplar em cada aquário com temperatura controlada: 14, 18, 22, 26, 30 e 34 °C; cinco réplicas cada) e do tamanho da traíra *Hoplias aff. malabaricus* sobre o seu consumo, utilizando o lambari *Astyanax altiparanae* como presa. Adicionalmente, a taxa de crescimento em peso da traíra foi modelada em função da temperatura, do consumo e do comprimento padrão dos indivíduos. O consumo apresentou uma relação positiva com a temperatura até 30 °C. As traíras consumiram de 0 a 65 presas e, na temperatura 14 °C, apresentaram crescimento negativo. Em razão do comportamento anorético na temperatura mais baixa, constatado durante todo o período experimental, as traíras expostas a 14 °C foram excluídas das análises estatísticas. Diferenças significativas foram verificadas entre as temperaturas para o consumo (ANOVA  $F_{4,19} = 4,141$ ;  $P = 0,014$ ). Traíras expostas a 18 °C consumiram significativamente menos em relação àquelas expostas a 30 °C (Tukey;  $P = 0,033$ ). Um modelo incorporando temperatura, consumo e comprimento explicou 89,4 % da variabilidade na taxa de crescimento em peso. Além de confirmarem o efeito *i*) da temperatura no consumo e *ii*) da temperatura, do consumo e do comprimento na taxa de crescimento, os resultados sugerem cautela em generalizações acerca do impacto da piscivoria de *H. aff. malabaricus* sobre a ictiofauna, especialmente em regiões sujeitas a ampla variação anual da temperatura.

**Palavras-chave:** consumo, crescimento, *Hoplias aff. malabaricus*, modelagem empírica, tamanho, temperatura

**Relationships between temperature, size, consumption and growth rate of the traíra *Hoplias aff. malabaricus* (Bloch, 1794)**

**ABSTRACT**

The effect of temperature and body size on consumption of traíra *Hoplias aff. malabaricus* was examined experimentally during 30 days (one fish per aquaria in controlled temperatures: 14, 18, 22, 26, 30 and 34 °C, with five replicates), using lambari *Astyanax altiparanae* as prey. Additionally, growth rate in weight was modeled in function of temperature, consumption and standard length of individuals. Below 30 °C, there was a positive relationship of consumption and temperature. Prey consumption varied from 0 to 65 and a negative growth occurred at the lowest temperature. Traíras exposed to 14 °C were excluded from statistical analysis due to anorexic behavior during the experimental period. Consumption differed significantly among temperatures (ANOVA  $F_{4,19} = 4.141$ ;  $P = 0.014$ ). Traíras exposed to 18 °C consumed significantly less than those at 30 °C (Tukey;  $P = 0.033$ ). A regression model including temperature, consumption and standard length explained 89,4 % of the variability in growth rate in weight. These results confirmed the effect *i*) of temperature on consumption and *ii*) of temperature, consumption and length on growth rate of *H. aff. malabaricus*. Based on these findings, it is suggested some caution when inferring about the impact of the piscivore *H. aff. malabaricus* on ichthyofauna, specially in regions subjected to broad annual variation in temperature.

**Key words:** consumption, growth, *Hoplias aff. malabaricus*, empirical modelling, size, temperature

## INTRODUÇÃO

A influência da temperatura e do tamanho do indivíduo na atividade alimentar e, conseqüentemente, no crescimento, constitui-se numa questão básica para a compreensão da auto-ecologia das espécies de peixes. De uma forma geral, existe uma faixa ótima de temperatura para o consumo e a conversão do alimento em crescimento (Brett, 1979; Burel *et al.* 1996; Meeuwig *et al.*, 2004), enquanto em relação ao tamanho, uma tendência de redução na taxa de crescimento à medida que o indivíduo aumenta de tamanho com a idade (Vigg & Burley, 1991; Otterlei *et al.*, 1999; Björnsson *et al.*, 2001). A maior parte dos estudos enfocando a influência da temperatura e do tamanho no consumo e crescimento tem contemplado espécies de peixes de clima temperado, especialmente os estádios iniciais daquelas com interesse comercial (Mooij & Van Tongeren, 1990; Larsson & Berglund, 1998; Otterlei *et al.*, 1999; Floodmark *et al.*, 2004; Meeuwig *et al.*, 2004). Exceto por estudos isolados, estas relações ainda são desconhecidas para a ictiofauna neotropical (Piana *et al.*, 2003).

A temperatura de ambientes de planícies neotropicais, embora menos variável que aquelas de áreas temperadas, pode alcançar valores elevados, especialmente em corpos de água rasos e remanescentes na várzea, após as cheias. Nestes casos, as espécies de peixes são forçadas a lidar metabolicamente com extremos térmicos que podem reduzir sua voracidade e interferir na alocação dos recursos para crescimento. *Hoplias* aff. *malabaricus*, a espécie objeto deste estudo, é o principal predador dos ambientes lânticos da planície de inundação do alto rio Paraná. A espécie apresenta uma ampla distribuição na região (Agostinho *et al.*, 2004), sendo conspícua durante a fase final de dessecação de lagoas temporárias (Okada *et al.*, 2003). Sua capacidade de sobrevivência e mesmo o sucesso no recrutamento sob condições ambientais restritivas



para a maior parte dos outros piscívoros (baixos teores de oxigênio dissolvido e temperaturas extremas da água) encontra-se intimamente relacionada a aspectos morfológicos (Fernandes *et al.*, 1994), fisiológicos (Rantin *et al.*, 1992, 1993; Rios *et al.*, 2002) e comportamentais (hábito sedentário e tolerância a longos períodos de jejum) (Azevedo & Gomes, 1942).

De estratégia alimentar emboscadora, *H. aff. malabaricus* ocupa, preferencialmente, a região litorânea e estruturada dos ambientes aquáticos, onde uma grande quantidade de indivíduos de diversas espécies de peixes de pequeno porte se concentra sob os bancos de macrófitas (Delariva *et al.*, 1994; Suárez *et al.*, 2001; Baltar *et al.*, no prelo). O espectro alimentar desta espécie, bem como suas variações ontogenéticas e sazonais foram objeto de diversos estudos (Azevedo & Gomes, 1942; Barbieri *et al.*, 1982; Oliveros & Rossi, 1991; Bistoni *et al.*, 1995; Loureiro & Hahn, 1996; Almeida *et al.*, 1997; Hahn *et al.*, 2004). Entretanto, não há informações acerca de sua taxa de consumo, útil na avaliação do papel desempenhado por ela na estruturação das assembléias de peixes.

As influências do ambiente (como a temperatura) e das condições intrínsecas dos organismos (como o tamanho) sobre as taxas de consumo e crescimento têm implicações nos efeitos de uma determinada espécie sobre as demais. Nesse sentido, a modelagem se constitui numa ferramenta funcional capaz de evidenciar a magnitude de influência de cada fator sobre a variável de interesse (Brander, 1995; Fontoura & Agostinho, 1996), sendo relevante na predição do desempenho de uma espécie em ambiente natural (Vigg & Burley, 1991; Mooij *et al.*, 1994; Brander, 1995), bem como para o seu cultivo (Iwama & Tautz, 1981). De acordo com Brett (1979), a temperatura constitui-se no principal fator que influencia o crescimento animal. Entretanto, o tamanho dos organismos interfere nesta relação (Ostrovsky, 1995; Imsland *et al.*, 1996).

Dessa forma, o presente trabalho teve como objetivos determinar experimentalmente e modelar os efeitos da temperatura e do tamanho dos indivíduos no consumo de presas e o efeito destes sobre a taxa de crescimento em peso de *H. aff. malabaricus* da planície de inundação do alto rio Paraná.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### ***Experimento***

Trinta traíras *H. aff. malabaricus* ( $17,5 < L_s < 24,7$  cm) capturadas em lagoas marginais da planície de inundação do alto rio Paraná ( $22^{\circ}35' - 22^{\circ}55'S$ ;  $53^{\circ}10' - 53^{\circ}40'W$ ) em abril de 2004 foram mantidas em temperatura de  $23^{\circ}C$  em dois tanques de 500 l, ocasião em que foram submetidas ao tratamento com fungicida e bactericida. Com o objetivo de determinar o consumo individual e evitar o efeito de hierarquia de dominância (*sensu* Sloman & Armstrong, 2002), os peixes foram transferidos aleatoriamente para aquários individuais de 250 l, dispostos em seis baterias e submetidos a um regime de fotoperíodo de 12 hs. Cada bateria, composta de cinco aquários, teve controle independente de temperatura. Os aquários foram dotados de fitas de polietileno presas ao fundo com o auxílio de pedras, visando estruturá-los conforme a conveniência da estratégia alimentar emboscadora da traíra. O comprimento dos indivíduos não diferiu significativamente entre as baterias de aquários ( $F_{5, 24} = 0,31$ ;  $P = 0,90$ ).

Considerando que uma das finalidades do estudo foi fornecer modelos preditivos, o experimento reproduziu a variação térmica anual dos ambientes aquáticos da planície de inundação do alto rio Paraná (Fig. 1). Desta forma, o experimento contemplou seis temperaturas fixas distribuídas uniformemente entre  $14$  e  $34^{\circ}C$ . As

temperaturas testadas (14, 18, 22, 26, 30 e 34 °C) foram alcançadas ao final de um período de aclimação de 15 dias, com alterações inferiores a 1 °C.dia<sup>-1</sup>, com o objetivo de reduzir o estresse potencial associado a alterações rápidas nos seus valores (Rantin *et al.*, 1985). O controle da temperatura da água foi efetuado eletronicamente, com sensores submersos nas seis caixas d'água que alimentavam as baterias de aquários.

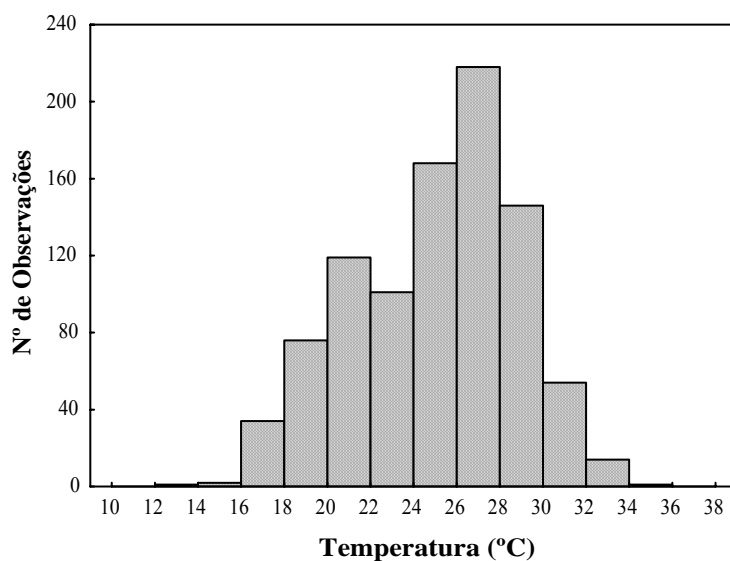


Fig. 1. Histograma da temperatura da água na planície de inundação do alto rio Paraná, no período de fevereiro de 2000 a novembro de 2002.

Indivíduos de pequeno porte de lambari *Astyanax altiparanae* ( $L_{s\text{médio}} = 5,43$  cm;  $S_{\bar{x}} = 0,05$ ) foram utilizados como presa. A escolha pela espécie e seu tamanho deu-se em função de sua abundância e ampla distribuição na planície de inundação do alto rio Paraná, bem como por sua frequência de ocorrência como item alimentar de *H. aff. malabaricus* no ambiente natural (Loureiro & Hahn, 1996; Hahn *et al.*, 2004). Durante a aclimação térmica, foram disponibilizadas seis presas para cada predador, sendo que nas 72 horas (três dias) que antecederam o início do experimento foram retiradas aquelas não consumidas. Durante este período, todas as traíras consumiram presas

(entre 2 e 6, em média 4,2 presas), sem diferenças significativas entre as baterias de aquários ( $F_{5, 24} = 1,07$ ;  $P = 0,40$ ).

O experimento teve uma duração de 30 dias, sendo que durante o período foram realizados registros diários de consumo e reposição de presas consumidas (7h00) e eventuais presas mortas (7h00, 14h00 e 22h00), remoção de fezes (20h00) e aferição de temperatura (ajuste de desvios  $< 0,5$  °C) e do oxigênio dissolvido da água ( $> 6$  mg.l<sup>-1</sup>) (8h00). Visando evitar perturbações no comportamento do predador, estas atividades foram realizadas no menor tempo possível.

### ***Análise de dados***

#### *Efeito da temperatura e do tamanho sobre o consumo*

Os resultados foram avaliados através das abordagens de regressão múltipla e análise de variância (ANOVA). Na regressão múltipla, utilizou-se como variáveis explicativas a temperatura [ $T_c$  (variável centrada)], o comprimento padrão ( $L_{si}$ ) e o peso ( $W_{ti}$ ) do indivíduo no início do experimento. A seleção uniforme de seis níveis de temperatura para a faixa de interesse foi adotada de modo a aumentar o poder estatístico do teste, uma abordagem de delineamentos experimentais analisados através de regressão (Gotelli & Ellison, 2004). Segundo Myers (1990) e Eberhardt & Thomas (1991), este procedimento é válido para experimentos manipulados, permitindo a interpolação dos resultados dentro da faixa abordada. A ANOVA restringiu-se ao efeito da temperatura sobre o consumo ( $C$ ), uma vez que o comprimento padrão não se constituiu numa variável controlada. O teste de Tukey foi empregado quando diferenças significativas foram detectadas para o modelo geral (Gotelli & Ellison, 2004).

#### *Modelando a taxa de crescimento em peso*

Para avaliar o crescimento em peso, as traíras foram pesadas (g) no primeiro e no último dia do experimento. Foi ajustado um modelo de regressão múltipla pelo

método de mínimos quadrados para a variável resposta taxa de crescimento em peso ( $G$  em  $\text{g.mês}^{-1}$ ), utilizando como variáveis explicativas o consumo, a temperatura e o comprimento padrão, sendo efetuadas correlações bivariadas entre todas as variáveis (resposta e explicativas). A importância de se considerar o tamanho dos indivíduos no estabelecimento de relações entre  $G$  e a temperatura para organismos ectotermos é explicitada em Ostrovsky (1995).

A taxa de crescimento em peso foi calculada com base na equação:

$$G = \frac{\ln(W_{tf}) - \ln(W_{ti})}{T_f - T_i}$$

Onde:  $W_{tf}$  é o peso final do indivíduo e  $T_f - T_i$  é a variação de tempo do experimento (1 mês) (Weatherley, 1972).

A intensidade da multicolinearidade entre as variáveis explicativas foi mensurada pelo fator de inflação de variância ( $VIF$ ), cujos valores inferiores a 10 indicam fraca influência da multicolinearidade sobre a variância dos parâmetros (Myers, 1990). A intensidade de influência de cada variável sobre  $G$  foi inferida pelos valores de beta e do índice de exclusividade (IE). Os valores de beta são os coeficientes da regressão para as variáveis padronizadas (média 0 e desvio padrão 1) e o índice de exclusividade para um dado preditor ( $C$ ,  $T_c$ ,  $L_{si}$ ) é a percentagem de variância da variável resposta ( $G$ ) explicada por ele, além daquela explicada pelos outros preditores (Hatcher & Stepanski, 1994). As relações entre a taxa de crescimento em peso e as variáveis explicativas foram exploradas através da dispersão de seus resíduos parciais (gráficos de regressão parcial). Como foi encontrada uma relação quadrática entre a temperatura e a taxa de crescimento estimou-se a temperatura na qual a taxa de crescimento foi máxima (temperatura ótima) através da derivada parcial de  $G$  em relação à temperatura (Pinto & Morgado, 2004). Uma série de diagnósticos de resíduos (teste normalidade de Shapiro-

Wilk, teste de homocedasticidade de Breuch-Pagan, teste de Ramsey RESET para variáveis omitidas) e métodos de estimação de parâmetros (regressão robusta e truncada, erro-padrão robusto) foram aplicados com o objetivo de avaliar a robustez dos resultados (Myers, 1990; Draper & Smith, 1998).

Os dados foram transformados, sempre que necessário, de maneira a atingir os pressupostos da ANOVA e da regressão. As análises estatísticas foram efetuadas através dos programas computacionais *Statistica*<sup>®</sup> e *Stata*<sup>®</sup> e os resultados foram inferidos nos níveis de 1, 5 e 10 % de significância.

## **RESULTADOS**

### *Efeito da temperatura e do tamanho sobre o consumo*

Com o início do experimento, tanto o aumento como a redução da temperatura levaram a alterações no consumo, que variou de 0 a 65 presas. Nenhum dos indivíduos expostos a 14 °C se alimentou, e o consumo aumentou de forma gradativa até os 30 °C, decaindo a 34 °C. A 30 °C, os indivíduos consumiram quatro vezes mais presas em relação a 18 °C e, em média, duas vezes mais presas em relação às demais temperaturas (22, 26 e 34 °C).

Em função do comportamento anoréxico, o nível de 14 °C foi excluído das análises. Numa primeira inspeção dos diagramas de dispersões, ajustou-se o modelo linear simples para o consumo (transformado em  $\log_{10}$ ) em função da temperatura (Fig. 2A). Apesar dos parâmetros serem significativos ( $P < 0,01$ ), os resíduos gerados apresentaram tendência de heterocedasticidade, com aparentes problemas de especificação do modelo (Fig. 2B).

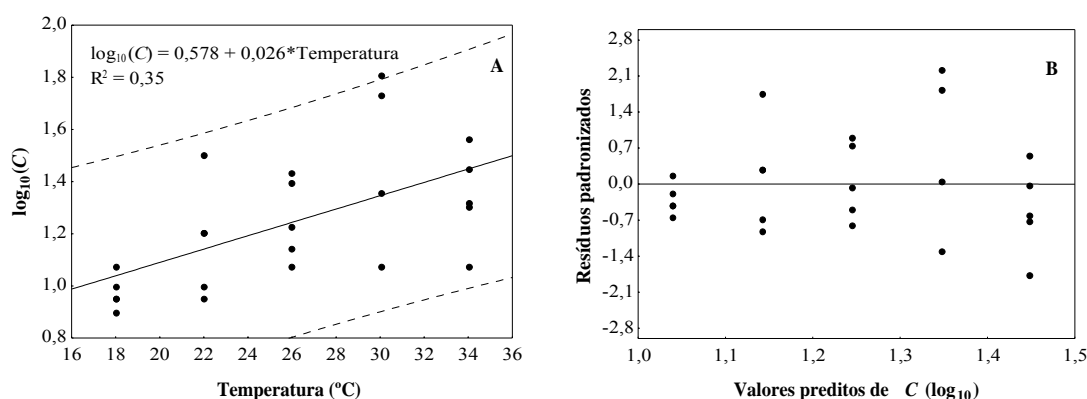


Fig. 2. Regressão do consumo em função da temperatura (linha tracejada indica o intervalo de predição com 95 % de confiança) (A) e relação entre os resíduos gerados e os valores preditos (B).  $C$  = consumo de indivíduos,  $R^2$  = fração da variabilidade da variável resposta explicada pelo modelo.

Visando corrigir a variância e obter um modelo mais adequado foram ajustadas regressões múltiplas que incluíam, além da temperatura, outras variáveis explicativas mensuradas ( $Wti$  e  $Lsi$ ), bem como os termos de ordem quadrática destas ( $Wti^2$ ,  $Lsi^2$  e  $Tc^2$ ). Porém, estes resultados (não apresentados) também não se mostraram satisfatórios (parâmetros não significativos).

Dessa forma, a análise restringiu-se a comparação de médias de consumo nas diferentes temperaturas através de ANOVA. Foram verificadas diferenças significativas no consumo entre as temperaturas ( $F_{4, 19} = 4,141$ ;  $P = 0,014$ ), sendo que as traíras expostas a  $18^{\circ}\text{C}$  consumiram significativamente menos em relação àquelas expostas a  $30^{\circ}\text{C}$  (Tukey;  $P = 0,033$ ) (Fig. 3).

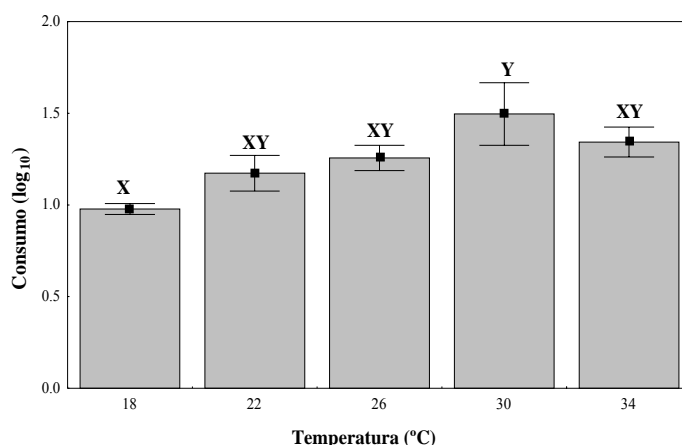


Fig. 3. Consumo de presas ( $\log_{10}$  número de indivíduos) nas diferentes temperaturas (média  $\pm$  erro padrão). Letras diferentes indicam diferenças significativas ( $P < 0,05$ ) pelo teste de Tukey.

#### *Modelando a taxa de crescimento em peso*

As correlações bivariadas revelaram que apenas duas variáveis explicativas foram significativamente relacionadas com a taxa de crescimento em peso, sendo elas o consumo ( $C$ ,  $R = 0,89$ ) e a temperatura da água ( $T_c$ ,  $R = 0,46$ ; e  $T_c^2$ ,  $R = -0,32$ ) (Tabela I).

Tabela I. Média, desvio padrão e correlações de Pearson entre a taxa de crescimento em peso ( $G$ ) e as variáveis explicativas (consumo  $C$ , temperatura da água  $T_c$  e  $T_c^2$  e comprimento padrão  $Lsi$ ).

	Média	Desvio Padrão	Correlações de Pearson				
			$G$	$C$	$T_c$	$T_c^2$	$Lsi$
$G$	0,097	0,12	1				
$C$	17,172	15,32	0,8882 <sup>†††</sup>	1			
$T_c$	0	6,98	0,4641 <sup>††</sup>	0,6494 <sup>†††</sup>	1		
$T_c^2$	46,992	41,38	-0,3151 <sup>†</sup>	-0,1597	0,0779	1	
$Lsi$	20,872	2,00	-0,1281	0,1458	0,1368	0,0051	1

$N = 29$

<sup>†</sup> $P < 0,10$ ; <sup>††</sup> $P < 0,05$ ; <sup>†††</sup> $P < 0,01$



Usando regressão múltipla, os valores da taxa de crescimento em peso foram regredidos sobre os valores do consumo, da temperatura da água e do comprimento padrão. A regressão contendo essas três variáveis explicou 89,4% da variabilidade na taxa de crescimento em peso ( $F_{4, 24} = 50,74$ ;  $P < 0,0001$ ;  $R^2$  ajustado = 0,88). Os valores de beta (coeficientes da regressão múltipla padronizada) e do índice de exclusividade foram então revisados para avaliar a importância relativa de cada variável explicativa sobre a taxa de crescimento em peso (Tabela II).

Tabela II. Fator de inflação de variância (*VIF*), coeficiente da regressão, erro padrão, estatística *t* de *student* para o coeficiente ajustado, índice de exclusividade (IE) e coeficientes da regressão múltipla padronizada (Beta) das variáveis explicativas.

	<i>VIF</i>	Coeficiente	Erro Padrão	<i>t</i>	IE	Beta
<i>C</i>	1,88	0,007838	0,0007240	10,83 <sup>†††</sup>	0,52 <sup>††</sup>	0,986
<i>Tc</i>	1,84	-0,002275	0,0015714	-1,45	0,04	-0,130
<i>Tc</i> <sup>2</sup>	1,09	-0,000430	0,0002038	-2,11 <sup>††</sup>		-0,146
<i>Lsi</i>	1,03	-0,015428	0,0040918	-3,77 <sup>†††</sup>	0,06	-0,253
Constante		0,304278	0,0864864	3,52 <sup>†††</sup>		

N = 29

<sup>††</sup> $P < 0,05$ ; <sup>†††</sup> $P < 0,01$ ; Significâncias inferidas pelo teste *t* de *Student* (*t*) e pelo teste *F* de Fisher (IE)

Assim, o consumo (*C*), a temperatura da água (*Tc*<sup>2</sup>) e o comprimento padrão (*Lsi*) obtiveram coeficientes significativos (Tabela II). Os valores de beta e do índice de exclusividade (IE) foram compatíveis quanto à importância relativa de cada preditor. O IE revelou que o consumo respondeu significativamente por 52 % da variabilidade da taxa de crescimento em peso ( $F_{1, 24} = 4,88$ ;  $P < 0,05$ ), o comprimento padrão por 6 % e a temperatura da água por 4 %, sendo que estes dois últimos não foram significativos ( $P > 0,05$ ).

Os gráficos das variáveis adicionadas (também chamados de gráficos de regressão parcial) demonstram a relação entre cada variável explicativa e a variável dependente após esta ser ajustada para todas as outras variáveis explicativas (Fig. 4). Enquanto as variáveis consumo e comprimento padrão relacionaram-se linearmente com a taxa de crescimento em peso (Fig. 4A e C, respectivamente) a temperatura apresentou uma relação quadrática negativa (Fig. 4B). Após a correção para o consumo e o comprimento padrão, a temperatura ótima para o crescimento em peso de *H. aff. malabaricus* foi estimada em 21,4 °C.

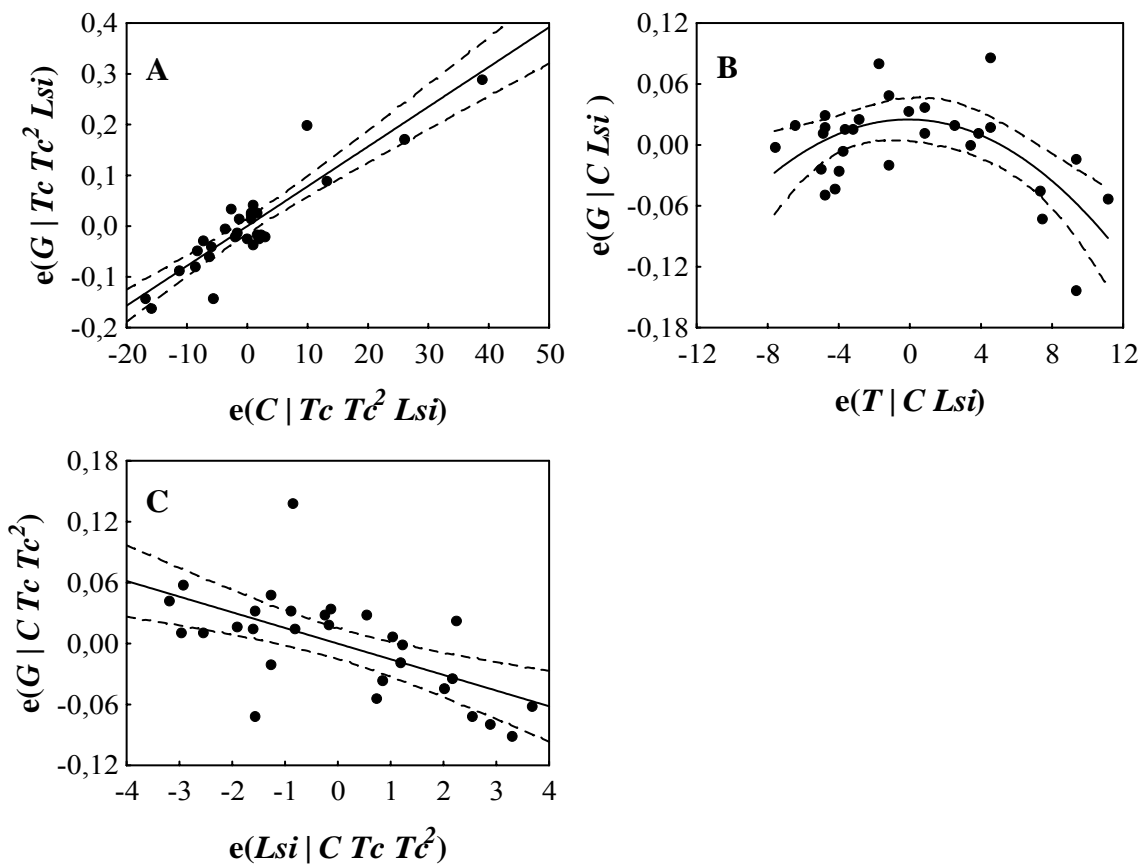


Fig. 4. Regressão parcial da taxa de crescimento em peso ( $G$ ) para o consumo (A), a temperatura da água (B) e o comprimento padrão (C). Linha tracejada indica o intervalo de predição com 95 % de confiança. Para  $e(G | Tc Tc^2 Lsi)$  lê-se: valor esperado de  $G$  além daquele predito por  $Tc$ ,  $Tc^2$  e  $Lsi$ .

O diagnóstico da regressão indicou robustez dos resultados, com resíduos normais (Shapiro-Wilk,  $W = 0,92$ ,  $P > 0,05$ ) e homocedásticos (Breuch-Pagan,  $\chi^2_1 = 1,18$ ,  $P > 0,10$ ), aparentemente sem variáveis omitidas (teste RESET de Ramsey,  $F_{3, 21} = 0,58$ ,  $P > 0,10$ ) e fatores de inflação de variância (*VIF*) inferiores a 10, indicando multicolinearidade fraca (Myers, 1990). Os parâmetros estimados através de regressão truncada (sem o tratamento de 34 °C, que apresentou os maiores resíduos), robusta e com erro padrão robusto não diferiram significativamente ( $P > 0,05$ ) em relação àqueles apresentados na Tabela II.

## **DISCUSSÃO**

Em organismos ectotermos, a temperatura e o tamanho governam as taxas das reações metabólicas afetando processos fisiológicos (McCarthy *et al.*, 1999; Vijverberg & Koelewijn, 2004) que envolvem o consumo e a eficiência da conversão de alimento em crescimento (Brett, 1979; Burel *et al.*, 1996; Schmidt-Nielsen, 1996; Lovell, 1998), e comportamentais (Castonguay & Cyr, 1998), com reflexos nas interações interespecíficas (Waldschmidt & Tracy, 1983; Persson, 1986; Vigg & Burley, 1991). Com a aproximação dos extremos toleráveis para cada espécie, a influência da temperatura se acentua a ponto de desencadear a interrupção do consumo e, conseqüentemente, a diminuição do peso dos indivíduos (Larsson & Berglund, 1998; Meeuwig *et al.*, 2004). O comportamento anoréxico, a perda de peso e a praticamente inexistente atividade natatória foram constatados durante este experimento em aquários mantidos a 14 °C. Esses fatores sugerem que a intensidade dos processos fisiológicos de *H. aff. malabaricus* na planície de inundação do alto rio Paraná se reduz drasticamente em baixas temperaturas, cessando completamente em algum nível entre 18 e 14 °C.

Marques *et al.* (1992) constataram que a 17 °C *Pseudoplastystoma corruscans*, outra espécie da mesma região, também cessou o consumo.

O presente estudo evidenciou que a taxa de crescimento foi estreitamente dependente do consumo e, de forma menos pronunciada, da temperatura e do comprimento, sendo que entre as variáveis explicativas apenas a correlação linear entre a temperatura e o consumo foi estatisticamente significativa. O modelo ajustado pode ser interpretado e utilizado em predições da taxa de crescimento em peso de *H. aff. malabaricus* em indivíduos de tamanho similar àqueles utilizados em nosso experimento, dada a fraca multicolinearidade encontrada e os níveis de significância no ajuste dos parâmetros. Embora os valores nominais sejam distintos, os padrões de relações encontradas entre as variáveis dependentes e as explicativas para a traíra são condizentes com os resultados apresentados por outros autores, que avaliaram espécies de regiões temperadas (revisado por Brett, 1979; Burel *et al.*, 1996; Edsall, 1999; Elliott & Hurley, 2003) e tropical (Piana *et al.*, 2003). No entanto, Allen & Wootton (1982) reportaram tendência crescente da taxa de crescimento com o incremento da temperatura para *Gasterosteus aculeatus*. Mooij *et al.* (1994) ponderaram, por outro lado, que estas relações podem variar de acordo com a categoria trófica.

A temperatura ótima para o crescimento em peso de *H. aff. malabaricus* situou-se abaixo da temperatura na qual o consumo foi máximo, indicando que a conversão alimentar desta espécie diminui para valores de temperatura acima de 21,4 °C. Tendências similares foram registradas por Wurstbaugh & Cech Jr. (1983) e Piana *et al.* (2003). Esses resultados diferem parcialmente do padrão reportado para espécies de clima temperado. Para salmonídeos como *Salvelinus alpinus* e *Salmo trutta*, por exemplo, a faixa na qual a aquisição energética (diretamente relacionada ao consumo) é máxima foi igual ou próxima à temperatura ótima para o crescimento em peso (Larson

& Berglund, 1998; Elliott & Hurley, 2000). A intensificação na atividade natatória com o aumento da temperatura descrita por Wurtsbaugh & Cech Jr. (1983) e Steffens (1987) foi também observada nos experimentos com as espécies tropicais (A.C. Petry; P.A. Piana, observação pessoal), constituindo-se numa possível causa para explicar essas diferenças entre as latitudes, que permanecem como um tema interessante a ser explorado em maior profundidade.

De forma geral, no entanto, o consumo e a taxa de crescimento em peso da traíra em diferentes temperaturas parecem não ser exceção aos processos fisiológicos que norteiam o consumo e o crescimento de outras espécies de peixes em outras regiões (Brett, 1979; Wurtsbaugh & Cech Jr., 1983; Mooij & Van Tongeren, 1990; Burel *et al.*, 1996; Finstad *et al.*, 2004). Os resultados obtidos através da determinação (experimentação) e quantificação (modelagem) do efeito da temperatura e do tamanho no consumo e no crescimento de *H. aff. malabaricus* contribuem para a elucidação do papel desempenhado pela espécie na estruturação das assembléias de peixes em lagoas isoladas através da predação, sugerido por Suárez *et al.* (2001) e Okada *et al.* (2003). A despeito de interferir nos padrões de movimentação e de distribuição espacial da ictiofauna (Gilliam & Fraser, 2001), o efeito de *H. aff. malabaricus* como predadora voraz vem sendo questionado há décadas por diversos autores, baseados, parcialmente em evidências empíricas (Azevedo & Gomes, 1942; Oliveros & Rossi, 1991; Paiva *et al.*, 1994; Bistoni *et al.*, 1995; Pelicice *et al.*, no prelo). Recentemente, esforços têm sido concentrados no sentido de avaliar se *H. aff. malabaricus* cumpre os requisitos necessários para ser considerada espécie-chave em ambientes lênticos da planície de inundação do alto rio Paraná, através de manipulações de sua densidade em sistemas inteiros (Petry *et al.*, em preparação).

A estrutura em tamanho e especialmente a temperatura da água afetaram a intensidade das interações interespecíficas de *H. aff. malabaricus*, tanto de forma direta (consumo) como indireta (crescimento em peso). Assim, a temperatura pode mediar a coexistência de espécies, particularmente em ambientes sujeitos a variações térmicas sazonais como aquelas registradas na planície de inundação do alto rio Paraná (verão: média = 28,77 °C; mín = 25,8 °C; máx = 35,5 °C e inverno: média = 20,23 °C; mín = 12,4 °C; máx = 23,2 °C) (A.C. Petry, dados não publicados). Assim, generalizações sobre os impactos de *H. aff. malabaricus* sobre a estrutura das assembléias requer cautela em sistemas que, apesar de situados na região tropical, apresentam variação anual considerável na temperatura da água.

### **Agradecimentos**

Ao CNPq pelo auxílio financeiro concedido (Processo 142220/2001-9) e ao NUPÉLIA pelo suporte logístico.

### **REFERÊNCIAS**

- Agostinho, A.A.; Bini, L.M.; Gomes, L.C.; Júlio Jr., H.F.; Pavanelli, C.S. & Agostinho, C.S. (2004). Fish assemblages. In: *The upper Paraná river and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Thomaz, S.M.; Agostinho, A.A. & Hahn, N.S. (Eds.). Leiden: Backhuys Publishers. Pp. 223-246.
- Allen, J.R.M. & Wootton, R.J. (1982). The effect of ration and temperature on the growth of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. *Journal of Fish Biology* **20**, 409-422.

- Almeida, V.L.L.; Hahn, N.S. & Vazzoler, A.E.A.M. (1997). Feeding patterns in five predatory fishes of the high Paraná river floodplain (PR, Brazil). *Ecology of Freshwater Fish* **6**, 123-133.
- Azevedo, P. & Gomes, A.L. (1942). Contribuição ao estudo da biologia da traíra *Hoplias malabarica* (Bloch, 1794). *Boletim de Indústria Animal*. Departamento da Produção Animal, Secretaria da Agricultura, Indústria e Comércio. Vol. 5, N. 4, São Paulo. 64p.
- Baltar, S.L.S.M.A; Agostinho, A.A.; Thomaz, S.M. & Gomes, L.C. (No prelo). Influence of aquatic macrophytes on fish assemblages of the upper Paraná river floodplain (Brazil). *Hydrobiologia*.
- Barbieri, G.; Verani, J.R. & Barbieri, M.C. (1982). Dinâmica quantitativa da nutrição de *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1974), na represa do Lobo (Brotas – Itirapina/SP), (Pisces, Erythrinidae). *Revista Brasileira de Biologia* **42** (2), 295-302.
- Bistoni, M.A.; Haro, J.G. & Gutiérrez, M. (1995). Feeding of *Hoplias malabaricus* in the wetlands of Dulce river (Córdoba, Argentina). *Hydrobiologia* **316**, 103-107.
- Björnsson, B.; Steinarsson, A. & Oddgeirsson, M. (2001). Optimal temperature for growth and feed conversion of immature cod (*Gadus morhua* L.). *ICES Journal of Marine Science* **58**, 29-38.
- Brander, K.M. (1995). The effect of temperature on growth of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *ICES Journal of Marine Science* **52**, 1-10.
- Brett, J.R. (1979). Environmental factors and growth. In: *Fish Physiology*. Hoar, W.S.; Randall, D.J. & Brett, J.R. (Eds.) Vol.8. New York: Academic Press. Pp. 599-675.

- Burel, C.; Ruyet, P.; Gaumet, F.; Roux, A.; Sévère, A. & Boeuf, G. (1996). Effects of temperature on growth and metabolism in juvenile turbot. *Journal of Fish Biology* **49**, 678-692.
- Castonguay, M. & Cyr, D.G. (1998). Effects on temperature on spontaneous and thyroxine-stimulated locomotor activity of Atlantic cod. *Journal of Fish Biology* **53**, 303-313.
- Delariva, R.L.; Agostinho, A.A.; Nakatani, K. & Baumgartner, G. (1994). Ichthyofauna associated to aquatic macrophytes in the upper Paraná river floodplain. *Revista UNIMAR* **16** (Suplemento 3), 41-60.
- Draper, N.R. & Smith, H. (1998). *Applied regression analysis*. 3rd Ed. New York: John Wiley & Sons.
- Eberhardt, L.L. & Thomas, J.M. (1991). Designing environmental field studies. *Ecological Monographs* **61** (1), 53-73.
- Edsall, T.A. (1999). The growth-temperature relation of juvenile lake whitefish. *Transactions of the American Fisheries Society* **128**, 962-964.
- Elliott, J.M. & Hurley, M.A. (2000). Daily energy intake and growth of piscivorous brown trout, *Salmo trutta*. *Freshwater Biology* **44**, 237-245.
- Elliott, J.M. & Hurley, M.A. (2003). Variation in the temperature preference and growth rate of individual fish reconciles differences between two growth models. *Freshwater Biology* **48**, 1793-1798.
- Fernandes, M.N.; Rantin, F.T.; Kalinin, A.L. & Moron, S.E. (1994). Comparative study of gill dimensions of three erythrinid species in relation to their respiratory function. *Canadian Journal of Zoology* **72**, 160-165.



- Finstad, A.G.; Naesje, T.F. & Forseth, T. (2004). Seasonal variation in the thermal performance of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Freshwater Biology* **49**, 1459-1467.
- Floodmark, L.E.W.; Vollestad, L.A. & Forseth, T. (2004). Performance of juvenile brown trout exposed to fluctuating water level and temperature. *Journal of Fish Biology* **65**, 460-470.
- Fontoura, N.F. & Agostinho, A.A. (1996). Growth with seasonally varying temperatures: an expansion of the von Bertalanffy growth model. *Journal of Fish Biology* **48**, 569-584.
- Gilliam, J.F. & Fraser, D.F. (2001). Movement in corridors: enhancement by predation threat, disturbance, and habitat structure. *Ecology* **82** (1), 258-273.
- Gotelli, N.J. & Ellison, A.M. (2004). *A primer of ecological statistics*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc.
- Hahn, N.S.; Fugi, R. & Andrian, I.F. (2004). Trophic ecology of the fish assemblages. In: *The upper Paraná river and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Thomaz, S.M.; Agostinho, A.A. & Hahn, N.S. (Eds.). Leiden: Backhuys Publishers. Pp. 247-269.
- Hatcher, L. & Stepanski, E.J. (1994). A step-by-step approach to using the SAS<sup>®</sup> system for univariate and multivariate statistics. Cary, NC: SAS Institute Inc.
- Imslund, A.K.; Sunde, L.M.; Folkvord, A. & Stefansson, S.O. (1996). The interaction of temperature and fish size on growth of juvenile turbot. *Journal of Fish Biology* **49**, 926-940.

- Iwama, G.K. & Tautz, A.F. (1981). A simple growth model for salmonids in hatcheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **38**, 649-656.
- Larsson, S. & Berglund, I. (1998). Growth and food consumption of 0+ Arctic charr fed pelleted or natural food at six different temperatures. *Journal of Fish Biology* **52**, 230-242.
- Loureiro, V.E. & Hahn, N.S. (1996). Dieta e atividade alimentar da traíra *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Osteichthyes, Erythrinidae), nos primeiros anos de formação do reservatório de Segredo – PR. *Acta Limnologica Brasiliensia* **8**, 195-205.
- Lovell, T. (1998). *Nutrition and Feeding of fish*. 2. ed. Massachusetts: Kluwer Academic Publishers.
- Marques, E.E.; Agostinho, A.A.; Sampaio, A.A. & Agostinho, C.S. (1992). Alimentação, evacuação gástrica e cronologia da digestão de jovens de pintado *Pseudoplatystoma corruscans* (Siluriformes, Pimelodidae) e suas relações com a temperatura ambiente. *Revista Unimar, Maringá* **14** (Suplemento), 207-221.
- McCarthy, I.D.; Moksness, E.; Pavlov, D.A. & Houlihan, D.F. (1999). Effects of water temperature on protein synthesis and protein growth in juvenile Atlantic wolffish (*Anarhichas lupus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56**, 231-241.
- Meeuwig, M.H.; Dunham, J.B.; Hayes, J.P. & Vinyard, G.L. (2004). Effects of constant and cyclical thermal regimes on growth and feeding of juvenile cutthroat trout of variable sizes. *Ecology of Freshwater Fish* **13**, 208-216.
- Mooij, W.M. & Van Tongeren, O.F.R. (1990). Growth of 0+ roach (*Rutilus rutilus*) in relation to temperature and size in a shallow eutrophic lake: comparison of field and

- laboratory observations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **47**, 960-967.
- Mooij, W.M.; Lammens, E.H.R.R. & Van Densen, W.L.T. (1994). Growth rate of 0+ fish in relation to temperature, body size, and food in shallow eutrophic lake Tjeukemeer. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **51**, 516-526.
- Myers, R.H. (1990). *Classical and modern regression with applications*. 2<sup>a</sup> ed., Belmont: Duxbury Press.
- Okada, E.K.; Agostinho, A.A.; Petrere Jr., M. & Penczak, T. (2003). Factors affecting fish diversity and abundance in drying ponds and lagoons in the upper Paraná River basin, Brazil. *Ecohydrology & Hydrobiology* **3** (1), 97-110.
- Oliveros, O.B. & Rossi, L.K. (1991). Ecologia trófica de *Hoplias malabaricus malabaricus* (Pisces, Erythrinidae). *Revista de la Asociacion de Ciências Naturales del Litoral* **22** (2), 55-68.
- Ostrovsky, I. (1995). The parabolic pattern of animal growth: determination of equation parameters and their temperature dependencies. *Freshwater Biology* **33**, 357-371.
- Otterlei, E.; Nyhammer, G.; Folkvord, A. & Stefansson, S.O. (1999). Temperature- and size-dependent growth of larval and early juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*): a comparative study of Norwegian coastal cod and northeast Arctic cod. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56**, 2099-2111.
- Paiva, M.P.; Petrere Jr., M.; Petenate, A.J.; Nepomuceno, F.H. & de Vasconcelos, E.A. (1994). Relationship between the number of predatory fish species and fish yield in large north-eastern Brazilian reservoirs. In: *Rehabilitation of freshwater fisheries*. Cowx, I.G. (Ed.). Oxford: Fishing News Books. Pp. 120-129.

- Pelicice, F.M.; Abujanra, F.; Fugi, R.; Latini, J.D.; Gomes, L.C. & Agostinho, L.C. (No prelo). A piscivoria controlando a produtividade em reservatórios: explorando o mecanismo *top down*. In: *Produtividade em reservatórios e bioindicadores*. Rodrigues, L.; Agostinho, A.A.; Gomes, L.C. & Thomaz, S.K. (Eds.). São Carlos: Rima.
- Persson, L. (1986). Temperature-induced shift in foraging ability in two fish species, roach (*Rutilus rutilus*) and perch (*Perca fluviatilis*): implications for coexistence between poikilotherms. *Journal of Animal Ecology* **55** (3), 829-839.
- Piana, P.A.; Baumgartner, G. & Gomes, L.C. (2003). Influência da temperatura sobre o desenvolvimento de juvenis da piapara (*Leporinus* cf. *obtusidens*). *Acta Scientiarum: Biological Sciences* **25** (1), 87-94.
- Pinto, D. & Morgado, M.C.F. (2004). *Cálculo diferencial e integral de funções de várias variáveis*. 3rd Ed. Rio de Janeiro: Editora EFRJ.
- Rantin, F.T.; Fernandes, M.N.; Furegato, M.C.H. & Sanches, J.R. (1985). Thermal acclimation in the teleost *Hoplias malabaricus* (Pisces - Erythrinidae). *Boletim de Fisiologia Animal* **9**, 103-109.
- Rantin, F.T.; Glass, M.L.; Kalinin, A.L.; Verzola, R.M.M. & Fernandes, M.N. (1993). Cardio-respiratory responses in two ecologically distinct erythrinids (*Hoplias malabaricus* and *Hoplias lacerdae*) exposed to graded environmental hypoxia. *Environmental Biology of Fishes* **36**, 93-97.
- Rantin, F.T.; Kalinin, A.L.; Glass, M.L. & Fernandes, M.N. (1992). Respiratory responses to hypoxia in relation to mode of life of two erythrinid species (*Hoplias malaricus* and *Hoplias lacerdae*). *Journal of Fish Biology* **41**, 805-812.

- Rios, F.S.; Kalinin, A.L. & Rantin, F.T. (2002). The effects of long-term food deprivation on respiration and haematology of the neotropical fish *Hoplias malabaricus*. *Journal of Fish Biology* **61**, 85-95.
- Schmidt-Nielsen, K. (1996). *Fisiologia Animal: Adaptação e Meio Ambiente*. 5 ed. São Paulo: Livraria Santos Editora.
- Sloman, K.A. & Armstrong, J.D. (2002). Physiological effects of dominance hierarchies: laboratory artefacts of natural phenomena? *Journal of Fish Biology* **61**, 1-23.
- Steffens, W. (1987). *Principios fundamentales de la alimentación de los peces*. Zaragoza: Acribia.
- Suárez, Y.R.; Petreire Jr., M. & Catella, A.C. (2001). Factors determining the structure of fish communities in Pantanal lagoons (MS, Brazil). *Fisheries Management and Ecology* **8**, 173-186.
- Vigg, S. & Burley, C.C. (1991). Temperature-dependent maximum daily consumption of juvenile salmonids by northern squawfish (*Ptychocheilus oregonensis*) from the Columbia River. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **48**, 2491-2498.
- Vijverberg, J. & Koelewijn, H.P. (2004). Effect of temperature on development and growth of the raptorial cladoceran *Leptodora kindtii* under laboratory conditions. *Freshwater Biology* **49**, 1415-1422.
- Waldschmidt, S. & Tracy, C.R. (1983). Interactions between a lizard and its thermal environment: implications for sprint performance and space utilization in the lizard *Uta stansburiana*. *Ecology* **64**, 476-484.
- Weatherley, A.H. (1972). *Growth and ecology of fish population*. London: Academic Press.

Wurtsbaugh, W.A. & Cech Jr., J.J. (1983). Growth and activity of juvenile mosquitofish: temperature and ration effects. *Transactions of the American Fisheries Society* **112**, 653-660.