

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

CÉLIA DE ALMEIDA LOPES

Estrutura trófica de peixes exploradores de fundo na planície de inundação do
alto rio Paraná: fontes de energia e posição trófica

Maringá

2007

CÉLIA DE ALMEIDA LOPES

Estrutura trófica de peixes exploradores de fundo na planície de inundação do
alto rio Paraná: fontes de energia e posição trófica

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

Área de concentração: Ciências Ambientais.

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

Maringá

2007

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

L864e
Lopes, Célia de Almeida, 1974-
Estrutura trófica de peixes exploradores de fundo na planície de inundação do alto rio Paraná : fontes de energia e posição trófica / Célia de Almeida Lopes. -- Maringá, 2007.
58 f. : il.

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)-- Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2007.
Orientador: Profª Drª Evanilde Benedito.

1. Peixes exploradores de fundo - Estrutura trófica - Fluxo energético - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Isótopos estáveis - Planície de inundação - Alto rio Paraná. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em "Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais".

CDD 22. ed. -597.1761309816
NBR/CIP - 12899 AACR/2

FOLHA DE APROVAÇÃO

CÉLIA DE ALMEIDA LOPES

Estrutura trófica de peixes exploradores de fundo na planície de inundação do
alto rio Paraná: fontes de energia e posição trófica

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

COMISSÃO JULGADORA

Prof.^a Dr.^a Evanilde Benedito

Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente) (UEM)

Prof.^a Dr.^a Izabel de Fátima Andrian

Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Prof.^a Dr.^a Milza Celi Fedatto Abelha

Universidade Federal do Mato Grosso (UFMT)

Prof.^a Dr.^a Érica Caramaschi (UFRJ)

Universidade Federal do Rio de Janeiro

Prof. Dr. Claudemir Soares

Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 28 de março de 2007.

Local de defesa: Anfiteatro do Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

*À memória de meu pai
Para a minha mãe e Vander
Dedico.*

AGRADECIMENTOS

À orientadora Dr.^a Evanilde Benedito, pela oportunidade, confiança e orientação na realização deste trabalho;

À minha mãe, amiga e grande companheira, Leticia de Almeida Lopes, que sempre me auxiliou e incentivou ao longo do curso;

À minha irmã, Selma de Almeida Lopes, pela amizade e carinho, além de apoio nas viagens à Maringá;

Em especial, ao Vander Wilson Ali Arminio, pelo amor, paciência e dedicação, nesta jornada;

À equipe do laboratório de Ecologia Energética, pela amizade e apoio;

Às secretárias do curso de Pós-graduação, Cláudia, Aldenir e Mércia, pelo auxílio prestado;

Ao curso de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA-UEM) pela oportunidade e pelos recursos disponibilizados para a execução da tese;

Aos órgãos financiadores, CNPq, CAPES e NUPELIA/UEM, pelo suporte financeiro.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, que contribuíram para minha formação durante o curso;

Às Prof.^{as} Dr.^a Maria Conceição de Souza Stevaux e Dr.^a Cássia Mônica Saguraki, pelo auxílio na identificação dos vegetais;

À Profa. Dr.^a Alice M. Takeda, pelo apoio nas coletas de campo, referentes ao zoobentos;

Ao Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes pela correção do *Abstract*;

Ao Jaime, pela confecção dos mapas;

Às grandes amigas, Gislaine, Anna, Daniele e Lole, fontes de confiança e carinho;

Aos demais amigos, professores e funcionários que de alguma forma contribuíram para tornar possível a realização deste trabalho.

E principalmente, a Deus, pelas conquistas permitidas até o momento.

Fontes de energia para peixes exploradores de fundo na planície de inundação do alto rio Paraná

RESUMO

Com o intuito de verificar se os peixes exploradores de fundo utilizam diferentes fontes de energia e se variabilidades espaciais estão presentes em suas dietas, na planície de inundação do alto rio Paraná, investigou-se a composição isotópica de carbono (δ^{13}) desses peixes, além da composição e contribuição de suas fontes alimentares durante o período de chuva. As espécies selecionadas pertencem a diferentes categorias tróficas, sendo que *Apareiodon affinis*, *Cyphocharax nagelii*, *Prochilodus lineatus*, *Steindachnerina brevipinna* e *S. insculpta* são iliófagos; *Loricariichthys platymetopon* e *Liposarcus anisitsi* são detritívoras; enquanto que *Satanoperca pappaterra* e *Hoplosternum littorale* são bentófagas. Os valores isotópicos do carbono orgânico particulado (COP) variaram espacialmente, ao contrário do comportamento isotópico das outras fontes. Variabilidade isotópica foi verificada entre as espécies de peixes e as respectivas categorias tróficas investigadas. Diferença espacial significativa foi observada entre os representantes de cada categoria trófica que apresentaram as maiores distribuições espaciais. As maiores participações das macrófitas C_4 e C_3 na composição isotópica dos peixes ocorreram no rio Paraná e na lagoa Ressaco do Pau Véio, respectivamente. Para os demais locais, a vegetação ripária e o fitoplâncton atingiram as maiores contribuições. O COP apresentou elevada contribuição para os peixes, principalmente, entre os iliófagos coletados nos rios Paraná e Ivinheima e lagoas Ressaco do Pau Véio e Maria Luiza. As maiores contribuições do zoobentos ocorreram no rio Baía e lagoas fechadas, especialmente, entre os bentófagos e detritívoros. Assim, as variabilidades espaciais e taxonômicas, evidenciaram a necessidade de realização de estudos ecológicos locais/específicos como medida segura para o entendimento do fluxo de energia, principalmente, em teias alimentares de planícies de inundação neotropicais.

Palavras-chave: Variabilidade isotópica. Cadeia alimentar detrital. Planície de inundação do alto rio Paraná.

Energy sources for bottom-feeding fish in the Upper Paraná River floodplain

ABSTRACT

This work purposed to determine if bottom-feeding fish use different energy sources and if spatial variability occurred in their diets in the Upper Paraná River floodplain. In order to achieve this, it was investigated carbon isotopic composition ($\delta^{13}\text{C}$) and the composition and contribution of their alimentary sources during rain periods. Selected species belonged to different trophic categories, for instance, *Apareiodon affinis*, *Cyphocharax nagelii*, *Prochilodus lineatus*, *Steindachnerina brevipinna* and *S. insculpta* are iliophagous; *Loricariichthys platymetopon* and *Liposarcus anisitsi* are detritivorous; *Satanoperca pappaterra* and *Hoplosternum littorale* are benthophagous. Isotopic values of COP varied spatially, in contrast of the isotopic values of other sources. Isotopic variability was verified among the species of fish from all investigated trophic categories. Significant spatial difference was observed among the representatives of each trophic category, which presented the greatest spatial distributions. The highest participation of C_4 and C_3 macrophytes in the isotopic composition of fish occurred in the Paraná River and Ressaco do Pau Véio Lagoon, respectively. For other locals, riparian vegetation and phytoplankton contributed the most. The COP presented high contribution for fish, principally, among iliophagous from Paraná and Ivinheima rivers and Ressaco do Pau Véio e Maria Luiza lagoons. The highest contributions of zoobentos occurred in the Baía River disconnected lagoons, especially, among the benthophagous and detritivorous. Thus, the spatial and taxonomic variabilities evidenced the necessity of performing specific/local ecological studies for the understanding of energy flow, mainly in food webs from neotropical floodplain.

Keywords: Energy sources. Bottom-feeding fish. $\delta^{13}\text{C}$. Isotopic variability. Detrital food web. Upper Paraná River floodplain.

Tese elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Environmental Biology of Fish.* Disponível em: <<http://www.springerlink.com/content/102877/>>

SUMÁRIO

Fontes de energia para peixes exploradores de fundo na planície de inundação do alto rio Paraná

Introdução	12
Material e métodos	14
Resultados	17
Discussão	22
Anexo 1	29
Anexo 2	31
Referências	33

Posição trófica para peixes exploradores de fundo na planície de inundação do alto rio Paraná

Introdução	42
Material e métodos	43
Resultados	46
Discussão	50
Referências	56

Introdução

Em ecossistemas aquáticos tropicais, a cadeia alimentar de detritos é considerada a principal rota na ciclagem de nutrientes e energia (Bowen 1983; Welcomme 1985). Nestes ambientes, a elevada disponibilidade e diversidade de fontes alimentares detritais (Thomaz et al. 1997; Veríssimo 1999; Bunn et al. 2003) favorece o sucesso de peixes exploradores dos recursos alimentares de fundo (Fugi 1993; Yossa e Araújo-Lima 1998). Estes peixes distribuem-se, principalmente, entre as famílias Prochilodontidae, Curimatidae (Bowen 1983; Gerking 1994), Callichthyidae e Loricariidae (Hahn et al. 1997).

Na planície de inundação do alto rio Paraná, a categorização dos grupos tróficos, realizada por Agostinho et al. (1997), foi baseada na análise dos itens alimentares predominantes nos conteúdos estomacais. Segundo estes autores, espécies como *Apareiodon affinis*, *Cyphocharax nagelii*, *Prochilodus lineatus*, *Steindachnerina insculpta* e *S. brevipinna* foram consideradas iliófagas por ingerirem grandes quantidades de sedimento finamente particulado, juntamente com microorganismos e algas unicelulares. *Loricariichthys platymetopon* e *Liposarcus anisitsi*, entre outras, também exploram o fundo, porém, foram denominadas detritívoras devido à ingestão de detrito pouco particulado, associado à restos e excrementos de invertebrados. Na categoria bentófaga, os mesmos autores destacaram *Hoplosternum littorale* e *Satanoperca pappaterra* que, embora explorem o fundo, selecionam e ingerem os organismos da fauna bentônica.

As investigações quanto à qualidade da dieta destes grupos tróficos são muitas vezes divergentes. Em contraste a Agostinho et al. (1997), Hahn e Cunha (2005) atribuíram o hábito detritívoro/invertívoro para *S. pappaterra* no reservatório de Manso (MT), enquanto que, Casatti et al. (2003) a consideraram como algívora, juntamente com *A. affinis* no reservatório de Rosana (SP). Outros pesquisadores, entretanto, têm considerado as espécies exploradoras de fundo apenas como detritívoras (Araujo-Lima et al. 1986; Almeida et al. 1993; Resende et al. 1995; Vaz et al. 1999; Resende 2000; Jepsen e Winemiller 2002; Giora e Fialho 2003). Essa divergência resulta do grande mosaico de itens alimentares encontrados nos estômagos destes peixes, característico da versatilidade alimentar da ictiofauna tropical (Gerking, 1994), o que acaba por promover diferentes classificações tróficas entre os pesquisadores. Além disso, considerável parcela dos itens alimentares ingeridos permanece sem identificação devido ao elevado grau de decomposição, prejudicando respostas mais

acuradas acerca dos recursos utilizados na dieta. Em conseqüência, não se torna evidente qual seria a fonte de carbono que realmente é digerida e assimilada pelos peixes exploradores de fundo.

A análise de isótopos estáveis (AIE) constitui-se, atualmente, em uma das mais eficientes ferramentas utilizadas na elucidação de tais questões (Lajtha e Michener 1994; McConnachie e Petticrew 2006; West et al. 2006). Os diversos organismos componentes das cadeias alimentares, refletem os isótopos estáveis de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) das suas fontes de energia (Szepanski et al. 1999; Cerling e Harris 1999; Post 2002), com incrementos variando de 0,2 a 1‰, a cada nível trófico (Fry 1988; Post 2002). Análises isotópicas ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$) têm sido empregadas na planície de inundação do alto rio Paraná, desde 2001, com o objetivo de entender o funcionamento do fluxo de energia em cadeias alimentares aquáticas (Lopes 2001; Manetta et al. 2003; Benedito-Cecilio et al. 2003; Manetta 2006).

O ecossistema da planície de inundação do alto rio Paraná é formado por habitats aquáticos e terrestres que diferem quanto à morfometria, hidrodinâmica e grau de comunicação com o rio principal (rios Paraná, Baía e Ivinheima) (Thomaz et al. 1997). Variações nos fatores abióticos e bióticos promovem consideráveis mudanças nas características limnológicas e ciclagem de nutrientes em rios, canais e lagoas do ecossistema (Thomaz et al. 1991). A influência do efeito espacial na variabilidade isotópica organismos tem sido evidenciada em pesquisas de fluxo de energia em teias alimentares aquáticas (Boon e Bunn 1994; Benedito-Cecilio et al. 2000, 2003). Portanto, as peculiaridades dos ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná podem influenciar na composição isotópica dos organismos produtores, consumidores e decompositores da cadeia alimentar detrital. Atesta-se, assim, a necessidade de investigações espaciais, para o entendimento da dinâmica estrutural e funcional do ecossistema.

Nesse sentido, pressupõe-se que as espécies exploradoras de fundo utilizam diferentes fontes de energia na planície de inundação do alto rio Paraná, além de variabilidades espaciais estarem presentes nas composições isotópicas desses peixes e de suas fontes alimentares potenciais. Para testar tais predições, foram investigadas as composições de $\delta^{13}\text{C}$ de *Apareiodon affinis*, *Cyphocharax nagelii*, *Prochilodus lineatus*, *Steindachnerina brevipinna*, *S. insculpta* (iliófagos), *Loricariichthys platymetopon*, *Liposarcus anisitsi* (detritívoros), *Satanoperca pappaterra* e *Hoplosternum littorale* (bentófagos), bem

como, a composição e contribuição de potenciais fontes alimentares em rios, lagoas abertas e fechadas da planície de inundação do alto rio Paraná durante o período de chuvas.

Material e Métodos

O material biológico foi coletado durante os períodos de chuvas (de fevereiro a março de 1999 a 2004) na planície de inundação do alto rio Paraná ($22^{\circ} 40'$ - $22^{\circ} 50'S$; $53^{\circ} 10'$ - $53^{\circ} 40'W$) (Fig. 1). Os períodos de chuvas correspondem aqueles que melhor representam a entrada de material alóctone, oriundo da área alagada adjacente, para o fluxo de energia em teias alimentares de planícies de inundação (Hamilton e Lewis 1992). Neste ecossistema, foram amostrados os rios Paraná, Baía e Ivinheima e as lagoas Ressaco do Pau Véio, Maria Luiza, do Finado Raimundo, Fechada e Ventura. Apenas as duas últimas lagoas não apresentam conexão direta com o rio, permanecendo isoladas durante todo ano.

Em cada local de amostragem, foram capturados de 4 a 15 exemplares adultos das espécies: *Apareiodon affinis* (Steindachner 1879), *Cyphocharax nagelii* (Steindachner 1881), *Prochilodus lineatus* (Valenciennes 1836), *Steindachnerina brevipinna* (Eigenmann e Eigenmann 1889), *S. insculpta* (Fernandez-Yépez 1948), *Loricariichthys platymetopon* Isbrücker e Nijssen 1979, *Liposarcus anisitsi* (Eigenmann e Kennedy 1903), *Satanoperca pappaterra* (Heckel 1840) e *Hoplosternum littorale* (Hancock 1828) (BucKup et al. 2007). Essas espécies apresentaram os maiores valores de abundância em estudos ictiológicos realizados nos locais de amostragem (FUEM/CIAMB-PADCT 1995; Júlio Jr. et al. 2000). Para a captura, foram utilizadas redes de espera de diferentes malhagens ou arrastos. De cada exemplar, extraiu-se uma amostra de músculo (aproximadamente 2 cm^2), próximo à base de inserção da nadadeira dorsal.

espécies de plantas vasculares amostradas foram as mais comuns em cada ponto de coleta (Campos e Souza 1997). O perifiton foi obtido através da raspagem de pecíolos de plantas aquáticas e retido em filtros de fibra de vidro (GFC-Whatman), também submetidos à combustão. Amostras de zooplâncton (cladóceros e copépodos calanóides filtradores) foram coletadas com auxílio de rede de zooplâncton (53µm) e de bomba de sucção escovante. Para estimativa do fitoplâncton, considerou-se o fracionamento de 0,5‰, por nível trófico, (adaptado de McCutchan Jr. et al. 2003) sobre os valores de $\delta^{13}\text{C}$ do zooplâncton. Os táxons zoológicos bentônicos Odonata, Gastropoda e Diptera foram coletados com o auxílio de pegador tipo Petersen modificado e peneiras. Essas amostras foram ainda enxaguadas em solução de HCl a 1N para a remoção dos carbonatos.

Todas as amostras, devidamente identificadas, foram submetidas à secagem em estufa a 60°C (durante 72 horas) e maceradas até a obtenção de pó fino e homogêneo. Amostras de aproximadamente 3 mg foram enviadas ao Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA) para a determinação da razão isotópica em espectrômetro de massa, de acordo com a expressão:

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

onde:

$$R = {}^{13}\text{C} : {}^{12}\text{C}$$

Os valores das razões isotópicas foram expressos com a notação delta (δ) e em partes por mil (‰), relativos ao padrão internacional *PeeDee Belemnite* (PDB).

As diferenças espaciais nos valores isotópicos médios (‰) de produtores primários, COP, zooplâncton, zoobentos e peixes, bem como, as diferenças entre as espécies que compuseram cada uma das categorias alimentares foram investigadas através de Análise de Variância de Modelos Nulos, com o auxílio do programa computacional ECOSIM 7.0 (Gotelli e Entsminger 2003). As análises gráficas foram conduzidas no programa computacional STATISTICA 6.0.

A estimativa da contribuição das fontes alimentares na composição isotópica dos peixes foi realizada conforme Phillips e Gregg (2003), a partir do programa computacional ISOSOURCE 1.3.1. Os valores isotópicos médios de carbono e nitrogênio das fontes alimentares: vegetação ripária, perifiton, macrófitas C_3 , macrófitas C_4 , fitoplâncton, zooplâncton, zoobentos e COP e dos peixes foram utilizados nas estimativas, considerando incremento de 1% e tolerância de 0,05 a 0,50 (Phillips e Gregg

2003; Benstead et al. 2006). Os valores isotópicos dos peixes foram previamente corrigidos segundo a equação (Phillips e Gregg 2003):

Correção isotópica: $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ méd - ($\Delta \times \text{Pt}$).

Onde:

$\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ méd = valor isotópico médio de carbono e nitrogênio do peixe, respectivamente;

Δ = fracionamento de 0,5‰ para ^{13}C e 2,3‰ para ^{15}N (adaptado de McCutchan Jr. et al. 2003); e

Pt = posição trófica do peixe.

A estimativa da posição trófica foi adaptada da proposta por Vander-Zanden et al. (1997), uma vez que, utilizou-se o fracionamento de 2,3‰, entre os níveis tróficos.

Resultados

Composição e Variabilidade de $\delta^{13}\text{C}$ das Fontes Alimentares

A composição isotópica das fontes alimentares variou de $-37,0$ a $-10,5$ ‰ entre os locais de amostragem (Fig. 2). Os valores mais deplecionados e enriquecidos em $\delta^{13}\text{C}$ foram observados para o fitoplâncton ($-33,8 \pm 2,6$ ‰) e para as macrófitas C_4 ($-12,4 \pm 1,0$ ‰), respectivamente.

Diferenças espaciais significativas foram verificadas somente para o COP (IO = 3,00; $p < 0,05$), cujo valor médio foi mais enriquecido no rio Paraná e deplecionado na lagoa Maria Luiza (Fig. 2 E).

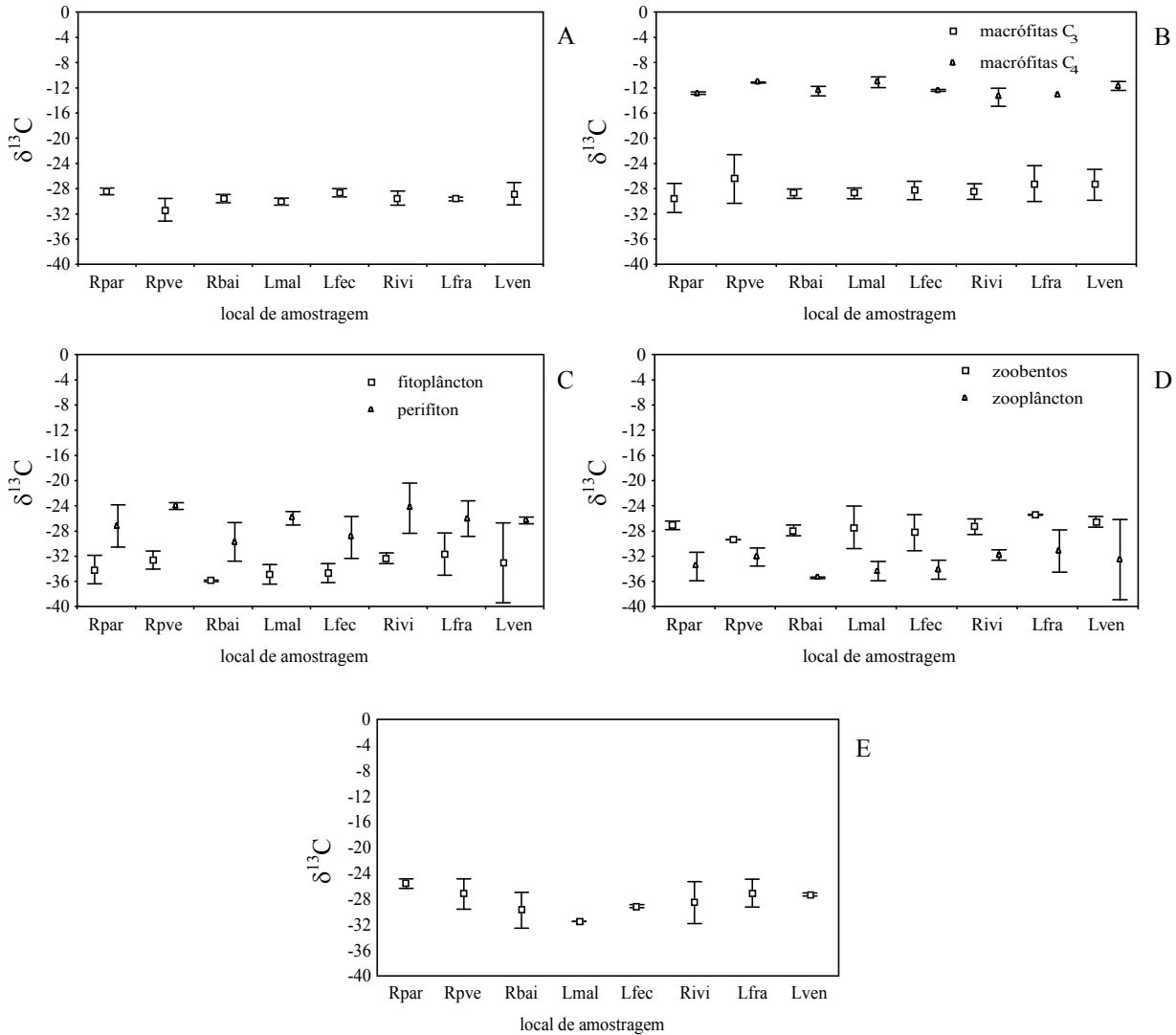


Figura 2. Valor médio e desvio padrão de $\delta^{13}\text{C}$ da vegetação ripária (A), macrófitas aquáticas (B), fitoplâncton e perífíton (C), invertebrados (D) e COP (E), por local de amostragem. Rpar = rio Paraná, Rpve = lagoa Ressaco do Pau Véio, Rbai = rio Baía, Lmal = lagoa Maria Luiza, Lfec = lagoa Fechada, Rivi = rio Ivinheima, Lfra = lagoa do Finado Raimundo e Lven = lagoa Ventura.

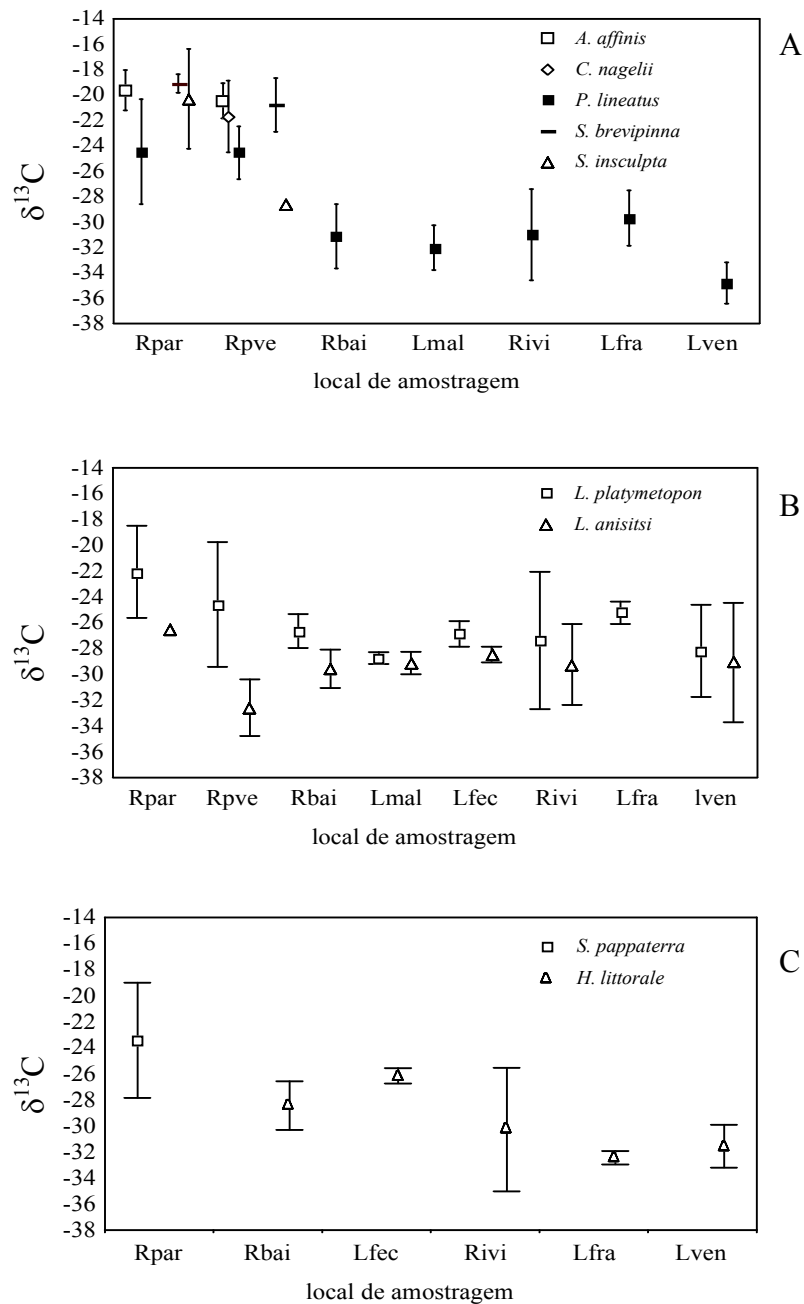


Figura 3. Valores médios e desvio padrão de $\delta^{13}\text{C}$ para cada espécie de peixe iliófaga (A), detritívora (B) e bentófaga (C), por local de amostragem. Rpar = rio Paraná, Rpve = lagoa Ressaco do Pau Véio, Rbai = rio Baía, Lmal = lagoa Maria Luiza, Lfec = lagoa Fechada, Rivi = rio Ivinheima, Lfra = lagoa do Finado Raimundo e Lven = lagoa Ventura.

Contribuição Média das Fontes Alimentares para os Peixes Exploradores de Fundo

Produtores Primários

As maiores contribuições das macrófitas C_4 (até 47%) para as espécies de peixes ocorreram no rio Paraná (Fig. 4 A e anexo 1), com exceção de *L. anisitsi*, que recebeu a maior participação de macrófitas C_3 (30%) e vegetação ripária (29%). No Ressaco do Pau Véio, as colaborações mais expressivas foram provenientes das macrófitas C_3 , cujas médias variaram de 30 a 87%. Para a maioria dos outros locais, a vegetação ripária (até 98%) e/ou fitoplâncton (até 77%) tiveram as maiores contribuições na composição isotópica dos peixes. Entretanto, o perifiton contribuiu com até 84% para *P. lineatus* na lagoa do Finado Raimundo.

Invertebrados e COP

As espécies iliófagas receberam as maiores contribuições do COP (até 100%) (Fig. 4 B e anexo 2). Esta fonte e o zoobentos chegaram a colaborar com médias superiores a 90% na composição isotópica dos peixes detritívoros. As espécies bentófagas, *H. littorale* e *S. pappaterra* receberam as maiores contribuições do zoobentos (até 87%) e do COP (93%), respectivamente.

Para os locais de amostragem também foram observadas tendências nas estimativas realizadas. Nos rios Paraná e Ivinheima e nas lagoas abertas Ressaco do Pau Véio e Maria Luiza, as maiores contribuições foram oriundas do COP (superiores a 80%), enquanto que, no rio Baía e lagoas fechadas, o zoobentos colaborou com valores superiores a 80%. Na lagoa do Finado Raimundo, as maiores participações foram obtidas do zooplâncton (até 98%).

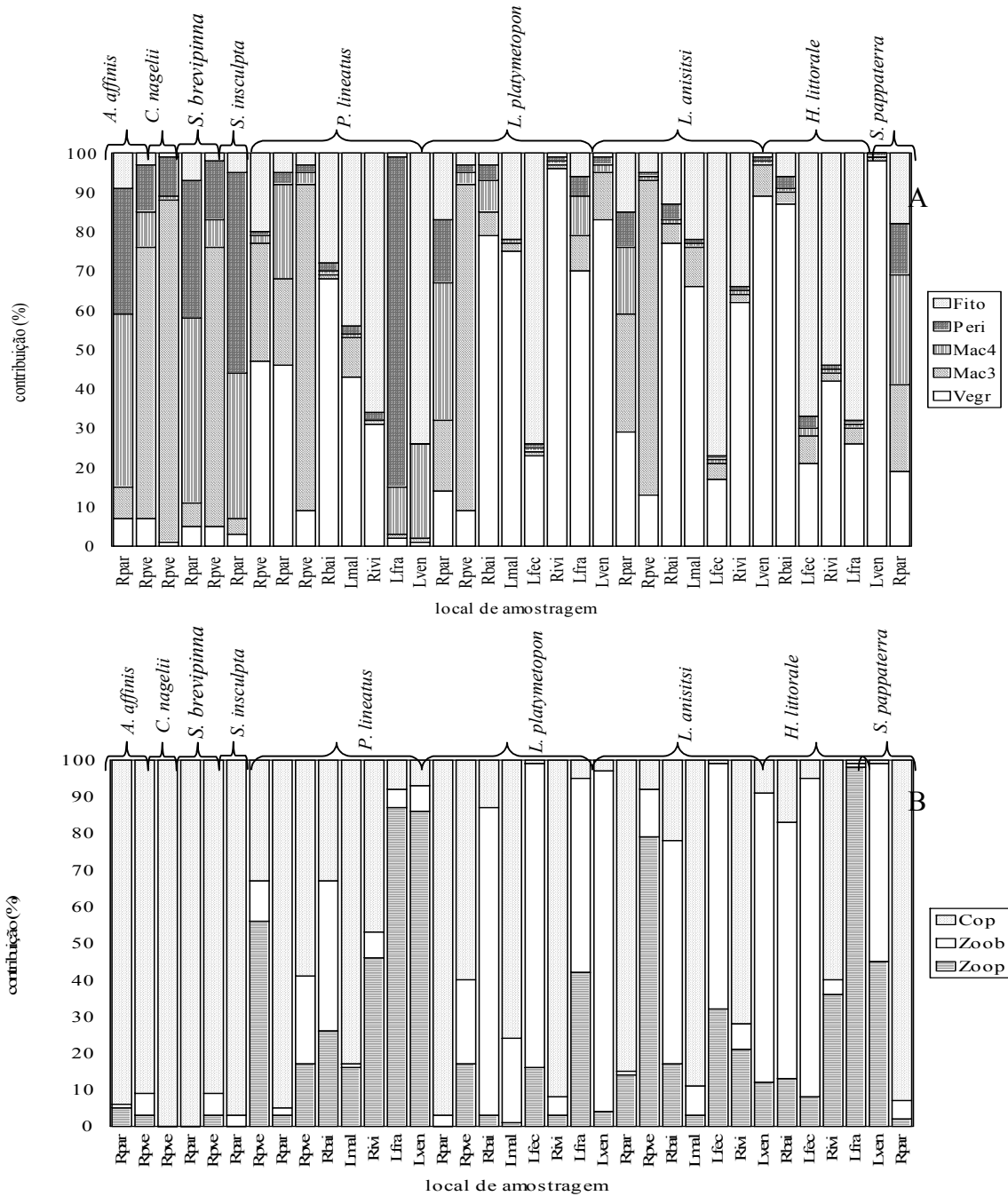


Figura 4 Contribuição média dos produtores primários (A), invertebrados e COP (B) para cada espécie de peixe, por local de amostragem. Fito = fitoplâncton, Peri = perifiton, Mac4 = macrófitas C₄, Mac3 = macrófitas C₃, Vegr = vegetação ripária, Cop = carbono orgânico particulado, Zoob = zoobentos, Zoop = zooplâncton, Rpar = rio Paraná, Rpve = lagoa Ressaco do Pau Véio, Rbai = rio Baía, Lmal = lagoa

Maria Luiza, Lfec = lagoa Fechada, Rivi = rio Ivinheima, Lfra = lagoa do Finado Raimundo e Lven = lagoa Ventura.

Discussão

Os principais fatores que determinam o valor de $\delta^{13}\text{C}$ do fitoplâncton são a composição isotópica, a concentração e a origem da forma inorgânica de carbono fixado, a temperatura e a espécie em estudo (Martinelli et al. 1988; Hamilton e Lewis 1992). A presença de valores mais deplecionados para o fitoplâncton, quando comparados com os demais produtores primários coletados nos locais de amostragem, relacionou-se, conforme Lopes e Benedito-Cecilio (2002), com a influência de detritos terrestres da vegetação ripária, CO_2 biogênico e fracionamentos entre a fonte de carbono e o próprio fitoplâncton. Na planície de inundação do rio Orinoco (Venezuela), Hamilton e Lewis (1992) observaram que a comunidade fitoplanctônica teve os valores mais deplecionados em ^{13}C (de -34 a $-37,2\%$). A presença de valores leves para o fitoplâncton em habitats de água doce é relatada, ainda, por Araujo-Lima et al. (1986) e Martinelli et al. (1994) ao longo do rio Amazonas, por Wada et al. (1997) para lagos do Médio Vale do rio Doce e por Calheiros (2003) para a planície de inundação do rio Paraguai (MS).

Por outro lado, os valores mais pesados em $\delta^{13}\text{C}$ para as macrófitas aquáticas C_4 ocorreram porque estas plantas utilizam a enzima de carboxilação fosfoenolpiruvato carboxilase (PEP-carboxilase) da via C_4 , que reduz o CO_2 à ácido aspártico, discriminando menos contra o ^{13}C (fracionamento de $-3,6$ a $5,7\%$) e conferindo valores de $\delta^{13}\text{C}$ mais positivos (Lajtha e Michener 1994; Ribeiro et al. 1998).

Homogeneidades nos processos físicos, químicos e biológicos (entre as fontes e os substratos) que fracionaram e determinaram as composições isotópicas dos produtores primários e invertebrados traduziram-se na ausência de variabilidade isotópica espacial significativa entre os rios e lagoas conectadas, ou não, a esses rios da planície de inundação do alto rio Paraná.

Ao contrário do comportamento isotópico destes grupos biológicos, os valores de $\delta^{13}\text{C}$ do

COP, mistura variável de organismos autóctones e alóctones vivos e mortos, mudaram espacialmente. Na lagoa Maria Luiza, a incorporação isotópica de fontes deplecionadas em ^{13}C , como vegetação terrestre, macrófitas C_3 , fitoplâncton, CO_2 biogênico e atuação de microorganismos foi mais efetiva do que nos outros locais de coleta. No rio Paraná, por exemplo, os valores foram enriquecidos e dependentes de fontes mais pesadas em ^{13}C , tais como algas perifíticas e macrófitas C_4 , ou então, consumidores destes vegetais. Variabilidades isotópicas relacionadas com os locais de coleta para o COP podem ser, ainda, resultantes de alterações na produção primária, respiração e solubilidade dos carbonatos (Angradi 1994). A composição isotópica do COP (média de -25,6 a -31,5‰) na área de estudo esteve próxima daquelas registradas por Martinelli et al. (1994) para a planície de inundação da Amazônia (média de -26,7 a -31,0‰) e por Calheiros (2003) para a planície de inundação do rio Paraguai (MS) (média geral de -29,6‰).

As diferenças entre as composições isotópicas das espécies de peixes, bem como, daquelas que compuseram cada categoria trófica, conforme a classificação de Agostinho et al. (1997), atestaram a presença de elevada plasticidade alimentar associada com a diversidade de fontes alimentares disponíveis nas planícies de inundação tropicais. Isso ocorre porque a quantidade e qualidade de alimentos podem ser acentuadas entre os diferentes habitats que compõem o ecossistema (Benstead et al. 2006), o que atua na manifestação da flexibilidade trófica dos peixes (Welcomme 1979; Lowe-McConnell 1987; Wootton 1990; Hahn et al. 1997). Os valores isotópicos essencialmente negativos de *P. lineatus* estiveram mais relacionados com o fitoplâncton e vegetação ripária, enquanto que, a exploração de macrófitas C_4 e perifiton traduziu-se em valores mais enriquecidos em $\delta^{13}\text{C}$ para *A. affinis*. Embora *Prochilodus nigricans* tenha consumido principalmente plantas C_3 vasculares e seston (fitoplâncton vivo, matéria orgânica e bactérias) no lago Camaleão (planície de inundação amazônica), seus valores isotópicos médios foram relativamente maiores ($-26,1 \pm 2,0\%$ e $-28,8 \pm 2,4\%$, nos períodos de águas altas e baixas, respectivamente) que os verificados para o presente estudo (Oliveira et al. 2006).

A vegetação ripária e fitoplâncton estiveram presentes nas composições isotópicas dos peixes detritívoros, porém a combinação destas fontes com aquelas mais pesadas em ^{13}C conferiu valores

mais positivos para *L. platymetopon*. No caso de *S. pappaterra*, as macrófitas C₄ foram as responsáveis pela presença de valores mais positivos do que para *H. littorale*, que sofreu maior influência de fitoplâncton e vegetação ripária.

Informações sobre as características morfológicas de algumas dessas espécies de peixes foram relatadas por Fugi e Hahn (1991) na planície de inundação do alto rio Paraná e permitem entender melhor a influência de tais adaptações no grau de plasticidade alimentar. *Prochilodus lineatus* caracterizou-se por apresentar o trato digestório altamente especializado, composto por estômagos mecânico e químico, além de intestino longo e enovelado. Estas características pressupõem aproveitamento elevado do recurso utilizado pelos iliófagos (Hahn et al. 1997; Agostinho et al. 1997). Para o detritívoro, *L. platymetopon*, os autores relataram a presença de estômago pouco delimitado, mas com intestino longo e altamente irrigado, boca ventral com lábios móveis desenvolvidos para a alimentação por sucção e aspiração de detritos recentemente depositados sobre o sedimento. Para a mesma região, Agostinho et al. (1997) apontaram para as espécies bentófagas, *H. littorale* e *S. pappaterra* a presença de boca subinferior e protrátil, respectivamente, e com adaptações labiais para a captura seletiva do alimento.

As diferenças espaciais de $\delta^{13}\text{C}$ para *P. lineatus* e *L. platymetopon*, na planície, foram resultantes, provavelmente, da utilização de diferentes fontes alimentares que compuseram o COP sedimentado entre os locais estudados. Tal explicação pode ser decorrente do fato de que: a) variações intra-específicas na composição isotópica dos animais dependem, entre outros fatores, das peculiaridades do hábitat (Hughes e Sherr 1983; France e Steedman 1996); b) esses peixes apresentam adaptações comportamentais e fisiológicas, além daquelas morfológicas, para a localização e digestão dos nutrientes presentes nos detritos (Bowen 1983; Fugi e Hahn 1991; Ahlgren 1996); c) as espécies comedoras de detritos são passíveis de consumir COP (Benedito-Cecilio et al. 2000); e d) somente o COP, entre as fontes analisadas, exibiu variabilidades isotópicas espaciais, a qual foi semelhante àquela observada para as duas espécies de peixes consideradas.

Nesse sentido, a composição isotópica do COP refletiu a composição isotópica de seus constituintes, com sinais isotópicos variáveis devido à ocorrência de fracionamentos que estiveram envolvidos na sua sedimentação e atuação de microorganismos decompositores. E, ao serem assimilados por *P. lineatus* e *L. platymetopon*, os constituintes do COP sofreram, provavelmente,

novos fracionamentos, e expressaram-se com sinais mais enriquecidos no rio Paraná. Diferenças espaciais na composição isotópica de ^{13}C de peixes detritívoros foram evidenciadas por Vaz et al. (1999), que também atribuíram tais resultados à influência variável de fontes autóctones e alóctones na composição do COP ao longo do rio Jacaré Pepira (SP). Benedito-Cecilio e Araujo-Lima (2002) verificaram variações espaciais para o detritívoro *Semaprochilodus insignis* dependentes da assimilação de detrito agregado isotopicamente distinto entre águas claras-escuras e brancas de rios amazonenses. Ao estudarem a cadeia alimentar de *P. lineatus*, entre a foz dos rios Paranapanema e Iguçu, Lopes et al. (*in press*) verificaram variabilidade espacial relacionada com a exploração e assimilação de COP e atuação de microrganismos decompositores. Vários trabalhos acerca da análise de conteúdo gástrico têm comumente demonstrado variações espaciais para a ictiofauna da planície alagável do alto rio Paraná (Hahn et al. 1992, 1997; Agostinho et al. 1997; Lolis e Anndrian 1996; Luz et al. 2001).

Para *H. littorale*, a variabilidade espacial esteve mais intimamente relacionada com a mistura de diversas fontes alimentares que foram utilizadas e que resultaram em composição isotópica mais enriquecida na lagoa Fechada e rio Baía e deplecionada no rio Ivinheima e lagoas próximas. Embora tenha explorado, essencialmente, vegetação ripária e fitoplâncton entre os locais considerados, os invertebrados estiveram presentes em proporções variáveis em sua dieta. O zoobentos, com valores mais enriquecidos que o zooplâncton foi, possivelmente, o responsável pela composição isotópica mais pesada em ^{13}C na lagoa Fechada e rio Baía. Variabilidades isotópicas espaciais tiveram presentes entre as espécies de peixes (*P. lineatus*, *L. platymetopon* e *H. littorale*), que apresentaram maior distribuição na área de coleta. E este fato pode ter influenciado nos resultados.

Para a análise de contribuição dos produtores primários, realizada através do software ISOSOURCE, foi confirmada a influência do local de amostragem na assimilação de fontes alimentares, ou seja, houve alternância espacial dos vegetais predominantemente requeridos pelas espécies de peixes, salvo algumas exceções. No rio Paraná, a expressiva contribuição de plantas C_4 na composição isotópica dos peixes contrariou algumas pesquisas isotópicas desenvolvidas nas bacias amazônica (Araújo-Lima et al. 1986; Forsberg et al. 1993; Benedito-Cecilio et al. 2000) e paranaense (Vaz et al. 1999), além da planície de inundação do rio Paraguai (MS) (Calheiros 2003), que relataram

baixa ou nula participação de carbono C_4 na dieta dos peixes investigados. A baixa utilização de plantas C_4 nas dietas dos consumidores tem sido justificada por apresentarem qualidade nutricional inferior (Caswell et al. 1973; Barbehenn e Bernays 1992), pouca disponibilidade de nutrientes (Caswell e Reed 1976), baixa digestibilidade e falta de familiaridade evolutiva com o material (Clapcott e Bunn 2003). Por outro lado, Oliveira et al. (2006) estimaram que essas plantas contribuíram com 59% de carbono na composição isotópica de *Schizodon fasciatus* e com 47% na de *Mylossoma duriventre* no lago Camaleão, localizado na planície de inundação amazônica. Esses autores relataram que tais porcentagens ocorreram devido a utilização dessas plantas que foram mais abundantes do que as C_3 durante o período de elevação da águas ou a incorporação indireta através da ingestão de insetos, moluscos e camarões que habitavam as macrófitas C_4 da área de coleta. Assim, para o presente estudo, acredita-se que a elevada contribuição C_4 pode ter sido decorrente da utilização seletiva e direta dessas plantas, dentre outras fontes mais abundantes na planície de inundação do alto rio Paraná, ou então, do uso indireto através da assimilação de organismos consumidores dessas plantas, como fungos, bactérias e invertebrados zoobentônicos.

A participação expressiva das macrófitas C_3 para *L. anisitsi* no rio Paraná e para a maioria dos peixes no Ressaco do Pau Véio, evidenciou a importância deste grupo de plantas, conforme Casatti et al. (2003), no estoque de nutrientes para os consumidores aquáticos. A contribuição perifítica, na lagoa do Finado Raimundo, para *P. lineatus* e da vegetação ripária e/ou do fitoplâncton para a maioria das espécies nos outros locais de estudo, demonstrou a relevância destas fontes também na manutenção das espécies de peixes na planície.

Estudos de fluxo de energia em cadeias alimentares de detritivoria, realizados por Araújo-Lima et al. (1986), Forsberg et al. (1993), Benedito-Cecilio et al. (2000) na região amazônica, relataram que o fitoplâncton e as algas epifíticas foram as mais importantes fontes de energia. Na bacia paranaense, as algas têm recebido igual importância (Vaz et al. 1999; Manetta et al. 2003; Lopes et al. *in press*). Esses estudos abordaram as contribuições das possíveis fontes alimentares a partir de análises gráficas e/ou de equações de dois ou três *end-members*, o que pode ter promovido subestimação da participação das demais fontes nestes ecossistemas.

Vale ressaltar, que a presente pesquisa foi realizada nos períodos de chuvas, e isto, pode ter

proporcionado maior participação das fontes alóctones no fluxo de energia da cadeia alimentar dos peixes investigados. Porém, embora a planície esteja localizada na região subtropical, a área não apresentou grandes variações fluviométricas no período de coleta, apesar de possuir ampla planície de inundação no único trecho livre de barramentos, localizado entre as usinas hidrelétricas de Porto Primavera e Itaipu.

Na análise de contribuição do COP e dos invertebrados para os peixes foi observado que o primeiro teve elevada participação em relação às categorias alimentares e aos locais de amostragem, reforçando a conjectura de sua exploração pelos peixes, especialmente, entre as espécies iliófagas. Desse modo, a sua participação nas cadeias alimentares detritais deve ser melhor investigada quanto as suas características nutricionais. As contribuições mais efetivas do zoobentos, para os peixes detritívoros e *H. littorale*, confirmaram que esses peixes são mais passíveis a ingestão e assimilação de organismos bentônicos, associados aos detritos (Fugi et al. 1996; Agostinho et al. 1997; Hahn et al. 1997, entre outros). Os invertebrados representam rico recurso alimentar com digestibilidade, energia e proteínas superiores a dos detritos (Bowen 1987). Entretanto, estudos experimentais desenvolvidos por Ahlgren (1990) demonstraram que peixes detritívoros são capazes de ingerir intencionalmente o detrito, que atinge grandes porcentagens na dieta, quando os invertebrados encontram-se em baixa abundância.

Considerando que todas as fontes alimentares investigadas tiveram participação com relativos graus de importância no fluxo de energia entre os peixes e locais investigados e que atividades antrópicas, como desmatamentos, queimadas, expansões da agro-pecuária, descargas de esgotos e construções de barragens (FUEM/CIAMB-PADCT 1993; Agostinho 1997; Kita e Souza 2003) têm promovido devastações da flora e fauna locais, torna-se imprescindível a recuperação e/ou conservação da estrutura basal dessas fontes, alicerçada nos produtores primários, através de planos de manejos integrados regionalmente, para a manutenção da elevada biomassa desses peixes nos sistemas tropicais. Ações dessa natureza devem ser primordiais na administração dos Parques Nacional de Ilha Grande e Estadual do Ivinheima, que estão localizados nas proximidades da planície de inundação do alto rio Paraná e fazem parte da Área de Proteção Ambiental das Ilhas e Várzeas do Rio Paraná.

As variabilidades na composição isotópica dos peixes e nas contribuições provenientes das fontes alimentares, relacionadas com o local, confirmaram a plasticidade alimentar dos peixes

exploradores de fundo em sistemas de planície de inundação. As diferenças isotópicas entre as espécies que compuseram cada categoria trófica investigada indicaram que a referida plasticidade alimentar impede agrupamentos e generalizações tróficas sem investigações prévias mais detalhadas acerca das fontes realmente assimiladas. Assim, as variabilidades espaciais e taxonômicas, evidenciaram a necessidade de realização de estudos ecológicos locais/específicos como medida segura para o entendimento do fluxo de energia, principalmente, em teias alimentares de ambientes que contam com elevada diversidade na oferta de alimentos e habitats, como é o caso das teias alimentares dos peixes exploradores dos recursos alimentares de fundo em planícies de inundação neotropicais.

Agradecimentos

Ao curso de Pós-graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA-UEM) e ao CNPq pelo apoio financeiro; às equipes de campo PELD (UEM-NUPELIA) pela ajuda nas coletas dos materiais biológicos; aos laboratórios de Zoologia (DBI), Zooplâncton, Fitoplâncton, Perifiton, Mata Ciliar, Limnologia e Zoobentos (NUPELIA) pelo apoio logístico; à Maria Salete Ribellato Arita e ao João Fábio Hildebrant pelo auxílio ao material bibliográfico; às biólogas, Me. Kazue Kawakita Kita, Me. Anna Christina Faria e Dr.^a Gislaine Iachstel Manetta, pelas sugestões.

Anexo 1. Contribuições médias (me), mínimas (mi) e máximas (ma) dos produtores primários para cada espécie de peixe analisada, por local de amostragem. Rpar = rio Paraná, Rpve = lagoa Ressaco do Pau Véio, Rbai = rio Baía, Lmal = lagoa Maria Luiza, Lfec = lagoa Fechada, Rivi = Rio Ivinheima, Lfra = lagoa do Finado Raimundo e Lven = lagoa Ventura.

Espécies Iliófagas/Fontes	Vegetação Ripária			Macrófitas C ₃			Macrófitas C ₄			Perifiton			Fitoplâncton		
	me	mi	ma	me	mi	ma	me	mi	ma	me	mi	ma	me	mi	ma
<i>A. affinis</i>															
Rpar	7	0	29	8	0	35	44	37	54	32	9	52	9	0	38
Rpve	7	0	30	69	50	87	9	0	32	12	0	23	3	0	12
<i>C. nagelii</i>															
Rpve	1	0	3	87	85	90	1	0	4	10	8	13	1	0	3
<i>S. brevipinna</i>															
Rpar	5	0	22	6	0	27	47	41	55	35	17	55	7	0	29
Rpve	5	0	22	71	56	85	7	0	26	15	0	24	2	0	9
<i>S. insculpta</i>															
Rpar	3	0	15	4	0	18	37	32	43	51	38	68	5	0	20
Rpve	47	0	100	30	0	73	2	0	7	1	0	5	20	0	45
<i>P. lineatus</i>															
Rpar	46	0	78	22	0	81	24	18	31	3	0	12	5	0	23
Rpve	9	0	28	83	67	100	3	0	10	2	0	7	3	0	11
Rbai	68	66	72	1	0	5	1	0	3	1	0	5	29	28	32
Lmal	43	24	61	10	0	40	1	0	4	1	0	3	45	36	54
Rivi	31	30	34	1	0	2	0	0	0	1	0	3	67	66	70
Lfra	2	0	9	1	0	4	12	0	23	84	77	92	1	0	3
Lven	1	0	2	1	0	3	24	23	27	0	0	0	74	73	75
Espécies Detritívoras/Fontes	Vegetação Ripária			Macrófitas C ₃			Macrófitas C ₄			Perifiton			Fitoplâncton		
	me	mi	ma	me	mi	ma	me	mi	ma	me	mi	ma	me	mi	ma
<i>L. platymetopon</i>															
Rpar	14	0	52	18	0	63	35	25	48	16	0	40	17	0	55
Rpve	9	0	28	83	67	100	3	0	10	2	0	7	3	0	11

Rbai	79	68	95	6	0	23	8	4	14	4	0	17	3	0	12
Lmal	75	71	79	2	0	8	1	0	2	0	0	0	22	21	25
Lfec	23	22	24	1	0	7	1	0	2	1	0	2	74	70	76
Rivi	96	95	100	1	0	3	1	0	4	1	0	3	1	0	5
Lfra	70	55	90	9	0	30	10	0	23	5	0	14	6	0	20
Lven	83	52	100	12	0	46	2	0	8	2	0	8	1	0	5
<i>L. anisitsi</i>															
Rpar	29	0	77	30	0	90	17	8	31	9	0	31	15	0	55
Rpve	13	0	35	80	62	100	1	0	5	1	0	4	5	0	14
Rbai	77	68	92	5	0	22	1	0	5	4	0	20	13	7	22
Lmal	66	42	86	10	0	48	1	0	5	1	0	4	22	10	31
Lfec	17	14	20	4	0	15	1	0	5	1	0	6	77	68	81
Rivi	62	55	75	2	0	10	1	0	3	1	0	6	34	25	45
Lven	89	70	100	8	0	29	1	0	4	1	0	5	1	0	3
Espécies	Vegetação			Macrófitas C₃			Macrófitas C₄			Perifiton			Fitoplâncton		
Bentófagas/Fontes	Ripária														
<i>H. littorale</i>	me	mi	ma	me	mi	ma	me	mi	ma	me	mi	ma	me	mi	ma
Rbai	87	80	96	3	0	15	1	0	3	3	0	14	6	3	13
Lfec	21	13	27	7	0	35	2	0	11	3	0	14	67	45	76
Rivi	42	35	56	2	0	11	1	0	3	1	0	7	54	44	65
Lfra	26	13	57	4	0	18	1	0	4	1	0	2	68	43	82
Lven	98	96	100	1	0	4	0	0	0	1	0	2	0	0	0
<i>S. pappaterra</i>															
Rpar	19	0	62	22	0	76	28	17	42	13	0	37	18	0	62

Anexo 2. Contribuições médias (me), mínimas (mi) e máximas (ma) dos invertebrados e COP para cada espécie de peixe analisada, por local de amostragem. Rpar = rio Paraná, Rpve = lagoa Ressaco do Pau Véio, Rbai = rio Baía, Lmal = lagoa Maria Luiza, Lfec = lagoa Fechada, Rivi = Rio Ivinheima, Lfra = lagoa do Finado Raimundo e Lven = lagoa Ventura.

Espécies Iliófagas/Fontes	Zooplâncton			Zoobentos			COP		
	me	mi	ma	me	mi	ma	me	mi	ma
<i>A. affinis</i>									
Rpar	5	0	13	1	0	2	94	87	100
Rpve	3	0	8	6	0	18	91	82	100
<i>C. nagelii</i>									
Rpve	0	0	0	0	0	0	100	100	100
<i>S. brevipinna</i>									
Rpar	0	0	0	0	0	0	100	100	100
Rpve	3	0	8	6	0	18	91	82	100
<i>S. insculpta</i>									
Rpar	0	0	0	3	0	6	97	94	100
Rpve	56	7	100	11	0	33	33	0	91
<i>P. lineatus</i>									
Rpar	3	0	8	2	0	5	95	92	100
Rpve	17	0	44	24	0	59	59	23	100
Rbai	26	9	39	41	0	69	33	0	91
Lmal	16	11	19	1	0	4	83	79	89
Rivi	46	35	61	7	0	22	47	34	65
Lfra	87	81	92	5	0	13	8	0	19
Lven	86	78	100	7	0	20	7	0	21
Espécies Detritívoras/Fontes	Zooplâncton			Zoobentos			COP		
<i>L. platymetopon</i>	me	mi	ma	me	mi	ma	me	mi	ma

Rpar	0	0	0	3	0	6	97	94	100
Rpve	17	0	44	23	0	59	60	23	100
Rbai	3	0	10	84	63	100	13	0	37
Lmal	1	0	2	23	22	25	76	75	78
Lfec	16	15	18	83	80	85	1	0	2
Rivi	3	0	11	5	0	14	92	86	100
Lfra	42	34	48	53	39	66	5	0	18
Lven	4	0	11	93	89	100	3	0	9
<i>L. anisitsi</i>									
Rpar	14	12	18	1	0	4	85	82	88
Rpve	79	62	100	13	0	33	8	6	24
Rbai	17	5	25	61	32	80	22	0	63
Lmal	3	0	9	8	0	20	89	80	100
Lfec	32	29	33	67	64	71	1	0	3
Rivi	21	10	36	7	0	22	72	59	90
Lven	12	0	35	79	65	100	9	0	27
Espécies	Zooplâncton			Zoobentos			COP		
Bentófagas/Fontes									
<i>H. littorale</i>	me	mi	ma	me	mi	ma	me	mi	ma
Rbai	13	4	20	70	46	84	17	0	50
Lfec	8	8	15	87	72	100	5	0	15
Rivi	36	29	44	4	0	13	60	53	71
Lfra	98	97	100	1	0	2	1	0	3
Lven	45	44	47	54	53	55	1	0	2
<i>S. pappaterra</i>									
Rpar	2	0	4	5	0	12	93	87	98

Referências

- Agostinho AA (1997) Qualidade dos habitats e perspectivas para a conservação. In: Vazzoller AEAM, Agostinho AA, Hahn NS (eds) planície de inundação do rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos. EDUEM/NUPELIA, Maringá, pp 455-460.
- Agostinho AA, Hahn NS, Gomes LC, Bini LM (1997) Estrutura trófica. In: Vazzoller AEAM, Agostinho AA, Hahn NS (eds) planície de inundação do rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos. EDUEM/NUPELIA, Maringá, pp 209-228.
- Ahlgren MO (1990) Diet selection and the contribution of detritus to the diet of the juvenile white sucker (*Catostomus commersoni*). Can J Fish Aquat Sci 47:41-48.
- Ahlgren MO (1996) Selective ingestion of detritus by a north temperate omnivorous fish, the juvenile white sucker, *Catostomus commersoni*. Environ Biol Fish 46:375-381.
- Almeida VLL, Resende EK, Lima MS, Ferreira CJA (1993) Dieta e atividade alimentar de *Prochilodus lineatus* (Characiformes, Prochilodontidae) no Pantanal do Miranda-Aquidauana, Mato Grosso do Sul, Brasil. Unimar 15(supl):125-141.
- Angradi TR (1994) Trophic linkages in the lower Colorado river: multiple stable isotope evidence. J North Amer Benthol Soc 13:479-495.
- Araujo-Lima CARM, Forsberg BR, Victoria R, Martinelli L (1986) Energy sources for detritivorous fishes in the Amazon. Science 234(4781):1256-1258.
- Barbehenn RV, Bernays EA (1992) Relative nutritional quality of C₃ and C₄ grasses for a graminivorous lepidopteran, *Paratrytone melane* (Hesperiidae). Oecologia 92:97-103.
- Benedito-Cecilio E, Araújo-Lima CARM (2002) Variation in the carbon isotope composition of *Semaprochilodus insignis*, a detritivorous fish associated with oligotrophic and eutrophic Amazonian rivers. J Fish Biol 60(6):1603-1607.
- Benedito-Cecilio E, Araújo-Lima CARM, Forsberg BR, Bittencourt MM, Martinelli LA (2000) Carbon sources of Amazonian fisheries. Fish Manag Ecol 7:305-315.
- Benedito-Cecilio E, Lopes CA, Manetta GI, Gimenes MF, Faria ACEA, Dourado ECS, Pinheiro RP, Martinelli LA (2003) Trophic structure of the fish assemblage in the floodplain of the upper Paraná river: stable isotopes. In: Agostinho AA, Rodrigues L, Gomes LC, Thomaz SM, Miranda LE (eds) The Upper Paraná River floodplain long term ecological research. EDUEM,

- Maringá, pp 145-149.
- Benstead JP, March JG, Fry B, Ewel KC, Pringle CM (2006) Testing isosource: stable analysis of a tropical fishery with diverse organic matter sources. *Ecology* 87(2):326-333.
- Boon PI, Bunn SE (1994) Variations in the stable isotope composition of aquatic plants and their implications for food web analysis. *Aquat Bot* 48(2):99-108.
- Bowen SH (1983) Detritivory in neotropical fish communities. *Environ Biol Fish* 9(2):137-144.
- Bowen SH (1987) Composition and nutritional value of detritus. In: Moriarty DJW, Pullin RSV (eds) *Detritus and microbial ecology in aquaculture. ICLARM Conference Proceedings, Philippines*, pp 192-216.
- Buckup PA, Menezes NA, Ghazzi MS (2007) *Catálogo das espécies de peixes de água doce do Brasil*. Museu Nacional, Rio de Janeiro.
- Bunn SE, Davies PM, Winning M (2003) Sources of organic carbon supporting the food web of an arid zone floodplain river. *Fresh Biol* 48:619-635.
- Calheiros DF (2003) Influência do pulso de inundação na composição isotópica ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$) das fontes primárias de energia na planície de inundação do rio Paraguai (Pantanal-Paraguai). Tese, Universidade de São Paulo.
- Campos JB, Souza MC (1997) Vegetação. In: Vazzoler AEAM, Agostinho AA, Hahn NS (eds) *planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*. EDUEM, Maringá, pp 331-342.
- Casatti L, Mendes HF, Ferreira KM (2003) Aquatic macrophytes as feeding site for small fishes in the Rosana reservoir, Paranapanema river, southeastern Brazil. *Braz J Biol* 63(2):213-222.
- Caswell H, Reed F (1976) Plant-herbivore interactions: the indigestibility of C_4 bundle sheath cells by grasshoppers. *Oecologia* 26(2):1432-1439.
- Caswell H, Reed F, Stephenson SN, Werner PA (1973) Photosynthetic pathways and selective herbivory: A hypothesis. *Amer Naturalist* 107(956):465-480.
- Cerling TE, Harris JM (1999) Carbon isotope fractionation between diet and bioapatite in ungulate mammals and implications for ecological and paleoecological studies. *Oecologia* 120(3):347-363.
- Clapcott J, Bunn SE (2003) Can C_4 plants contribute to aquatic food webs of subtropical

- streams? Fresh Biol 48:1105-1116.
- Forsberg BR, Araujo-Lima CARM, Martinelli LA, Victoria RL, Bonassi JA (1993) Autotrophic carbon sources for fish of the central Amazon. Ecology 74(3):643-652.
- France RL, Steedman RJ (1996) Energy provenance for juvenile lake trout in small Canadian Shield lakes shown by stable isotopes. Trans Amer Fish Soc 125:512-518.
- Fry B (1988) Food web structure on Georges bank from stable C, N, and S isotopic compositions. Limnol Oceanogr 33(5):1182-1190.
- FUEM/CIAMB-PADCT (1993) Estudos ambientais na planície de inundação do rio Paraná no trecho compreendido entre a foz do rio Paranapanema e o reservatório de Itaipu. Fundação Universidade Estadual de Maringá/NUPELIA. Relatório, 3v.
- FUEM/CIAMB-PADCT (1995) Estudos ambientais na planície de inundação do rio Paraná no trecho compreendido entre a foz do rio Paranapanema e o reservatório de Itaipu. Fundação Universidade Estadual de Maringá/NUPELIA. Relatório, 2v.
- Fugi R (1993) Estratégias alimentares utilizadas por cinco espécies de peixes comedoras de fundo do alto rio Paraná/PR-MS. Dissertação, Universidade Federal de São Carlos.
- Fugi R, Hahn NS (1991) Espectro alimentar e relações morfológicas com o aparelho digestivo de três espécies comedoras de fundo do rio Paraná, Brasil. Rev Bras Biol 51(4):873-879.
- Fugi R, Hahn NS, Agostinho AA (1996) Feeding styles of five species of bottom-feeding fishes of the high Paraná river. Environ Biol Fish 46(3):297-307.
- Gerking SD (1994) Feeding ecology of fish. Academic Press, San Diego.
- Giora J, Fialho CB (2003) Biologia alimentar de *Steindachnerina brevipinna* (Characiformes, curimatidae) do rio Ibicuí-Mirim, Rio Grande do Sul, Brasil. Iheringia Ser Zool 93(3):277-281.
- Gotelli NJ, Entsminger GL (2003) EcoSim: Null models software for ecology. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>.
- Hahn NS, Andrian IF, Fugi R, Almeida VLL (1997) Ecologia trófica. In: Vazoller AEAM, Agostinho AA, Hahn NS (eds) A planície de inundação do rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos. EDUEM/NUPELIA, Maringá, 209-228.
- Hahn NS, Cunha F (2005) Feeding and trophic ecomorphology of *Satanoperca pappaterra* (Pisces, Cichlidae) in the Manso reservoir, Mato Grosso state, Brazil. Braz Arch Biol Technol

- 48(6):1007-1012.
- Hahn NS, Monfredinho Jr A, Fugi R, Agostinho AA (1992) Aspectos da alimentação do armado *Pterodoras granulosus* (Ostariophysi, Dorarirae) em distintos ambientes do alto rio Paraná. Unimar 14:163-176.
- Hamilton SK, Lewis Jr WM (1992) Stable carbon and nitrogen isotopes in algae and detritus from the Orinoco river floodplain, Venezuela. Geochim Cosmochim Acta 56:4237-4246.
- Hughes EH, Sherr EB (1983) Subtidal food webs in a Georgia estuary: $\delta^{13}\text{C}$ analyses. J Exp Mar Biol Ecol 67:227-242.
- Jepsen DB, Winemiller KO (2002) Structure of tropical river food webs revealed by stable isotope ratios. Oikos 96(1):46-55.
- Júlio Jr. HF, Petry AC, Russo MR, Gomes LC (2000) Ictiofauna. In: . Nupelia/ PELD. Relatório técnico. <http://www.peld.uem.br/Relatorio/index.htm>, Maringá, pp 31-147.
- Kita KK, Souza MC (2003) Levantamento florístico e fitosionomia da lagoa Figueira e seu entorno, planície alagável do rio Paraná, Porto Rico, Estado do Paraná, Brasil. Acta Sci Biol Sci 25(1):145-155.
- Lajtha K, Michener RH (1994) Stable isotopes in ecology and environmental science. Blackwell Scientific, Oxford.
- Lolis AA, Andrian IF (1996) Alimentação de *Pimelodus maculatus* Lacépède, 1803 (Siluriformes, Pimelodidae), na planície de inundação do alto rio Paraná. Bol Inst Pesca 23:187-202.
- Lopes CA (2001) de C-13 e de N-15 em fontes alóctones e autóctones e suas contribuições energéticas para o *Prochilodus lineatus*(Prochilodontidae, Characiformes) na bacia do alto rio Paraná. Dissertação, Universidade Estadual de Maringá.
- Lopes CA, Benedito-Cecilio E (2002) Variabilidade isotópica ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$) em produtores primários terrestres e de água doce. Acta Sci Biol Sci 24(2):303-312.
- Lopes CA, Benedito-Cecilio E, Martinelli LA (*in press*) Variability in the carbon isotope signature of *Prochilodus lineatus* (Prochilodontidae, Characiformes) a bottom-feeding fish of the neotropical region. J Fish Biol.
- Lowe-McConnell RH (1987) Ecological studies in tropical fish communities. University Press,

Cambridge.

- Luz KDG, Abujanra F, Agostinho AA, Gomes LC (2001) Caracterização trófica da ictiofauna de três lagoas da planície aluvial do alto rio Paraná, Brasil. *Acta Sci Biol Sci* 23(2):401-407.
- Manetta GI (2006) A utilização dos isótopos estáveis ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$) na contribuição das fontes de carbono e posição trófica de *Plagioscion squamosissimuse* *Hypophthalmus edentatus*, na sub-bacia do rio Ivinheima-MS. Tese, Universidade Estadual de Maringá.
- Manetta GI, Benedito-Cecilio E, Martinelli LA (2003) Carbon sources and trophic position of the main species of fishes of Baía river, Paraná river floodplain, Brazil. *Braz J Biol* 63(2):283-290.
- Martinelli LA, Victoria RL, Forsberg BR, Richey JE (1994) Isotopic composition of majors carbon reservoirs in the Amazon floodplain. *Internat. J Ecol Environ Sci* 20:31-46.
- Martinelli LA, Victoria RL, Matsui E, Forsberg BR, Mozeto AA (1988) Utilização das variações naturais de $\delta^{13}\text{C}$ no estudo de cadeias alimentares em ambientes aquáticos: princípios e perspectivas. *Acta Limnol Bras* 11:859-882.
- McConnachie JL, Petticrew EL (2006) Tracing organic matter sources in riverine suspended sediment: Implications for fine sediment transfers. *Geomorphology* 79(1-2):13-26
- McCutchan Jr. JH, Lewis Jr WM, Kendall C, McGrath CC (2003) Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* 102:378-390.
- Oliveira AC, Soares MGM, Martinelli LA, Moreira MZ (2006) Carbon sources of fish in an Amazonian floodplain lake. *Aquat Sci* 68:229-238.
- Phillips DL, Gregg JW (2003) Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia* 136:261-269.
- Post DM (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods and assumptions. *Ecology* 83:703-718.
- Resende EK (2000) Trophic structure of fish assemblages in the lower Miranda river, Pantanal, Mato Grosso do Sul state, Brazil. *Rev Bras Biol* 60(3):389-403.
- Resende EK, Catella AC, Nascimento FL, Palmeiras SS, Pereira RAC, Lima ML, Almeida VLL (1995) Biologia do curimatá (*Prochilodus lineatus*), pintado (*Pseudoplatystoma corruscans*) e cachara (*Pseudoplatystoma fasciatum*) na bacia hidrográfica do rio Miranda, Pantanal do

- Mato Grosso do Sul, Brasil. Embrapa, Corumbá.
- Ribeiro AS, Gomes BM, Pessenda LCR, Aravena R, Gouveia SEM (1998) Razão isotópica ($\delta^{13}\text{C}$) na caracterização de plantas C_3 e C_4 em habitats de transição entre áreas abertas e florestadas. *Pub Avul do Cent Acad Liv Biol* (2):27-30.
- Szepanski M, Ben-David M, Ballenberghe V (1999) Assessment of anadromous salmon resources in the diet of the Alexander Archipelago wolf using stable isotopic analysis. *Oecologia* 120:327-335.
- Thomaz SM, Roberto MC, Bini LM (1997) Caracterização limnológica dos ambientes aquáticos e influência dos níveis fluviométricos. In: Vazzoler AEAM, Agostinho AA, Hahn NS (eds) planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos. EDUEM/NUPELIA, Maringá, pp 73-102.
- Thomaz SM, Roberto MC, Lansac-Tôha FA, Esteves FA, Lima AF (1991) Dinâmica temporal dos principais fatores limnológicos do rio Baía-planície de inundação do alto rio Paraná-MS, Brasil. *Unimar* 13(2):299-312.
- Vander-Zanden MJ, Cabana G, Rasmussen JB (1997) Comparing trophic position of freshwater fish calculated using stable nitrogen isotope ratios ($\delta^{15}\text{N}$) and literature dietary data. *Can J Fish Aquat Sci* 54:1142-1158.
- Vaz MM, Martinelli LA, Mozeto AA (1999) The dietary regime of detritivorous fish from the River Jacaré Pepira, Brazil. *Fish Manag Ecol* 6:121-132.
- Veríssimo S (1999) Influência do regime hidrológico sobre a ictiocenose de três lagoas da planície aluvial do alto rio Paraná. Tese, Universidade Federal de São Carlos.
- Wada E, Kabaya-Uzaki Y, Mitamura O, Saijo Y, Tundisi JG (1997) $\delta^{15}\text{N}$ - $\delta^{13}\text{C}$ Map of the middle rio Doce Valley lake ecosystem. In: Tundisi JG, Saijo Y (eds) *Limnological studies on the rio Doce Valley lakes, Brazil*. Brazilian Academy of Sciences/USP, São Carlos, pp 189-196.
- Welcomme RL (1979) *Fisheries ecology of floodplain rivers*. Longman, New York.
- Welcomme RL (1985) *River fisheries*. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations 262 (FAO Fishery Technical paper).
- West JB, Bowen GJ, Cerling TE, Ehleringer JR (2006) Stable isotopes as one of nature's

ecological recorders. *Trends Ecol Evol* 21(7):408-414.

Wootton RJ (1990) *Ecology of teleost fishes* Chapman and Hall, New York.

Yossa MI, Araújo-Lima CARM (1998) Detritivory in two Amazonian fish species. *J Fish Biol* 52:1141-1153.

**Posição trófica para peixes exploradores de fundo na planície de inundação do alto rio
Paraná**

RESUMO

A composição de $\delta^{15}\text{N}$ de peixes exploradores de fundo (iliófagos = *Apareiodon affinis*, *Cyphocharax nagelii*, *Prochilodus lineatus*, *Steindachnerina brevipinna* e *S. insculpta*; detritívoros = *Loricariichthys platymetopon* e *Liposarcus anisitsi*; e bentófagos = *Satanoperca pappaterra* e *Hoplosternum littorale*) e de suas fontes alimentares primárias foram analisadas na planície de inundação do alto rio Paraná durante os períodos de chuvas. Duas hipóteses foram investigadas: i) A posição trófica e os valores isotópicos dos organismos investigados (peixes e fontes) variam espacialmente; e ii) a posição trófica e as composições isotópicas diferem entre os peixes iliófagos, detritívoros e bentófagos. As macrófitas C_4 , perifíton e fitoplâncton foram isotopicamente distintos entre os locais analisados. Diferenças isotópicas significativas ocorreram entre as espécies que compuseram cada categoria trófica analisada. Diferenças espaciais foram observadas na composição isotópica de *P. lineatus* e *L. platymetopon*, cujos valores foram mais enriquecidos no rio Paraná e na lagoa Ressaco do Pau Véio. Para a posição trófica verificou-se diferença espacial significativa para *L. platymetopon* e *H. littorale*, que apresentaram os maiores valores no rio Paraná e no rio Baía, respectivamente. As posições tróficas foram significativamente diferentes entre as espécies que compuseram cada categoria trófica. Essas informações demonstraram que generalizações relacionadas com o agrupamento dos peixes em categorias tróficas e/ou de habitats em estudos de fluxo de energia, em teias alimentares detritais, devem ser realizadas somente após investigações criteriosas quanto à dinâmica trófica local/específica dos organismos.

Palavras-chave: Peixes exploradores de fundo. Posição trófica. $\delta^{15}\text{N}$. Variabilidade isotópica. Categorias tróficas. Planície de inundação do rio Paraná.

Trophic position of the bottom feeding fish in upper Paraná River floodplain

ABSTRACT

The composition of $\delta^{15}\text{N}$ of bottom feeding fish (iliophagous = *Apareiodon affinis*, *Cyphocharax nagelii*, *Prochilodus lineatus*, *Steindachnerina brevipinna* e *S. insculpta*; detritivorous = *Loricariichthys platymetopon* e *Liposarcus anisitsi*; and bentophagous = *Satanoperca pappaterra* and *Hoplosternum littorale*) and of their primary alimentary sources were investigated in the upper Paraná River floodplain during rain periods. Two hypothesis were tested: i) the trophic position and isotopic values from investigated organism (fish and source) varied spatially; and ii) the trophic position and isotopic composition differed among iliophagous, detritivorous and bentophagous fishes. The C_4 macrophytes, periphyton and phytoplankton were isotopically different among analyzed sites. Significant isotopic differences occurred in the species of each trophic category. Spatial differences were observed in the isotopic composition of *P. lineatus* and *L. platymetopon*, their values were more enriched in the Paraná River and Ressaco do Pau Véio Lagoon. Spatial differences were observed in the trophic position for *L. platymetopon* and *H. littorale* that presented the highest values in the Paraná and Baía rivers, respectively. The trophic positions were significantly different among species that composed each trophic category. These findings demonstrated that generalizations related to grouping fish in trophic categories and/or of habitats in studies of flow of energy in detrital food web must only be carried after previous investigations on trophic local/specific dynamics of the organisms.

Keywords: Bottom feeding fishes. Trophic position. $\delta^{15}\text{N}$. Isotopic variability. Trophic categories. Upper Paraná River floodplain.

Introdução

Os peixes exploradores dos recursos alimentares de fundo têm relevante papel na bioecologia dos ecossistemas em que vivem ao atuarem na fase de pré-mineralização da matéria orgânica presente no lodo, tornando-a mais facilmente decomponível aos microorganismos (Fugi 1993) e ao acelerarem, portanto, a ciclagem de nutrientes (Gneri e Angelescu 1951; Flecker 1996). Estes organismos estabelecem, ainda, elos indispensáveis na cadeia alimentar, uma vez que, disponibilizam os recursos contidos no sedimento para as espécies ictiófagas. Apresentam elevada biomassa nos rios neotropicais (Bowen 1983; Lowe-McConnell 1987; Hahn et al. 1997), constituindo-se em efetivo recurso pesqueiro para a sobrevivência de ribeirinhos.

Com base na análise dos itens alimentares, predominantes nos conteúdos estomacais, Agostinho et al. (1997), classificaram os peixes exploradores de fundo da planície de inundação do alto rio Paraná nas categorias tróficas iliófaga (*Apareiodon affinis*, *Cyphocharax nagelii*, *Prochilodus lineatus*, *Steindachnerina insculpta* e *S. brevipina*), detritívora (*Loricariichthys platymetopon* e *Liposarcus anisitsi*) e bentófaga (*Hoplosternum littorale* e *Satanoperca pappaterra*). Porém, as inferências acerca das relações tróficas, com base nos isótopos estáveis de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$), apresentam confiabilidade superior àquelas das técnicas usuais de estudo de dieta (observação da seleção do alimento e/ou análise do conteúdo estomacal), devido aos tecidos dos consumidores refletirem seguramente as assinaturas isotópicas de suas fontes alimentares consumidas e assimiladas (Vander-Zanden e Rasmussen 1996; Gu et al. 1997; Yi et al. 2006). Na planície de inundação do alto rio Paraná, a análise de conteúdo estomacal tem demonstrado que a ictiofauna aproveita os recursos alimentares de acordo com os habitats, evidenciando comumente variações espaciais (Lolis e Andrian 1996; Hahn et al. 1997). Investigações acerca dos $\delta^{15}\text{N}$, desenvolvidas na mesma área, demonstraram variações nas posições tróficas de *P. lineatus*, espécie exploradora dos recursos alimentares de fundo, também inter-relacionadas com os ambientes (Lopes 2001). Entretanto, a espécie, considerada como consumidora, principalmente, de lodo (constituído em maior proporção por algas) (Fugi et al. 1996; Agostinho et al. 1997; Luz et al. 2001), chegou a ocupar o terceiro nível trófico no rio Paraná, o que sugere que aliado às algas, deve ter ocorrido a exploração e assimilação de fontes enriquecidas em proteína e em $\delta^{15}\text{N}$ (Lopes 2001).

O esclarecimento e a compreensão da posição trófica dos peixes exploradores de fundo, com base no $\delta^{15}\text{N}$, oferecerá informações complementares para o entendimento da rota dos detritos na cadeia alimentar de ambientes aquáticos, além de traçar as relações tróficas envolvidas na sobrevivência das espécies. Tais informações são imprescindíveis para as ações efetivas de manejo e conservação, que visem a manutenção dos estoques das populações dos peixes em níveis de exploração sustentada no único trecho livre de barragens do rio Paraná, em território brasileiro.

Neste sentido, o presente estudo investigou a composição de $\delta^{15}\text{N}$ de peixes exploradores de fundo (iliófagos = *Apareiodon affinis*, *Cyphocharax nagelii*, *Prochilodus lineatus*, *Steindachnerina brevipinna* e *S. insculpta*; detritívoros = *Loricariichthys platymetopon* e *Liposarcus anisitsi*; e bentófagos = *Satanoperca pappaterra* e *Hoplosternum littorale*) e de suas potenciais fontes alimentares primárias na planície de inundação do alto rio Paraná durante os períodos de chuvas, testando as hipóteses de que: i) a posição trófica dos peixes e os valores isotópicos dos organismos investigados (peixes e fontes) variam espacialmente; e ii) a posição trófica e as composições isotópicas diferem entre os peixes iliófagos, detritívoros e bentófagos.

Material e Métodos

O material biológico foi coletado durante os períodos de chuvas (fevereiro a março de 1999 a 2004) na planície de inundação do alto rio Paraná ($22^{\circ} 40' - 22^{\circ} 50'S$; $53^{\circ} 10' - 53^{\circ} 40'W$) (Fig. 1). Os períodos de chuvas correspondem aqueles que melhor representam a entrada de material alóctone, oriundo da área alagada adjacente, para o fluxo de energia em teias alimentares de planícies de inundação (Hamilton e Lewis 1992). Neste ecossistema, foram amostrados os rios Paraná, Baía e Ivinheima, as lagoas Ressaco do Pau Véio, Maria Luiza, do Finado Raimundo, Fechada e Ventura. Apenas as duas últimas lagoas não apresentam conexão direta com o rio e permanecem isoladas durante todo ano.

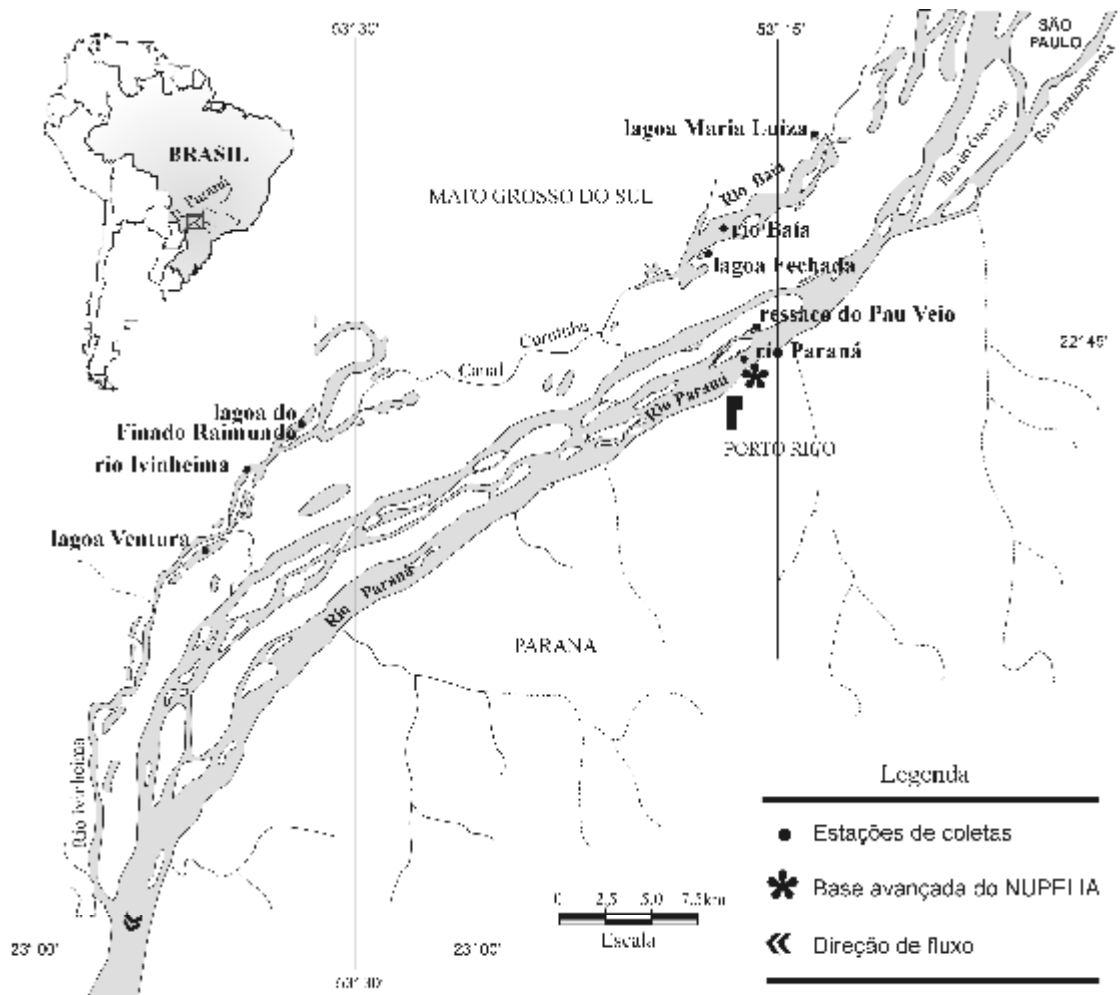


Figura 1. Área de estudo na planície de inundação do alto rio Paraná.

Com o uso de redes de espera de diferentes malhagens ou arrastos, em cada ponto de coleta, foram capturados de 4 a 15 exemplares adultos das espécies: *Apareiodon affinis* (Steindachner 1879), *Cyphocharax nagelii* (Steindachner 1881), *Prochilodus lineatus* (Valenciennes 1836), *Steindachnerina brevipinna* (Eigenmann e Eigenmann 1889), *S. insculpta* (Fernández-Yépez 1948), *Loricariichthys platymetopon* (Isbrücker e Nijssen 1979), *Liposarcus anisitsi* (Eigenmann e Kennedy 1903), *Satanoperca pappaterra* (Heckel 1840) e *Hoplosternum littorale* (Hancock 1828) (Buckup et al. 2007). Essas espécies apresentaram os maiores valores de abundância em estudos ictiológicos prévios realizados nos locais de amostragem (FUEM/CIAMB-PADCT 1995; Júlio Jr. et al. 2000). De cada exemplar, obteve-se o

comprimento padrão (cm) e extraiu-se uma amostra de músculo (aproximadamente 2 cm²), próximo à base de inserção da primeira nadadeira dorsal.

As fontes alimentares primárias para os peixes foram constituídas de 3 a 5 amostras por ponto de coleta e corresponderam a vegetação ripária, macrófitas aquáticas (C₃ e C₄), perifíton e fitoplâncton. Cada amostra de vegetação ripária e macrófita aquática foi constituída de 5 folhas de exemplares diferentes da mesma espécie. As espécies de plantas vasculares amostradas foram as mais comuns em cada ponto de coleta (Campos e Souza 1997). O perifíton foi obtido através da raspagem de pecíolos de plantas aquáticas e retido em filtros de fibra de vidro (GFC-Whatman), previamente submetidos à combustão. Para estimativa do fitoplâncton, considerou-se o fracionamento de 2,3‰ para o δ¹⁵N (adaptado de McCutchan Jr. et al. 2003) sobre os valores isotópicos do zooplâncton. Amostras de zooplâncton (cladóceros e copépodos calanóides filtradores) foram coletadas com auxílio de rede de zooplâncton (53µm) e de bomba de sucção escovante. Essas amostras foram ainda enxaguadas em solução de HCl a 1N para a remoção dos carbonatos.

Todas as amostras, devidamente identificadas, foram submetidas à secagem em estufa a 60°C (durante 72 horas). Essas amostras foram maceradas até a obtenção de um pó fino e homogêneo. Amostras de aproximadamente 3 mg foram enviadas ao Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA) para a determinação da razão isotópica em espectrômetro de massa, de acordo com a expressão:

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

onde:

$$R = {}^{14}\text{N} : {}^{15}\text{N}$$

Os valores das razões isotópicas foram expressos com a notação delta (δ) e em partes por mil (‰), relativos ao nitrogênio atmosférico.

As diferenças isotópicas espaciais dos organismos investigados e posições tróficas dos peixes, bem como, as variabilidades entre as posições tróficas e composições isotópicas das espécies de peixes iliófagas, detritívoras e bentófagas foram investigadas através de Análise de Variância de Modelo Nulo, com o auxílio do programa computacional ECOSIM 7.0 (Gotelli e Entsminger 2003).

A estimativa da posição trófica foi adaptada daquela proposta por Vander-Zanden et al. (1997):

$$Pt = (\delta^{15}N_{\text{peixe}} - \delta^{15}N_{\text{produtor}})/\Delta + 1$$

onde:

$\delta^{15}N_{\text{peixe}}$ = valor isotópico de nitrogênio do peixe;

$\delta^{15}N_{\text{produtor}}$ = valor isotópico médio de nitrogênio dos produtores primários;

Δ = fracionamento de 2,3‰ (adaptado de McCutchan Jr. et al. 2003); e

1 = um nível trófico acima dos produtores primários.

As análises gráficas foram conduzidas no programa computacional STATISTICA 6.0.

Resultados

Composição e variabilidade isotópica espacial de fontes primárias

Os valores de $\delta^{15}N$ dos produtores primários variaram de -2,0 a 13,6‰ (Fig. 2). Variabilidade espacial significativa foi observada para as macrófitas C_4 (IO = 6,14; $p < 0,05$), perifiton (IO = 3,96; $p < 0,05$) e fitoplâncton (IO = 5,05; $p < 0,05$). Os valores médios mais enriquecidos em ^{15}N ocorreram na lagoa Ressaco do Pau Véio para as macrófitas C_4 e para o fitoplâncton. O perifiton teve o valor médio mais enriquecido na lagoa Fechada.

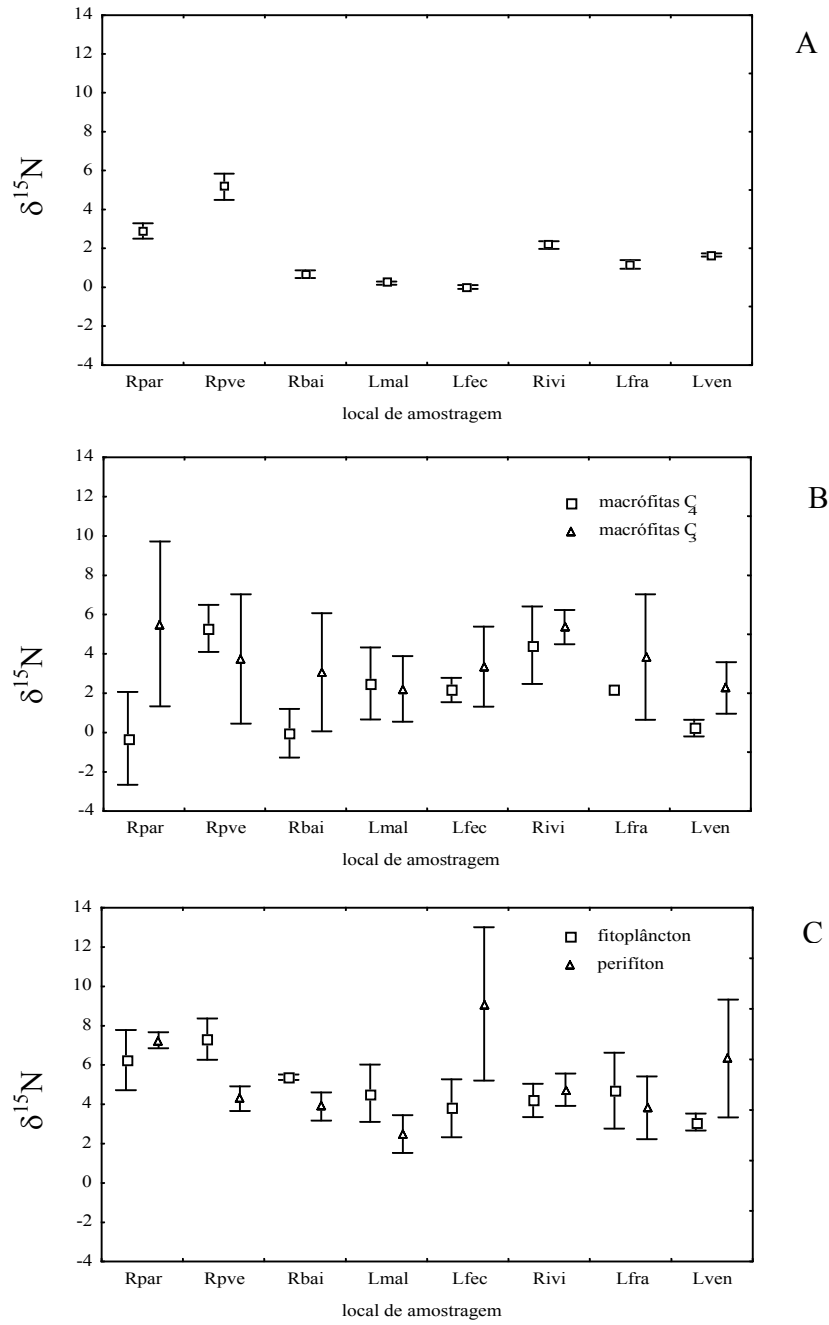


Figura 2. Valor médio e desvio padrão de $\delta^{15}\text{N}$ para vegetação ripária (A), macrófitas C_3 e C_4 (B) e perifiton e fitoplâncton (C), por local de amostragem. Rpar = rio Paraná, Rpve = lagoa Ressaco do Pau Véio, Rbai = rio Baía, Lmal = lagoa Maria Luíza, Lfec = lagoa Fechada, Rivi = rio Ivinheima, Lfra = lagoa do Finado Raimundo e Lven = lagoa Ventura.

Composição e variabilidade isotópica espacial dos peixes

A composição isotópica das espécies de peixes variou de 3,5 a 14,4‰ (IO = 29,06; $p < 0,05$) (Fig. 3). Os maiores e menores valores médios ocorreram para *S. pappaterra* ($13,4 \pm 0,5‰$) e *H. littorale* ($8,1 \pm 0,3‰$), respectivamente. Variabilidade espacial significativa foi observada na composição isotópica de *P. lineatus* (IO = 9,67; $p < 0,05$) e *L. platymetopon* (IO = 13,38; $p < 0,05$) (Fig. 3 A e B). Ambas as espécies tiveram os valores médios mais enriquecidos em $\delta^{15}\text{N}$ na lagoa Ressaco do Pau Véio (*P. lineatus* = $11,9 \pm 0,7‰$; e *L. platymetopon* $11,5 \pm 2,3‰$) e no rio Paraná (*P. lineatus* = $10,7 \pm 2,2‰$; e *L. platymetopon* = $12,9 \pm 0,9‰$).

Diferença isotópica significativa foi constatada entre as espécies de peixes que compuseram cada categoria trófica. Entre os iliófagos (IO = 37,17; $p < 0,05$), o valor médio mais enriquecido foi verificado para *A. affinis* ($13,2 \pm 0,6‰$) e o mais empobrecido para *P. lineatus* ($8,4 \pm 2,1‰$). Considerando os detritívoros, a composição isotópica de *L. platymetopon* ($8,9 \pm 2,2‰$) foi superior a de *L. anisitsi* ($7,2 \pm 1,6‰$) na maioria dos locais (IO = 12,37; $p < 0,05$). E para os bentófagos, a maior composição isotópica média foi verificada para *S. pappaterra* ($13,4 \pm 0,5‰$) (IO = 354,70; $p < 0,05$) (Fig. 3 C).

Posição Trófica dos Peixes Exploradores de Fundo

As posições tróficas médias variaram de 1,8 para *L. anisitsi* 4,4 para *S. pappaterra* (Tabela 1). Diferenças espaciais significativas foram registradas para *L. platymetopon* (IO = 3,60; $p < 0,05$) e *H. littorale* (IO = 15,29; $p < 0,05$). As maiores posições tróficas ocorreram no rio Paraná ($4,2 \pm 0,4‰$) no Ressaco do Pau Véio ($3,6 \pm 0,9‰$), para *L. platymetopone* no rio Baça ($3,2 \pm 0,3‰$) e lagoa Ventura ($3,2 \pm 0,1‰$), para *H. littorale*.

Variabilidade significativa nas posições tróficas foi encontrada entre as espécies que compuseram cada categoria trófica. *Apareiodon affinis* ($4,3 \pm 0,2‰$), *L. platymetopon* ($3,2 \pm 0,7‰$) e *S. pappaterra* ($4,4 \pm 0,2‰$) tiveram as maiores posições dentre as espécies ilifagas (IO = 24,27; $p < 0,05$), detritívoros (IO = 15,90; $p < 0,05$) e bentíngas (IO = 39,72; $p < 0,05$), respectivamente.

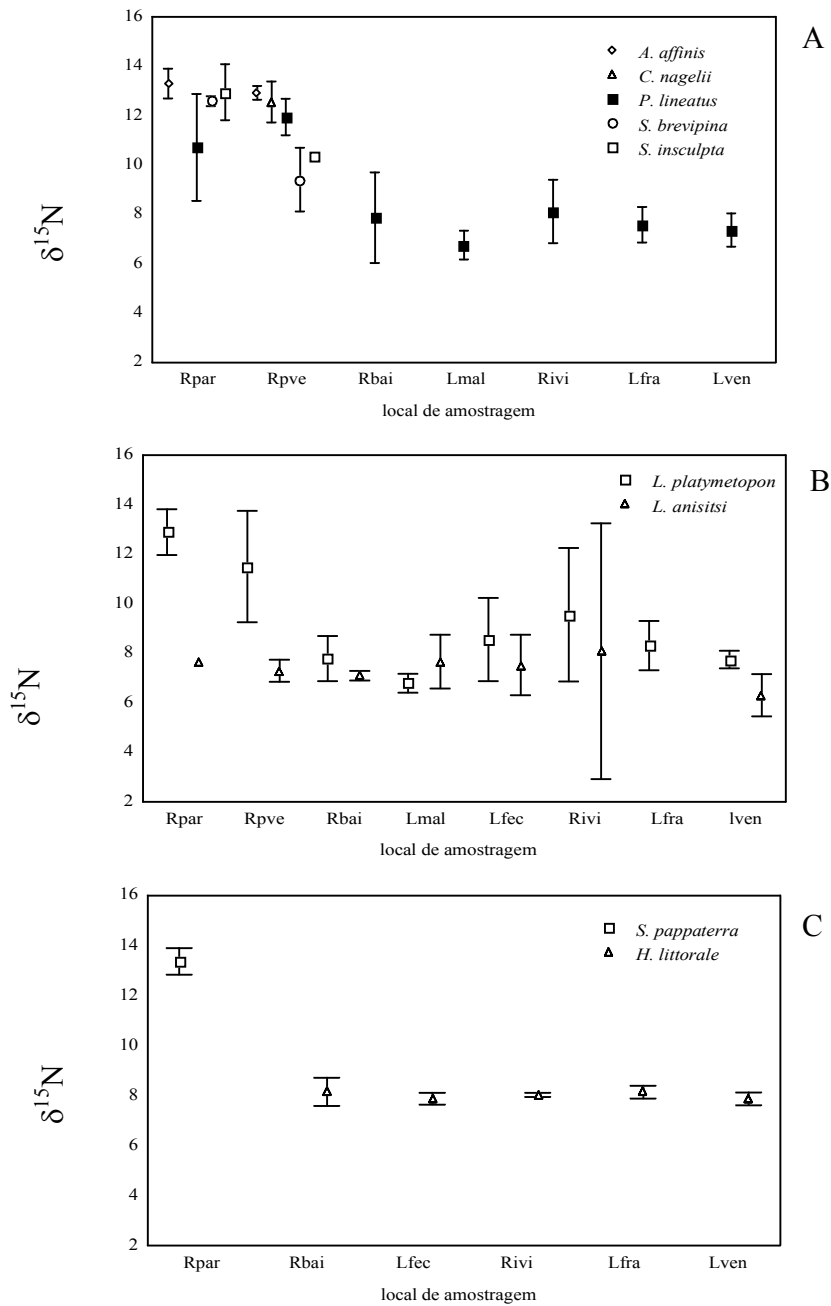


Figura 3. Valores médios e desvio padrão de $\delta^{15}\text{N}$ para as espécies iliofagas (A), detritívoras (B) e bentófagas (C), por local de amostragem. Rpar = rio Paraná, Rpve = lagoa Ressaco do Pau Véio, Rbai = rio Baía, Lmal = lagoa Maria Luiza, Lfec = lagoa Fechada, Rivi = rio Ivinheima, Lfra = lagoa do Finado Raimundo e Lven = lagoa Ventura.

Tabela 1. Posição trófica média dos peixes exploradores de fundo, por local de amostragem.

Rpar = rio Paraná, Rpve = lagoa do Ressaco do Pau Veio, Rbai = rio Baía, Lmal = lagoa Maria Luiza, Lfec = lagoa Fechada, Rivi = rio Ivinheima, Lfra = lagoa do Finado Raimundo e Lven = lagoa Ventura.

Espécie/Local	Rpar	Rpve	Rbai	Lmal	Lfec	Rivi	Lfra	Lven
Espécies Iliófagas								
<i>A. affinis</i>	4,3	4,2						
<i>C. nagelii</i>		4,0						
<i>P. lineatus</i>	3,2	3,8	3,1	2,6		2,4	2,6	3,0
<i>S. brevipinna</i>	4,1	2,7						
<i>S. insculpta</i>	3,1	4,2						
Espécies Detritívoras								
<i>L. platymetopon</i>	4,2	3,6	3,0	2,6	3,1	3,0	2,9	3,2
<i>L. anisitsi</i>	1,9	1,8	2,7	2,9	2,6	2,4		2,6
Espécies Bentófagas								
<i>H. littorale</i>			3,2		2,8	2,3	2,8	3,2
<i>S. pappaterra</i>	4,4							

Discussão

A variabilidade de 15,6 % para fontes primárias demonstrou que os *pools* de nitrogênio foram abundantes e participantes de fracionamentos que promoveram elevadas variabilidades nos δ^{15} nos locais amostrados. A extensão dos fracionamentos que ocorrem na ciclagem desse elemento isotópico depende de inúmeros fatores, incluindo a razão substrato (fonte de

nitrogênio)/produto (vegetal), a temperatura e as enzimas específicas ou microorganismos mediadores das reações de amonificação, nitrificação e desnitrificação (Mariotti et al. 1981).

Variabilidades espaciais em δ^{15} , relacionadas às macrófitas aquáticas (Boon e Bunn 1994), fitoplâncton e perifíton (Lopes et al. 2006), têm sido pobremente discutidas na literatura. Variabilidades espaciais significativas de até 10‰ foram encontradas para as macrófitas aquáticas (*Ludwigia peploides* e o gênero *Myriophyllum*) na planície de inundação do rio Murray (Boon e Bunn 1994). Para o presente estudo, as macrófitas C_4 apresentaram variabilidade de 8,4‰ entre os locais de coleta.

O íon amônio (NH_4^+) é energeticamente mais atraente do que o nitrato (NO_3^-), devido a sua absorção no interior das células não exigir reações de redução enzimática, mas como é muito escasso nas camadas onde se encontra o fitoplâncton, o nitrato acaba sendo a forma nitrogenada mais utilizada pelos vegetais (Esteves 1998). A presença de valores mais enriquecidos em δ^{15} nas macrófitas C_4 no fitoplâncton evidenciou que estes vegetais utilizaram, mais efetivamente, o nitrato na lagoa Ressaco do Pau Véio. O perifíton também assimilou o nitrato na lagoa Fechada, além de ter recebido influência de organismos heterotróficos que elevaram o seu sinal isotópico, pois os vegetais que assimilam o nitrato apresentam valores mais enriquecidos em δ^{15} do que aqueles que utilizam o íon amônio (Pennock et al. 1996). O nitrato tem maior mobilidade no ecossistema, e por isso, sofre menor tempo de exposição aos processos fracionantes (Shearer e Kohl 1988; Robinson 2001). Além disso, macrófitas emergentes, como as plantas C_4 , coletadas na área de estudo, apresentam elevada capacidade de estocagem de nitrogênio (Henry-Silva e Camargo 2000), sendo o sedimento a sua principal fonte (Camargo et al. 2003). Tal fato, leva a sugerir a exploração de formas enriquecidas em isótopo pesado pouco retrabalhadas e fracionadas em tal compartimento aquático.

O nitrogênio excretado pelos animais é tipicamente deplecionado em 15 em relação a sua dieta (De Niro e Epstein 1981; Checkley e Miller 1989), promovendo fracionamentos que enriquecem o valor isotópico de seus tecidos. Assim, os $\delta^{15}N$ são fracionados consistentemente ao longo da cadeia alimentar e permitem inferências sobre a posição trófica dos organismos

(Cabana e Rasmussen 1994; Vander-Zanden et al. 1997). A posição trófica, com base nos ^{15}N , conforme Post (2002), é considerada uma ferramenta altamente eficaz que indica o número de vezes que a energia ou a matéria é transferida da teia alimentar para o organismo investigado. Nos peixes, o fracionamento dos $\delta^{15}\text{N}$, por nível trófico, é cerca de 2,3‰ (adaptado de McCutchan Jr. et al. 2003) e aqueles com valores isotópicos mais próximos das plantas são considerados seus consumidores diretos.

O papel da complexidade da biogeoquímica do nitrogênio na variabilidade isotópica dos organismos em teias alimentares não é ainda bem compreendido (Pruell et al. 2006). A variação de ^{15}N nos peixes é frequentemente pequena, quando estes utilizam a mesma fonte de alimento (Gu et al. 1997). Entretanto, o tipo de dieta, a forma de excreção (McCutchan Jr. et al. 2003), tamanho dos organismos (Pinnegar e Polunin 1999) e o hábitat (France e Steedman 1996) são fatores relevantes que atuam na determinação da extensão dos fracionamentos isotópicos, e conseqüentemente, na variabilidade isotópica dos animais. Os fracionamentos isotópicos ocorrem também diante da exposição à inanição ou baixa disponibilidade de alimentos (Scrimgeour et al. 1995). Nestas circunstâncias, a razão de N excretado é maior do que a assimilação do elemento e torna-se necessária a sua reciclagem para a manutenção do metabolismo do organismo (Gannes et al. 1998). É possível, ainda, a ocorrência de elevados fracionamentos diante da disponibilidade do alimento ser maior do que a requerida pelos animais (McCutchan Jr. et al. 2003).

Os peixes analisados no presente estudo apresentaram elevada variabilidade, cerca de 11‰, refletindo a exploração de uma ampla variedade de itens alimentares e/ou a presença de acentuados processos fracionantes, independentemente de explorarem o mesmo compartimento aquático, a zona bêntica dos ambientes. Essa variabilidade foi superior tanto a de outras categorias tróficas (Fry e Sherr 1984; Michener e Schell 1994; Gu et al. 1996, 1997) quanto à de peixes detritívoros, da planície de inundação do rio Paraguai (MS) (Calheiros 2003). Nos trópicos, comumente, os peixes apresentam considerável versatilidade alimentar (Abelha et al. 2001), frente à elevada variedade de recursos alimentares disponíveis nos ecossistemas (Goulding 1997), o que dificulta muitas vezes a busca pelo delineamento de padrões tróficos intra e/ou inter locais, entre estação do ano e espécies de organismos produtores e consumidores.

A variabilidade espacial significativa na composição isotópica de *P. lineatus* e *L. platymetopon* foi caracterizada pela exploração de fontes alimentares mais enriquecidas em ^{15}N , no rio Paraná e no Ressaco do Pau Véio. *Loricariichthys platymetopon* também teve variabilidade espacial relacionada com a posição trófica, a qual também foi maior nestes dois locais. O detrito finamente particulado, contém pouco material refratário (Bowen 1984), aliado a altos conteúdos de proteína (Kondratieff e Simmons Jr. 1984), o que poderia explicar a presença considerável de ^{15}N na composição de peixes que exploram este tipo de detrito, como é o caso, segundo Agostinho et al. (1997), dos iliófagos. Entretanto, a maioria dos peixes, pertencentes as demais categorias tróficas, e vegetais analisados teve valores enriquecidos em isótopo pesado no rio Paraná e no Ressaco do Pau Véio. Assim, nestes ambientes, os demais peixes também assimilaram, de forma acentuada, detritos finamente particulados, ricos em proteínas, como os de origem animal e/ou ingeriram seletivamente invertebrados zoobentônicos e organismos participantes do *microbial loop*. Estas condições podem justificar as maiores posições tróficas de *H. littorale*, no rio Baía e na lagoa Ventura. Considerando que as mudanças na estrutura trófica desses peixes são altamente dependentes das interações com as condições bióticas e abióticas do ambiente, atesta-se a necessidade de considerar as possíveis variabilidades relacionadas com os habitats em estudos de fluxo de energia em teias alimentares.

Apareiodon affinis, *L. platymetopone* e *S. pappaterrativeram* as maiores composições isotópicas médias aliadas as maiores posições tróficas, e evidenciaram a utilização de fontes mais enriquecidas em isótopo pesado e/ou proteínas, quando comparadas às outras espécies que compuseram essas categorias tróficas. *Prochilodus lineatus*, apesar de ocupar até o terceiro nível trófico, caracterizou-se pelas menores composições e posições tróficas entre os iliófagos, provavelmente, devido a ingestão de itens alimentares isotopicamente leves e com menor participação de nitrogênio de origem animal.

Para a planície de inundação do alto rio Paraná, Agostinho et al. (1997) relataram a predominância de detritos e sedimento e a presença de insetos e outros invertebrados nos estômagos de *L. platymetopon* a classificaram como detritívora. Tendência alimentar semelhante foi registrada para *S. pappaterra*, entretanto, além de invertebrados, a espécie teve peixes presentes na dieta, sendo considerada como bentófaga. Ao investigarem a estrutura trófica de três

lagoas da planície de inundação (Pousada, Figueira e Genipapo) do rio Paraná, Luz et al. (2001) descreveram *S. pappaterra* como detritívora e consumidora de detrito pouco particulado associado à matéria orgânica vegetal, além de restos e excrementos de invertebrados. No reservatório de Rosana, localizado no rio Paranapanema, Casatti et al. (2003) caracterizaram *S. pappaterra* como espécie algívora, com alimentação predominantemente composta por algas diatomáceas e clorófitas e periderme de macrófitas, aliadas ao sedimento. A análise de conteúdo e ecomorfologia trófica realizada por Hahn e Cunha (2005), no reservatório de Manso, Mato Grosso, permitiu classificar *S. pappaterra* como detritívora/invertívora. Nos três primeiros anos de estudos, durante a formação do reservatório, a espécie explorou principalmente quantidade de detrito (mistura de restos de plantas e areia) e posteriormente, passou a selecionar os organismos bentônicos.

A presença de matéria orgânica animal em estudos de análise de conteúdo estomacal de *L. platymetopon* e *S. pappaterra* coincidem com as elevadas assinaturas isotópicas dessas espécies para o presente estudo. Assim, o nitrogênio de origem animal pode ter contribuído no enriquecimento isotópico dos peixes.

Para *A. affinis*, Agostinho et al. (1997) indicaram o hábito alimentar iliófago com o predomínio de sedimento e detritos compostos por algas, evidenciando a exploração de fontes basais da cadeia alimentar. Casatti et al. (2003) indicaram para esta espécie o hábito alimentar algívoro, no reservatório de Rosana, rio Paranapanema (SP). Entretanto, as análises isotópicas na planície de inundação do alto rio Paraná diferiram dessas constatações, uma vez que esta espécie chegou a ocupar o quarto nível trófico, indicando a assimilação de fontes enriquecidas em nitrogênio, mais relacionadas com a contribuição dos consumidores.

A consideração da participação do *microbial loop* na transferência de energia tem sido sugerida no entendimento das relações tróficas nas cadeias alimentares aquáticas (Lopes e Benedito-Cecilio 2002; Manetta et al. 2003; Calheiros 2003). Bactérias e outros microorganismos ao serem utilizados pelos consumidores podem promover incorporações de fontes alimentares provenientes de diversos níveis tróficos. A participação de bactérias metanotróficas, extremamente empobrecidas em nitrogênio, ao longo da cadeia alimentar detritívora, pode promover valores muito baixos nos consumidores (Calheiros 2003), contrariando elevados enriquecimentos isotópicos com o aumento dos níveis tróficos. Por outro lado, a incorporação de fontes

enriquecidas em ^{15}N , via outros microorganismos, é importante para compreender a ocupação de posições tróficas acima dos produtores primários, típicas das espécies exploradoras principalmente de algas, como foi o caso, principalmente de *A. affinis*, *P. lineatus* e demais espécies iliófagas amostradas no rio Paraná e Ressaco do Pau Véio.

As diferenças significativas tanto na composição isotópica quanto na posição trófica entre as espécies que compuseram cada categoria trófica foram contraditórias às classificações de Agostinho et al. (1997). Essas diferenças isotópicas podem ser constatadas ao verificar, por exemplo, que a maior e a menor composição isotópica média ocorreu entre os peixes de uma mesma categoria, a bentófaga.

As informações obtidas acerca da estrutura trófica dos peixes exploradores de fundo contribuem para o esclarecimento de que generalizações relacionadas com o agrupamento dos peixes em categorias tróficas e/ou de habitats em estudos de fluxo de energia, em teias alimentares detritais, devem ser realizadas somente após investigações criteriosas quanto à dinâmica trófica local/específica dos organismos.

Considerando, que os organismos autotróficos manufaturam o alimento a partir de substâncias inorgânicas simples e disponibilizam os nutrientes para os consumidores de teias alimentares (Lopes e Benedito-Cecilio 2002) e que a energia dos produtores primários são assimiladas direta ou indiretamente pelos peixes exploradores de fundo, torna-se evidente que ações de manejo e conservação dessas fontes alimentares são imprescindíveis para a sobrevivência e manutenção da elevada biomassa desses peixes nos ecossistemas aquáticos tropicais.

Agradecimentos

Ao curso de Pós-graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA-UEM) e ao CNPq pelo apoio financeiro; às equipes de campo PELD (UEM-NUPELIA) pela ajuda nas coletas dos materiais biológicos; aos laboratórios de Zoologia (DBI), Zooplâncton, Fitoplâncton, Perifiton, Mata Ciliar e Limnologia (NUPELIA) pelo apoio logístico; à Maria Salete Ribellato Arita e ao João Fábio Hildebrant pelo auxílio ao material bibliográfico; às biólogas Me. Kazue Kawakita Kita, Me. Anna Christina Faria e Dra. Gislaïne Iachstel Manetta pelas sugestões.

Referências

- Abelha MCF, Agostinho AA, Goulart E (2001) Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta Sci Biol Sci* 23(2):425-434.
- Agostinho AA, Hahn NS, Gomes LC, Bini LM (1997) Estrutura trófica. In: Vazzoler AEAM, Agostinho AA, Hahn NS (eds) planície de inundação do rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos. EDUEM/NUPELIA, Maringá, pp 209-228.
- Boon PI, Bunn SE (1994) Variations in the stable isotope composition of aquatic plants and their implications for food web analysis. *Aquat Bot* 48:99-108.
- Bowen SH (1983) Detritivory in neotropical fish communities. *Environ Biol Fish* 9(2):137-144.
- Bowen SH (1984) Evidence of a detritus food chain based on consumption of organic precipitates. *Bull Mar Sci* 35:440-448.
- Buckup PA, Menezes NA, Ghazzi MS (2007) Catálogo das espécies de peixes de água doce do Brasil. Museu Nacional, Rio de Janeiro.
- Cabana G, Rasmussen JB (1994) Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. *Nature* 372:255-257.
- Calheiros DF (2003) Influência do pulso de inundação na composição isotópica ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$) das fontes primárias de energia na planície de inundação do rio Paraguai (Pantanal-Paraguai). Tese, Universidade de São Paulo.
- Camargo AFM, Pezzato MM, Henry-Silva GG (2003) Fatores limitantes à produção primária de macrófitas aquáticas. In: Thomaz SM, Bini LM (eds) e Manejo de macrófitas aquáticas. EDUEM, Maringá, pp 59-83.
- Campos JB, Souza MC (1997) Vegetação. In: Vazzoler AEAM, Agostinho AA, Hahn NS (eds) planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos. EDUEM, Maringá, pp 331-342.
- Casatti L, Mendes HF, Ferreira KM (2003) Aquatic macrophytes as feeding site for small fishes in the Rosana reservoir, Paranapanema river, southeastern Brazil. *Braz J Biol* 63(2):213-222.
- Checkley DMJ, Miller CA (1989) Nitrogen isotope fractionation by oceanic zooplankton. *Deep-Sea Res* 36:1449-1456.
- De Niro ML, Epstein S (1981) Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim Cosmochim Acta* 45:341-351.

- Esteves FA (1998) de Limnologia. Interciência, Rio de Janeiro.
- Flecker AS (1996) Ecosystem engineering by a dominant detritivore in a diverse tropical stream. *Ecology* 77(6):1845-1854.
- France R, Steedman R (1996) Energy provenance for juvenile lake trout in small Canadian Shield Lakes as shown by stable isotopes. *Trans Am Fish Soc* 125:512-518.
- Fry B, Sherr EB (1984) $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Mar Sci* :15-47.
- FUEM/CIAMB-PADCT (1995) Estudos ambientais na planície de inundação do rio Paraná no trecho compreendido entre a foz do rio Paranapanema e o reservatório de Itaipu. Fundação Universidade Estadual de Maringá/NUPELIA. Relatório, 3v.
- Fugi R (1993) Estratégias alimentares utilizadas por cinco espécies de peixes comedoras de fundo do alto rio Paraná/PR-MS. Dissertação, Universidade Federal de São Carlos.
- Fugi R, Hahn NS, Agostinho AA (1996) Feeding styles of five species of bottom-feeding fishes of the high Paraná river. *Env Biol Fish* 46:297-307.
- Gannes LZ, Rio CM, Koch P (1998) Natural abundance variations in stable isotopes and their potential uses in animal physiological ecology. *Comp Biochem Physiol* 119(3):725-737.
- Gerking, SD (1994) Feeding ecology of fish. Academic, San Diego.
- Gneri FS, Angelescu V (1951) La nutrición de los peces iliofagos. *Ver Inst Nac Invest Ci Nat* 2(1):1-44.
- Gotelli NJ, Entsminger GL (2003) EcoSim: Null models software for ecology. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>.
- Goulding M (1997) História natural dos rios amazônicos. Tradução de Antonio Carlos de A. dos Santos, Miriam Leal Carvalho Sociedade Civil Mamirauá/CNPq/Rainforest Alliance, Brasília.
- Gu B, Schelske CL, Hoyer MV (1996) Stable isotopes of carbon and nitrogen as indicators of diet and trophic structure of the fish community in a shallow hypertrophic lake. *J Fish Biol* 49:1233-1243.
- Gu B, Schelske CL, Hoyer MV (1997) Intrapopulation feeding diversity in blue tilapia: evidence from stable isotope analyses. *Ecology* 78:2263-2266.
- Hahn NS, Andrian IF, Fugi R, Almeida VLL (1997) Ecologia trófica. In: Vazzoller AEAM,

- Agostinho AA, Hahn NS (eds) A planície de inundação do rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos. EDUEM/NUPELIA, Maringá, 209-228.
- Hahn NS, Cunha F (2005) Feeding and trophic ecomorphology of *Satanoperca pappaterra* (Pisces, Cichlidae) in the Manso reservoir, Mato Grosso state, Brazil. *Braz Arch Biol Technol* 48(6):1007-1012.
- Hamilton SK, Lewis Jr WM (1992) Stable carbon and nitrogen isotopes in algae and detritus from the Orinoco river floodplain, Venezuela. *Geochim Cosmochim Acta* 56:4237-4246.
- Henry-Silva GG, Camargo AFM (2000) Composição química de quatro espécies de macrófitas aquáticas e possibilidade de uso de suas biomassas. :111-125.
- Júlio Jr. HF, Petry AC, Russo MR, Gomes LC (2000) Ictiofauna. In: . Nupelia/ PELD. Relatório técnico. <http://www.peld.uem.br/Relatorio/index.htm>, Maringá, pp 31-147.
- Kondratieff PF, Simmons Jr. GM (1984) Nutritive quality and size fractions of natural seston in an impounded river. *Arch Hydrobiol* 101:401-402.
- Lolis AA, Andrian IF (1996) Alimentação de *Pimelodus maculatus* Lacépède, 1803 (Siluriformes, Pimelodidae), na planície de inundação do alto rio Paraná. *Bol Inst Pesca* 23:187-202.
- Lopes CA (2001) de C-13 e de N-15 em fontes alóctones e autóctones e suas contribuições energéticas para o *Prochilodus lineatus*(Prochilodontidae, Characiformes) na bacia do alto rio Paraná. Dissertação, Universidade Estadual de Maringá.
- Lopes CA, Benedito-Cecilio E (2002) Variabilidade isotópica ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$) em produtores primários terrestres e de água doce. *Acta Sci Biol Sci* 24(2):303-312.
- Lopes CA, Benedito-Cecilio E, Martinelli LA, Souza MC (2006) Variability of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in terrestrial and aquatic sources in the upper Paraná river basin, Paraná, Brazil. *Acta Limnol Bras* 18(3):281-292.
- Lowe-McConnell RH (1987) Ecological studies in tropical fish communities. University Press, Cambridge.
- Luz KDG, Abujanra F, Agostinho AA, Gomes LC (2001) Caracterização trófica da ictiofauna de três lagoas da planície aluvial do alto rio Paraná, Brasil. *Acta Sci Biol Sci* 23(2):401-407.
- Manetta GI, Benedito-Cecilio E, Martinelli LA (2003) Carbon sources and trophic position of the

- main species of fishes of Baía river, Paraná river floodplain, Brazil. *Braz J Biol* 63(2):283-290.
- Mariotti A, Germon JC, Hubert P (1981) Experimental determination of nitrogen kinetic isotope fractionations: some principles; illustration for the denitrification and nitrification processes. *Plant Soil* 62:413-430.
- McCutchan Jr. JH, Lewis Jr WM, Kendall C, McGrath CC (2003) Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* 102:378-390.
- Michener RH, Schell DM (1994) Stable isotope ratios as tracers in marine aquatic food webs. In: Lajtha K, Michener RH (eds) *Stable isotopes in ecology and environmental science*. Blackwell Scientific Oxford, pp. 138-157.
- Pennock JR, Velinsky DJ, Ludlam JM, Sharp JH, Fogel ML (1996) Isotopic fractionation of ammonium and nitrate during uptake by *Skeletonema costatum*: implications for $\delta^{15}\text{N}$ dynamics under bloom conditions. *Limnol Oceanogr* 32:1195-1213.
- Pinnegar JK, Polunin NVC (1999) Differential fractionation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ among fish tissues: implications for the study of trophic interactions. *Func Ecol* 13:225-231.
- Post DM (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods and assumptions. *Ecology* 83:703-718.
- Pruell R, Taplin BK, Lake JL, Jayaraman S (2006) Nitrogen isotope ratios in estuarine biota collected along a nutrient gradient in Narragansett Bay, Rhode Island, USA. *Mar Poll Bull* 52:612-620.
- Robinson D (2001) $\delta^{15}\text{N}$ as an integrator of the nitrogen cycle. *Trends Ecol Evol* 16(3):153-162.
- Scrimgeour CM, Gordon SC, Handley LL, Woodford JAT (1995) Trophic levels and anomalous $\delta^{15}\text{N}$ of insects on raspberry (*Rubus idaeus* L.). *Isotopes Environ Health Stud* 31:107-115.
- Shearer G, Kohl DH (1988) Estimates of N_2 fixation in ecosystems: the need for and basis of the ^{15}N natural abundance method. In: Rundel JR, Ehleringer JR, Nagy KA (eds) *Stable isotopes in ecological research*. Springer-Verlag, New York, pp. 342-374.
- Vander-Zanden MI, Rasmussen JB (1996) A trophic position model of pelagic food webs: impact on contaminant biomagnification in lake trout. *Ecol Monogr* 66:451-477.

- Vander-Zanden MJ, Cabana G, Rasmussen JB (1997) Comparing trophic position of freshwater fish calculated using stable nitrogen isotope ratios ($\delta^{15}\text{N}$) and literature dietary data. *Can J Fish Aquat Sci* 54:1142-1158.
- Yi X, Yang Y, Zhang X (2006) Modeling trophic positions of the alpine meadow ecosystem combining stable carbon and nitrogen isotope ratios. *Ecol Model* 193:801-808.