

Variación de la amplitud del nicho isotópico de tres especies de peces en un gradiente de disponibilidad de recursos

Isotopic niche width variation of three fish species in a resource availability gradient

Aldo Echeverría¹, Marc Pouilly² & Danny Rejas^{1*}

¹Unidad de Limnología y Recursos Acuáticos, Universidad Mayor de San Simón, Av. Ballivián 591, Cochabamba, Bolivia.

²Institut de Recherche pour le Développement – UMR BOREA, Museum National d’Histoire Naturelle, 61 rue Buffon F75006 Paris, Francia.

*Autor de correspondencia: danny.rejas@gmail.com

Resumen

Con el objetivo de estudiar el efecto de la disponibilidad de recursos sobre la amplitud del nicho trófico en peces de la Amazonia boliviana, comparamos los nichos isotópicos (como sustituto del nicho trófico) de tres especies de peces (*Acestrorhynchus altus*, *Hoplias malabaricus* y *Pygocentrus nattereri*) en un gradiente de disponibilidad de presas. Tomamos muestras de peces en lagos localizados en la llanura de inundación de los ríos Blanco (baja disponibilidad de presas), Iténez (disponibilidad intermedia) y San Martín (disponibilidad alta), analizamos los ratios de isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) y estimamos las elipses estándar y amplitud de nicho isotópico (área) empleando el paquete SIBER en R. *Acestrorhynchus altus* se comportó como un forrajero óptimo, mostrando un nicho isotópico más amplio a menor disponibilidad de presas y un nicho más estrecho en los sitios con disponibilidad intermedia y alta. *Pygocentrus nattereri* mostró un nicho más amplio a densidades de presa intermedias, y no encontramos efecto de la disponibilidad de presas sobre la amplitud del nicho trófico de *H. malabaricus*. Esto indica que, para estas dos especies, factores tales como la selectividad de presas, transparencia del agua, tamaño de la boca y hábitos alimenticios, podrían ser más importantes que la disponibilidad de presas para determinar la amplitud del nicho trófico.

Palabras clave: Amazonia, Bolivia, Ecología trófica, Isótopos estables, SIBER.

Abstract

To study the effect of resource availability on the trophic niche width of fishes in the Bolivian Amazon basin, we compared isotopic niche widths (as a surrogate for trophic niche) of three fish species (*Acestrorhynchus altus*, *Hoplias malabaricus* and *Pygocentrus nattereri*) in a gradient of prey availability. We sampled fishes in lakes located in the floodplain of the rivers Blanco (low prey availability), Iténez (intermediate prey availability) and San Martín (high prey availability), analyzed them for ratios of stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$), and estimated the standard ellipse and isotopic niche width using the SIBER package in R. *Acestrorhynchus altus* behaved as an optimal forager, showing wider isotopic niche where prey were less abundant, and less wide isotopic niche in rivers with intermediate and high prey availability. *P. nattereri* showed wider trophic niche at intermediate prey densities and *H. malabaricus* showed no effect of prey availability on isotopic niche width. This indicates that, for these species, factors such as prey selectivity, water transparency, mouth size or feeding habits, may be more important than prey availability in determining trophic niche width.

Key words: Amazonia, Bolivia, SIBER, Stable isotopes, Trophic ecology.

Recibido: 21.08.19, Aceptado: 05.12.19.

Introducción

El nicho ecológico es un concepto fundamental en ecología (Newsome *et al.* 2007), actualmente definido como un hipervolumen n-dimensional que puede ser representado por componentes biológicos y ambientales (Hutchinson 1957). El nicho trófico es uno de los principales componentes del nicho ecológico, pues ofrece información primaria sobre el uso de recursos (presas) y puede ser

relacionado con variables ambientales (hábitat). A menudo, se evalúa la amplitud del nicho trófico estudiando la diversidad de la dieta en el contenido gástrico (Hyslop 1980). Sin embargo, este método presenta limitaciones tales como la dificultad para medir con precisión la abundancia relativa de los distintos ítems, la falta de integración temporal de la información, y la imposibilidad

de incorporar la variabilidad en las tasas de asimilación de las presas (Bearhop *et al.* 2004, Inger *et al.* 2006, Robb *et al.* 2012).

El uso de la varianza de las señales isotópicas de los tejidos de los consumidores fue propuesto por Bearhop *et al.* (2004) como alternativa para medir la amplitud del nicho trófico, superando las limitaciones anteriormente mencionadas. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ proporcionan información sobre las fuentes de carbono utilizadas, mientras que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ indican el nivel trófico en el que se encuentra dicha especie (Fry 2006, Grey & Jackson 2012). Asimismo, ambas variables pueden ser utilizadas como los ejes principales dentro del nicho ecológico de Hutchinson (Jackson *et al.* 2011), representando los componentes biológicos y ambientales en un espacio bidimensional denominado “nicho isotópico” (Newsome *et al.* 2007).

Varios estudios han tratado de determinar el efecto de la disponibilidad de recursos sobre la amplitud del nicho isotópico, mostrando que estas variables pueden estar directa (Brush *et al.* 2014) o inversamente relacionadas (Young & Ferguson 2014), pero también que la amplitud del nicho puede ser independiente de la disponibilidad de recursos (Jayasinghe *et al.* 2014). Una relación directa (positiva) entre disponibilidad de recursos y amplitud del nicho puede ser explicada por la teoría clásica de la competencia, que establece que la coexistencia entre especies es sobrellevada a través de la diferenciación de nichos (o segregación), que reduce la competencia (Pianka 1974, Pianka 1976). La teoría clásica de la competencia predice que la amplitud del nicho será menor cuando los recursos sean escasos y mayor cuando los recursos sean abundantes. Por otro lado, una relación inversa concuerda con la teoría del forrajeo óptimo (MacArthur & Pianka 1966, Townsend & Winfield 1985, Rooney *et al.* 2006), que sugiere que los animales son capaces de elegir sus recursos con el fin de maximizar la ganancia neta de energía en el menor tiempo posible. En este sentido, la teoría del forrajeo óptimo predice que los organismos poseerán nichos isotópicos más estrechos en condiciones favorables, debido a un proceso de especialización relacionado a la gran oferta alimenticia disponible. Cuando la disponibilidad de recursos disminuye, la amplitud de nicho incrementa debido a que el forrajeador se ve obligado a usar la mayor variedad de recursos para sobrevivir. Por último, la ausencia de relación entre la disponibilidad de los recursos y la amplitud del nicho responde a la teoría de la inflexibilidad (Connor & Simberloff 1983, Correa & Winemiller 2014), que sugiere que las variaciones de la amplitud del nicho no pueden ser explicadas sólo por la disponibilidad de recursos, pues existen otros factores externos que la determinan.

La parte alta de la cuenca amazónica presenta un amplio rango de variación de productividad primaria y secundaria. Al mismo tiempo, existen varias especies de peces con amplia distribución (Rejas & Maldonado 2000, Pouilly *et al.* 2004) que, como consecuencia, habitan en un amplio rango de variación de disponibilidad de recursos. Esto proporciona el marco ideal para determinar el efecto de la disponibilidad de recursos sobre la amplitud del nicho isotópico de tres especies de peces piscívoros de amplia distribución en las tierras bajas bolivianas: *Acestrorhynchus altus*, *Hoplias malabaricus* y *Pygocentrus nattereri*.

Partiendo de esa base conceptual, se plantearon tres hipótesis alternativas para explicar las variaciones de la amplitud del nicho isotópico de esas tres especies en tres sistemas acuáticos diferenciados por su disponibilidad de recursos: *i*) La amplitud del nicho será mayor en ambientes con mayor disponibilidad de presas (teoría de competencia clásica); *ii*) la amplitud de nicho se verá reducida en ambientes con mayor disponibilidad de presas (teoría del forrajeo óptimo) y *iii*) las variaciones en la amplitud del nicho serán independientes de la disponibilidad de recursos (teoría de la inflexibilidad).

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en los ríos Blanco (aguas blancas), Iténez (aguas claras) y San Martín (aguas mixtas), localizados en la cuenca del río Iténez (noreste de Bolivia) que abarca alrededor de 300.000 km² en territorios de Brasil y Bolivia, con altitudes que varían entre 126-200 m y una temperatura media de 27°C. La precipitación anual es de 1.400 mm con períodos de lluvias (diciembre a mayo) y seco (junio a noviembre) claramente diferenciados (Pouilly *et al.* 2012). Los peces se capturaron en dos lagunas de la llanura de inundación de cada río: Zacarías (13°16'S-63°43'W) y La Granja (13°16'S-63°43'W) en el río Blanco; Curichá (12°37'S-63°26'W) y Negra (12°38'S-63°25'W) en el río Iténez; Cambarazal (13°18'S-63°37'W) y Redonda (13°18'S-63°33'W) en el río San Martín (Fig. 1). El río Blanco discurre a través de la llanura aluvial por lo que acumula y transporta gran carga de material sedimentario. Presenta aguas turbias con gran cantidad de material en suspensión, característico de ríos de orígenes andinos de aguas blancas (Maldonado & Goitia 2011). Los ríos Iténez y San Martín drenan principalmente zonas del Escudo Brasileño, compuestas por rocas metamórficas de lenta erosión; tienen poca carga sedimentaria, y concentraciones menores de nutrientes respecto al río Blanco. Sin embargo, la productividad primaria en ambos ríos es mayor respecto a la del río Blanco debido a su mayor transparencia (López Siangas *et al.* 2012). Pouilly & Camacho (2011) realizaron capturas con una batería de redes igual a la descrita más adelante, mostrando que existe un gradiente de disponibilidad de recursos para los peces piscívoros en estos tres ríos (presas: peces con longitud estándar ≤ 20 cm).

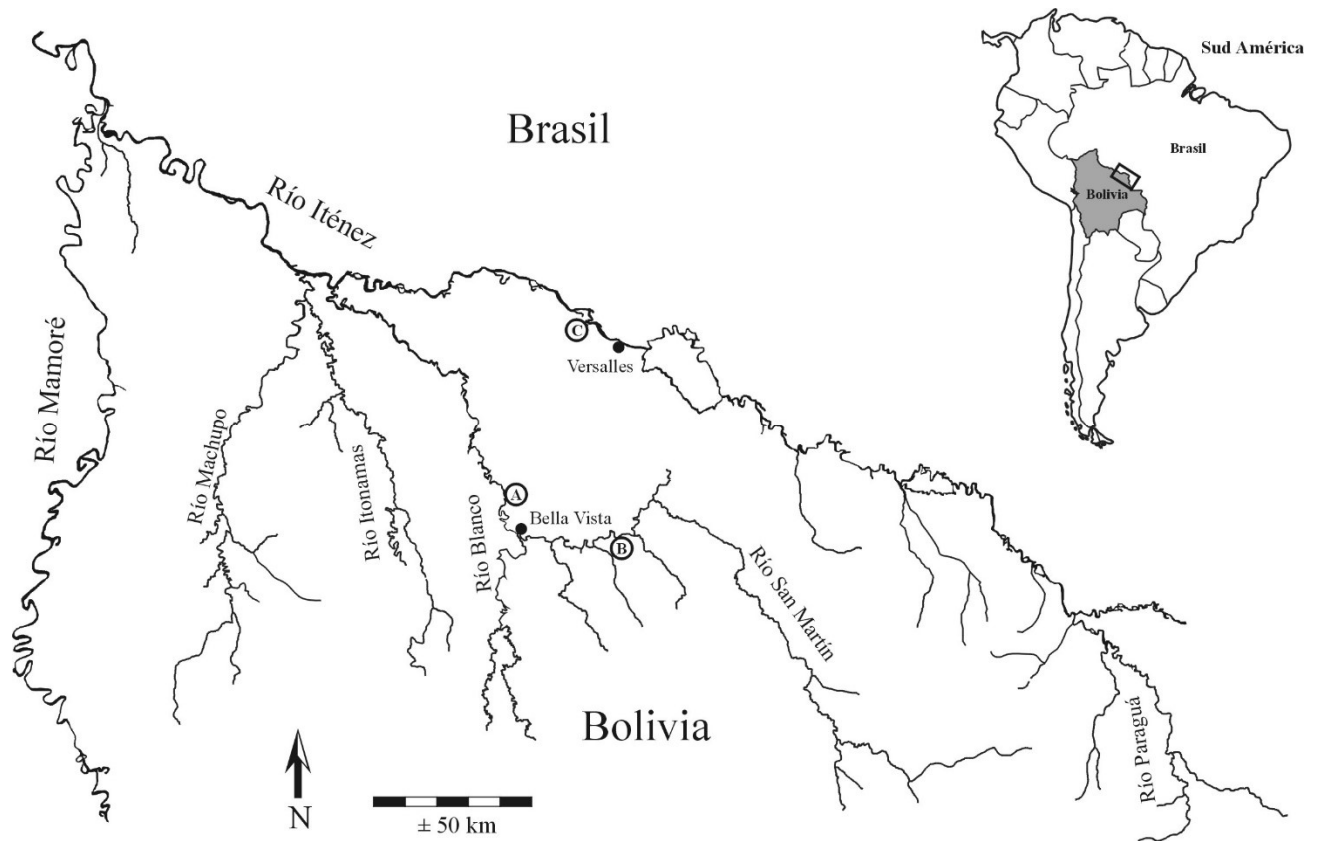


Figura 1. Localización de los ríos Blanco, Iténez y San Martín. Los sitios de muestreo se encuentran en las cercanías de las poblaciones de Versailles (Río Iténez) y Bella Vista (Ríos Blanco y San Martín). A, B y C señalan la localización aproximada de las lagunas.

El río Blanco presenta la menor disponibilidad de presas ($X = 528$ CPUE), el río Iténez muestra disponibilidad intermedia (867 CPUE) y la mayor disponibilidad de presas se observa en el río San Martín (1.249 CPUE).

Métodos

El material fue colectado durante la temporada seca, en tres muestreos en el río Iténez (junio, septiembre y noviembre), y en seis muestreos en los ríos Blanco y San Martín (mensualmente, de junio a noviembre). Todas las lagunas se encuentran cerca al canal principal del río (entre 50 a 200 m), se conectan al río durante el período de inundación, pero se encuentran aisladas durante el período seco. El diseño de muestreo asegura que los peces capturados habitaron las lagunas al menos dos meses, tiempo superior al tiempo medio de vida de los isótopos en el tejido muscular (Tieszen *et al.* 1983).

Las capturas se realizaron en el marco de un estudio más amplio que incluyó varias otras especies de peces, por lo cual se utilizó una batería de redes agalleras (2.5 m de altura x 25 m de largo) con 20, 25, 30, 35, 40 y 50 mm entre nudos (Pouilly & Camacho 2011). Los peces fueron identificados y se midió la longitud estándar (LE); muestras de 4-5 g de tejido muscular fueron tomadas de la región dorsal, colocadas individualmente en tubos de plástico y congeladas. En laboratorio las muestras fueron liofilizadas,

pulverizadas y envasadas en cápsulas de estaño. Los análisis de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ fueron realizados en el laboratorio de la UC Davis (Stable Isotope Facility laboratory, Davis, California). Para este estudio empleamos muestras de especímenes adultos. El criterio utilizado para la elección del tamaño fue la talla de madurez sexual. Por tanto, analizamos muestras de individuos de *A. altus* LE ≥ 149 mm (Dieb-Magalhães *et al.* 2015), *H. malabaricus* LE ≥ 139 mm (Marques *et al.* 2007) y *Pygocentrus nattereri* LE ≥ 140 mm (Duponchelle *et al.* 2007).

Los ratios de los isótopos fueron expresados en partes por mil (‰) en relación con estándares internacionales: PD Belemnita (PDB) para el carbono y nitrógeno atmosférico para el nitrógeno. Los ratios isotópicos se definen como:

$$\delta^{15}\text{N} \text{ o } \delta^{13}\text{C} = \left[\left(\frac{R_{\text{(muestra)}}}{R_{\text{(estándar)}}} \right) - 1 \right] \times 10^3$$

Donde, $R = {}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$ o ${}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$ (Fry 2006).

Puesto que la amplitud del nicho isotópico puede ser afectada por el tamaño de los peces, para cada especie comparamos las medias de longitud estándar de las poblaciones de los tres ríos mediante ANOVAs. Empleamos análisis de regresión lineal para explorar la relación entre el tamaño de los peces (LE) y las señales de ${}^{13}\text{C}$ y ${}^{15}\text{N}$.

Para comparar la amplitud de nicho de cada par de poblaciones, se utilizó la función de estimado posterior del paquete SIBER (*Stable Isotope Bayesian Ellipses in R*). El programa calcula primero la elipse estándar que describe los datos en el espacio $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ para cada población y el área de esta elipse (Standard Ellipse Area, SEA). Posteriormente, realizamos una corrección aritmética de la elipse (SEA_c) para número pequeño de muestras ($n < 30$). Finalmente, el programa calcula un “estimado posterior” que se emplea para construir una Elipse Posterior y sus parámetros derivados, específicamente el área (SEA_b). El proceso produce un rango de valores probables para el parámetro calculado, reflejando la incertidumbre en el estimador. Estos valores estimados permiten la comparación de la amplitud de nicho de pares de poblaciones, determinando la probabilidad de que dos áreas de nicho sean diferentes mediante inferencia Bayesiana (Young *et al.* 2017). Todos los análisis estadísticos fueron realizados en el programa de software libre R 3.0.3 (R Core Team 2014).

Resultados

Analizamos un total de 306 muestras de peces: 73 de *A. altus*, 120 de *H. malabaricus* y 113 de *P. nattereri*. Para cada

población, analizamos al menos 20 individuos, excepto para la población de *A. altus* del río Blanco, de la que solamente obtuvimos muestras de 12 individuos. El número de individuos, longitud estándar media y los ratios isotópicos de ^{13}C y ^{15}N de las poblaciones estudiadas se muestran en la tabla 1.

La media de LE de la población de *A. altus* del río San Martín fue significativamente mayor que las medias de LE de las poblaciones de esta especie en los ríos Blanco e Iténez (ANOVA, $p < 0.01$, Tukey, valores de $p < 0.05$; Fig. 2a). No existieron diferencias significativas entre estas dos últimas poblaciones (Tukey, $p=0.74$). La media de LE de la población de *H. malabaricus* del río Iténez fue significativamente menor respecto a las medias de LE de las poblaciones de esta especie en los ríos Blanco y San Martín (ANOVA, $p < 0.001$; Tukey, valores de $p < 0.01$), no existiendo diferencias significativas entre las poblaciones de estos últimos dos ríos (Tukey, $p=0.71$; Fig. 2b). Por último, no encontramos diferencias significativas entre las medias de LE de las poblaciones de *P. nattereri* de los tres ríos estudiados (ANOVA, $p=0.99$; Fig. 2c).

Tabla 1. Media, desviación estándar (DE) y rango (Min-Max) de la longitud estándar (LE), ratios isotópicos ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$), y coeficientes de determinación (R^2) de la regresión lineal entre el tamaño (LE) y los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. Se muestran los datos de las poblaciones de *A. altus*, *H. malabaricus* y *P. nattereri* en los ríos Blanco, Iténez y San Martín.

	n	LE (mm)		$\delta^{13}\text{C}$ (‰)		R^2	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)		R^2
		Media \pm DE	Min-Max	Media \pm DE	Min-Max		Media \pm DE	Min-Max	
<i>A. altus</i>									
Blanco	12	183.9 \pm 24.1	153-224	-28.3 \pm 2.4	-31.0;-24.3	0.29	8.7 \pm 0.8	7.3; 10.1	0.20
Iténez	41	190.2 \pm 27.6	150-250	-32.8 \pm 1.3	-35.7;-29.4	0.08	9.1 \pm 0.4	8.1; 9.8	0.14
San Martín	20	211.3 \pm 24.5	162-251	-25.9 \pm 1.4	-28.8;-23.6	0.14	8.5 \pm 0.6	7.7; 10	0.24
<i>H. malabaricus</i>									
Blanco	26	300.0 \pm 53.8	215-410	-28.5 \pm 1.5	-30.5;-24.5	0.10	9.6 \pm 0.8	8.1; 10.9	0.21
Iténez	62	257.6 \pm 54.4	150-365	-31.6 \pm 1.6	-35.4;-26.7	0.03	9.1 \pm 0.7	6.9; 10.9	0.05
San Martín	32	311.8 \pm 65.4	215-456	-26.7 \pm 1.5	-31.4;-23.3	0.06	8.8 \pm 0.7	7.2; 10.1	0.08
<i>P. nattereri</i>									
Blanco	20	202.2 \pm 19.2	165-243	-28.6 \pm 0.7	-30.3;-27.5	0.37	10.4 \pm 0.4	9.8; 11.3	0.04
Iténez	70	202.3 \pm 35.0	151-366	-30.6 \pm 1.5	-38.4;-26.2	0	9.8 \pm 0.7	6.3; 11.4	0.47
San Martín	23	202.0 \pm 21.5	161-250	-26.4 \pm 1.2	-28.8;-24.2	0.04	9.4 \pm 0.5	8.5-10.6	0.02

No encontramos relaciones significativas entre el tamaño de los peces (LE) y las señales isotópicas de ^{13}C o ^{15}N para ninguna de las poblaciones estudiadas en los tres ríos (R^2 entre 0.04 y 0.47, $p > 0.05$, tabla 1).

La amplitud del nicho isotópico (medida como SEA_b) de la población de *A. altus* del río Blanco (4.99‰²) fue

significativamente mayor que las de las poblaciones de esta especie en los ríos San Martín (2.77‰²; $p=0.95$) e Iténez (1.82 ‰²; $p=0.99$) (Fig. 3). No existieron diferencias significativas entre las poblaciones de los ríos San Martín e Iténez ($p=0.93$). No encontramos diferencias significativas de amplitud de nicho isotópico ($p < 0.95$) entre las poblaciones de *H. malabaricus* de los ríos Blanco

(3.36‰²), Iténez (3.61‰²) y San Martín (3.11‰²). La amplitud del nicho isotópico de *P. nattereri* fue significativamente mayor en la población del río Iténez (3.41‰²) que en las poblaciones de los ríos Blanco

(0.87‰²; $p = 1$) y San Martín (1.69‰²; $p = 1$). No encontramos diferencias significativas entre las poblaciones de *P. nattereri* de los ríos Blanco y San Martín ($p=0.82$).

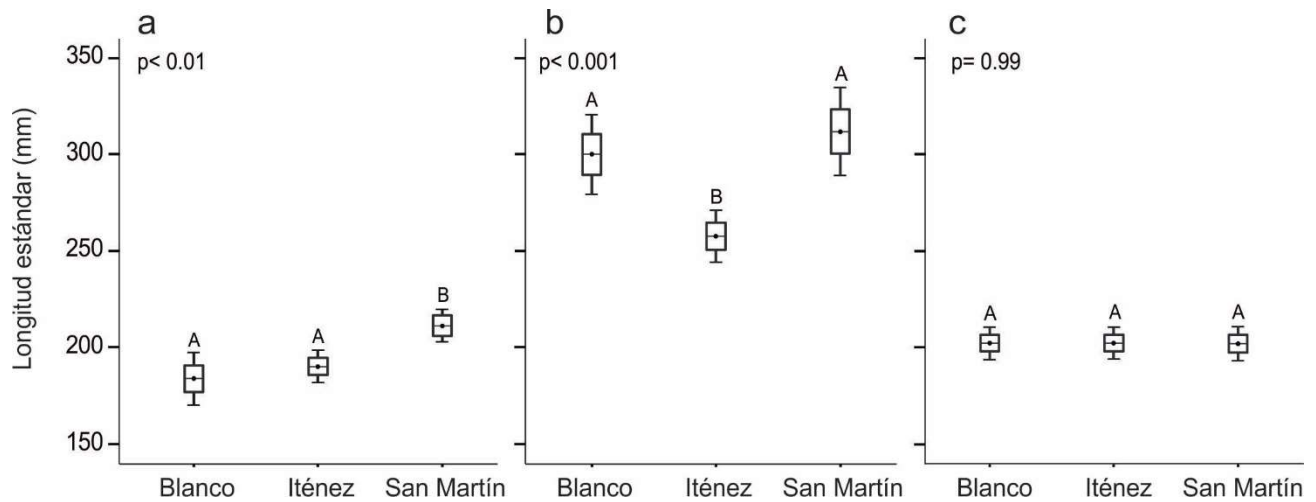


Figura 2. Medias de longitud estándar de a) *Acestrorhynchus altus*, b) *Hoplias malabaricus* y c) *Pygocentrus nattereri* en los ríos Blanco, Iténez y San Martín. Los límites de la caja representan el error estándar, y las barras de error los intervalos de confianza al 95%. Letras diferentes indican medias de longitud estándar significativamente diferentes entre ríos (prueba de Tukey).

Discusión

Las señales isotópicas de ¹³C de las tres especies estudiadas mostraron valores menores en el río Iténez, intermedios en río Blanco y mayores en el San Martín. Las variaciones isotópicas de ¹³C se originan en productores primarios: en general las macrófitas acuáticas con vía fotosintética C₄ son la fuente de carbono más enriquecida (alrededor de -13‰), el fitoplancton es la fuente de carbono más empobrecida (-33‰ o menos) y las plantas terrestres y macrófitas con vía fotosintética C₃ varían entre -25‰ y -30‰ (Manetta *et al.* 2003, Mortillaro *et al.* 2015, Rejas 2018). Los valores medios de ¹³C encontrados en las poblaciones de los tres ríos estudiados, presentan una variación entre -32.8 y -25.9, lo que corresponde a una cadena trófica mayormente basada en productores primarios con vía fotosintética C₃. La señal empobrecida de ¹³C observada en el río Iténez podría deberse al uso de fuentes alternativas de carbono que tienen usualmente valores más empobrecidos de ¹³C, tales como perifiton (Pouilly *et al.* 2013) o bacterias metanótrofas (Rejas 2018).

Por otro lado, los valores medios de ¹⁵N de las tres especies (entre 8.5 y 10.4‰) son similares a los encontrados en otros estudios realizados en estas especies (Pouilly *et al.* 2013, Mortillaro *et al.* 2015, Carvalho *et al.* 2018) y se encuentran dentro del rango encontrado para especies piscívoras de la Amazonia (Rejas 2018). Los rangos de

variación de ¹⁵N fueron estrechos para las tres especies estudiadas, y están por debajo del rango de variación estimado para un nivel trófico (+2.80 ± 0.40‰ para muestras de músculo sin tratamiento para extracción de lípidos; McCutchan *et al.* 2003), lo que confirma que las tres especies estudiadas son piscívoras especialistas.

Relación entre la longitud del pez y la amplitud del nicho isotópico

Debido a que las tasas de fraccionamiento del ¹³C a lo largo de la cadena trófica son relativamente pequeñas (+1.30 ± 0.30‰ en cada nivel trófico, McCutchan *et al.* 2003), en general, a nivel poblacional no existe correlación entre el tamaño de los peces y los valores de ¹³C a menos que exista un cambio drástico en la dieta a lo largo del ciclo de vida (Tieszen *et al.* 1983), pues individuos de distintos tamaños suelen alimentarse en base a presas que utilizan las mismas fuentes de carbono (Overman & Parrish 2001). Por otro lado, debido a su factor constante de fraccionamiento (Jepsen & Winemiller 2002), puede existir un efecto de la longitud de los peces sobre su señal de ¹⁵N (Gu *et al.* 1996a, b, Beaudoin *et al.* 1999, Overman & Parrish 2001). En el presente trabajo, pese a que encontramos diferencias significativas de longitud estándar entre poblaciones de *A. altus* y *H. malabaricus*, estas diferencias no tuvieron efecto sobre las señales isotópicas de ¹³C y ¹⁵N y por tanto sobre la amplitud del nicho isotópico.

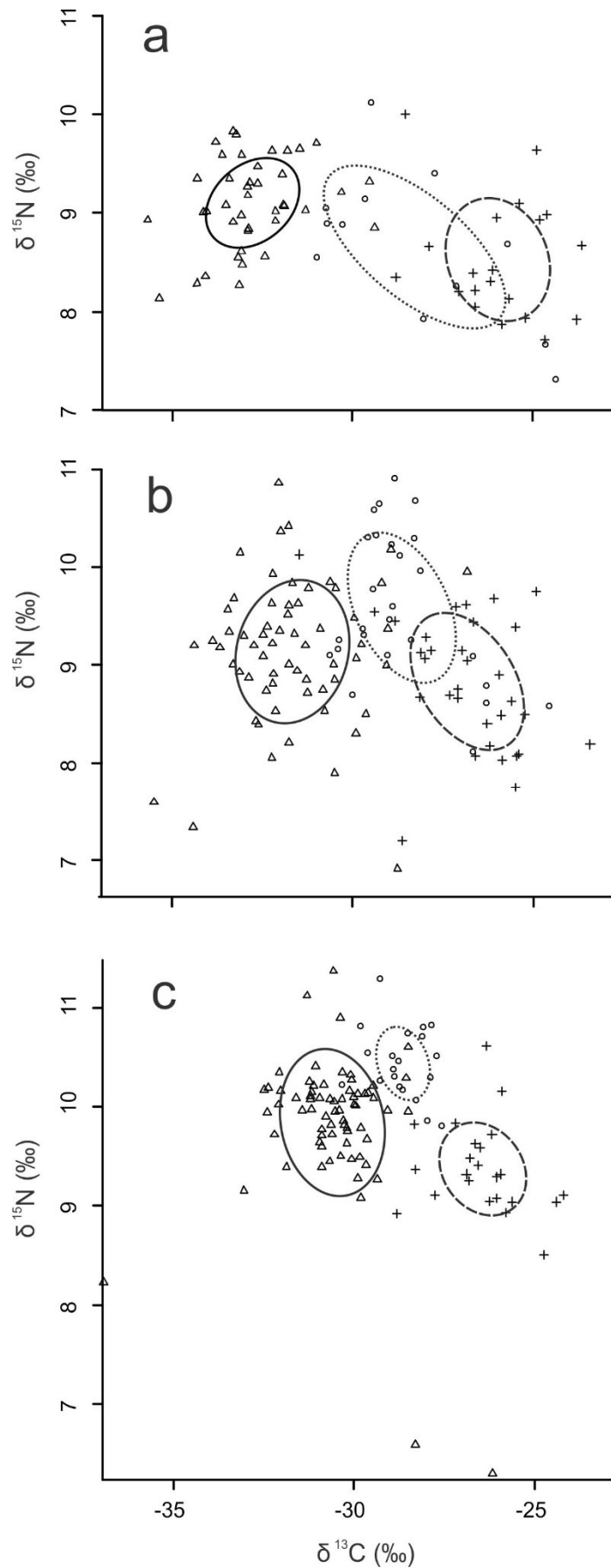


Figura 3. Nicho isotópico de a. *Acetrorhynchus altus*, b. *Hoplias malabaricus* y c. *Pygocentrus nattereri* en los ríos Blanco (círculos, línea punteada), Iténez (triángulos, línea entera) y San Martín (cruces, línea segmentada).

Disponibilidad de recursos y amplitud de nicho

La amplitud de nicho de *A. altus* fue mayor en el río con menor disponibilidad de presas (río Blanco) y disminuyó en los ríos con disponibilidad intermedia y alta. Este patrón nos lleva a la conclusión de que *A. altus* es un forrajeador óptimo, que elige las presas con mayor valor energético cuando ellas están disponibles. Como consecuencia tiende a especializarse y reducir su nicho trófico/isotópico cuando aumenta la cantidad de presas y tiende a ser más generalista/oportunista cuando la cantidad de presas disminuye. Estudios previos respaldan esta conclusión, pues mencionan que *A. altus* es un pez principalmente carnívoro, que en condiciones de escasez de recursos es capaz de consumir una gran cantidad de ítems alimenticios tales como escamas de peces, e invertebrados como camarones y moluscos (Rocha *et al.* 2011, Neuhaus *et al.* 2016). Por otro lado, Cantanhêde *et al.* (2008) encontraron que el nicho trófico de *A. altus* se redujo al aumentar la disponibilidad de presas. Luego de la formación del embalse el Manso (Brasil), las densidades del pequeño pez *Moenkhausia dichrourea* incrementaron, convirtiéndose esta especie en la presa principal para *A. altus*.

Dentro del rango estudiado, la amplitud del nicho isotópico de *H. malabaricus* fue independiente de la disponibilidad de presas, es decir que se comporta de acuerdo a lo establecido en la teoría de la inflexibilidad. Ciertas características de esta especie, tales como sus hábitos sedentarios (De Almeida *et al.* 1997), selectividad por peces pelágicos (Characidae, Poecilidae) en su alimentación (Corrêa *et al.* 2012) y tamaño de presas limitado por el tamaño de su boca (Prejs 1987), la hacen una especie especializada. Estas características determinan que su amplitud de nicho isotópico sea limitada, y posiblemente las presas obtenidas por *H. malabaricus* no reflejen la disponibilidad total de presas presente en su medio ambiente. Sin embargo, no podemos descartar que en un gradiente más amplio de disponibilidad de presas, pueda existir un cambio en los hábitos alimenticios en esta especie. De hecho, nuestros resultados difieren de los registrados por Luz-Agostinho *et al.* (2008), quienes mencionan que tras la construcción de una represa, la disminución de hábitats, presas y refugios tuvo como efecto un cambio en la dieta, y un aumento en la amplitud del nicho trófico de *H. malabaricus* por la inclusión de varios ítems, como el camarón (*Macrobrachium amazonicum*) y algunas especies de *Gymnotus*. Los valores de SEAc encontrados en nuestro trabajo (3.11-3.61‰²) fueron menores que los registrados para otras especies del género *Hoplias* en la cuenca del río Paraná (3.8-5.2‰²; (Philippsen *et al.* 2015). Lo que indica que *H. malabaricus* es especialista en comparación con otras especies del mismo género.

De la misma manera, aunque la amplitud de nicho isotópico de *P. nattereri* fue mayor en el río Iténez que en los ríos Blanco y San Martín, no encontramos un patrón respecto a la disponibilidad de recursos. Al igual que las dos anteriores, *P. nattereri* es una especie predominantemente piscívora, los peces representan más del 90% de su contenido gástrico (Novakowski *et al.* 2008, Ferreira *et al.* 2014) lo que sugiere un alto grado de especialización, que se verá reflejado en un nicho isotópico reducido (Sa-Oliveira *et al.* 2014). Varios estudios han encontrado que el nicho de *P. nattereri* es menor al de otros piscívoros (Novakowski *et al.* 2008, Ferreira *et al.* 2014), lo que coincide con nuestros resultados, particularmente en los ríos Blanco y San Martín.

El éxito de los peces piscívoros en la captura de sus presas estará influenciado por su dependencia del sentido de la vista (Rodríguez & Lewis Jr. 1997), transparencia del agua (Montenegro *et al.* 2013), selectividad de presas (Corrêa *et al.* 2012) y tamaño de la boca (Prejs 1987). Todos estos factores harán que la disponibilidad de presas para un individuo de una especie determinada, sea diferente de la disponibilidad estimada mediante determinado método de captura.

Conclusiones

En síntesis, hemos observado un efecto de la disponibilidad de presas sobre la amplitud del nicho isotópico en *A. altus* (forrajeo óptimo), mientras que no existió un efecto sobre los nichos isotópicos de *H. malabaricus* y *P. nattereri* (teoría de la inflexibilidad). Las tres especies presentan un nicho relativamente estrecho, confirmando resultados obtenidos por ecomorfología (Pouilly *et al.* 2003). Nuestros resultados sugieren que la amplitud del nicho isotópico de estas últimas dos especies depende de múltiples factores más complejos que simplemente la disponibilidad de presas.

Agradecimientos

Este trabajo fue financiado parcialmente por el IRD mediante el proyecto “Trophic Ecology of Amazonian Aquatic Systems” (JEA-EMAA) y por ASDI mediante el proyecto C-26 “Impacto del pez invasor Paiche (*Arapaima gigas*) sobre peces nativos de la Amazonia boliviana”.

Referencias

- De Almeida, V.L.L., N.S. Hahn & A.E.A. de M. Vazzoler. 1997. Feeding patterns in five predatory fishes of the high Paraná River floodplain (PR, Brazil). *Ecology of Freshwater Fish* 6(3): 123-133.
- Bearhop, S., C.E. Adams, S. Waldron, R.A. Fuller & H. Macleod. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology* 73(5): 1007-1012.
- Beaudoin, C.P., W.M. Tonn, E.E. Prepas & L.I. Wassenaar. 1999. Individual specialization and trophic adaptability of northern pike (*Esox lucius*):

- an isotope and dietary analysis. *Oecologia* 120(3): 386-396.
- Brush, J.M., M. Power, K.D. Clarke & C.J. Pennell. 2014. The impact of low flow on riverine food webs in south-central Newfoundland. *River Research and Applications* 31(9): 1082-1092.
- Cantanhêde, G., N.S. Hahn, R. Fugi & É.A. Gubiani. 2008. Alterations on piscivorous diet following change in abundance of prey after impoundment in a Neotropical river. *Neotropical Ichthyology* 6(4): 631-636.
- Carvalho, F., M. Power, B.R. Forsberg, L. Castello, E.G. Martins & C.E.C. Freitas. 2018. Trophic Ecology of *Arapaima* sp. in a ria lake—river—floodplain transition zone of the Amazon. *Ecology of Freshwater Fish* 27(1): 237-246.
- Connor, E.F. & D. Simberloff. 1983. Interspecific competition and species co-occurrence patterns on islands: null models and the evaluation of evidence. *Oikos* 41(3): 455-465.
- Corrêa, F., M.C. Claudino, R.F. Bastos, S. Huckembeck & A.M. Garcia. 2012. Feeding ecology and prey preferences of a piscivorous fish in the Lagoa do Peixe National Park, a Biosphere Reserve in Southern Brazil. *Environmental biology of fishes* 93(1): 1-12.
- Correa, S.B. & K.O. Winemiller. 2014. Niche partitioning among frugivorous fishes in response to fluctuating resources in the Amazonian floodplain forest. *Ecology*. 95(1): 210-224.
- Dieb-Magalhães, L., A.C. Florentino & M.G.M. Soares. 2015. Length–weight relationships and length at first maturity for nine fish species of floodplain lakes in Central Amazon (Amazon Basin, Brazil). *Journal of applied ichthyology* 31(6): 1182-1184.
- Duponchelle, F., F. Lino, N. Hubert, J. Panfili, J. Renno, E. Baras, J.-P. Torrico, R. Dugué & J. Nunez. 2007. Environment-related life-history trait variations of the red-bellied piranha *Pygocentrus nattereri* in two river basins of the Bolivian Amazon. *Journal of Fish Biology* 71(4): 1113-1134.
- Ferreira, F.S., W. Vicentin, F.E. Dos S. Costa & Y.R. Suárez. 2014. Trophic ecology of two piranha species, *Pygocentrus nattereri* and *Serrasalmus marginatus* (Characiformes, Characidae), in the floodplain of the Negro River, Pantanal. *Acta Limnologica Brasiliensia* 26(4): 381-391.
- Fry, B. 2006. *Stable isotope ecology*. Springer, Nueva York.
- Grey, J. & M.C. Jackson. 2012. “Leaves and eats shoots”: direct terrestrial feeding can supplement invasive red swamp crayfish in times of need. *PLoS One* 7: e42575.
- Gu, B., C.L. Schelske & M.V. Hoyer. 1996a. Intrapopulation Feeding Diversity in Blue Tilapia: Evidence from Stable-Isotope Analyses. *Ecology* 78(7): 2263-2266.
- Gu, B., C.L. Schelske & M.V. Hoyer. 1996b. Stable isotopes of carbon and nitrogen as indicators of diet and trophic structure of the fish community in a shallow hypereutrophic lake. *Journal of fish biology* 49(6): 1233-1243.
- Hutchinson, G.E. 1957. Cold spring harbor symposium on quantitative biology. Concluding remarks 22: 415–427.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *Journal of fish biology* 17(4): 411-429.
- Inger, R., G.D. Ruxton, J. Newton, K. Colhoun, J.A. Robinson, A.L. Jackson & S. Bearhop. 2006. Temporal and intrapopulation variation in prey choice of wintering geese determined by stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology* 75(5): 1190-1200.
- Jackson, A.L., R. Inger, A.C. Parnell & S. Bearhop. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER – Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology* 80(3): 595-602.
- Jayasinghe, U.A.D., G. Emili, Z. Li, W. Li, T. Zhang & J. Liu. 2015. Co-occurring bighead and silver carps show similar food preference but different isotopic niche overlap in different lakes. *Environmental Biology of Fishes* 98(4): 1185-1199.
- Jepsen, D.B. & K.O. Winemiller. 2002. Structure of tropical river food webs revealed by stable isotope ratios. *Oikos* 96(1): 46-55.
- López Siangas, E., M. Pouilly, A. Vallejos, T. Pérez & D. Rejas. 2012. Effect of water quality on growth of four fish species in the Iténez basin (Upper Madera, Amazon). *Environmental Biology of Fishes* 95(3): 371-381.
- Luz-Agostinho, K.D.G., A.A. Agostinho, L.C. Gomes & H.F. Júlio. 2008. Influence of flood pulses on diet composition and trophic relationships among piscivorous fish in the upper Paraná River floodplain. *Hydrobiologia* 607(1): 187.
- Macarthur, R.H. & E.R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist* 100(916): 603-609.
- Maldonado, M. & E. Goitia. 2011. La cuenca del río Iténez en Bolivia: descripción ecológica. Aguas del Iténez o Guaporé: recursos hidrobiológicos de un patrimonio binacional (Bolivia y Brasil). Edit. INIA, Cochabamba.
- Manetta, G.I., E. Benedito-Cecilio & M. Martinelli. 2003. Carbon sources and trophic position of the main species of fishes of Baía River, Paraná River floodplain, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 63(2): 283-290.
- Marques, C., A.S. Braun & N.F. Fontoura. 2007. Estimativa de tamanho de primeira maturação a

- partir de dados de IGS: *Oligosarcus jenynsii*, *Oligosarcus robustus*, *Hoplias malabaricus*, *Cyphocharax voga*, *Astyanax fasciatus* (Characiformes), *Parapimelodus nigribarbis*, *Pimelodus maculatus*, *Trachelyopterus lucenai*, *Hoplosternum littorale*, *Loricariichthys anus* (Siluriformes) e *Pachyurus bonariensis* (Perciformes) no Lago Guaíba e Laguna Dos Patos, RS. *Biociências* 15(2): 230-256.
- McCutchan Jr, J.H., W.M. Lewis Jr., C. Kendall & C.C. Mc Grath. 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* 102(2): 378–390.
- Montenegro, A.K.A., A.C.B. Vieira, M.M.L. Cardoso, J.E.R.T. De Souza & M.C. Crispim. 2013. Piscivory by *Hoplias* aff. *malabaricus* (Bloch, 1794): a question of prey availability?. *Acta Limnologica Brasiliensia* 25(1): 68-78.
- Mortillaro, J.M., M. Pouilly, M. Wach, C.E.C. Freitas, G. Abril & T. Meziane. 2015. Trophic opportunism of central Amazon floodplain fish. *Freshwater Biology* 60(8): 1659-1670.
- Neuhaus, E.B., D.A. Antonetti & U.H. Schulz. 2016. The invasive fish *Acestrorhynchus pantaneiro* Menezes, 1992 in Southern Brazil: Occurrence and food niche overlap with two native species. *Journal of Applied Ichthyology* 32(6): 1107-1112.
- Newsome, S.D., C. Martinez Del Rio, S. Bearhop & D.L. Phillips. 2007. A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5(8): 429-436.
- Novakowski, G.C., N.S. Hahn & R. Fugli. 2008. Diet seasonality and food overlap of the fish assemblage in a pantanal pond. *Neotropical Ichthyology* 6(4): 567-576.
- Overman, N.C. & D.L. Parrish. 2001. Stable isotope composition of walleye: ^{15}N accumulation with age and area-specific differences in $\delta^{13}\text{C}$. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58(6): 1253-1260.
- Philippson, J.S., M. Hauser & E. Bedito. 2015. Isotopic niches of sympatric native and exotic fish species in a Neotropical floodplain. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 87(2): 825-833.
- Pianka, E.R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 71(5): 2141-2145.
- Pianka, E.R. 1976. Competition and niche theory. pp.114-141. En: May, R. (ed.) *Theoretical ecology: principles and applications*. WB Saunders, Philadelphia.
- Pouilly, M. & J. Camacho. 2011. Composición de la comunidad de peces en la cuenca del río Iténez (Bolivia). pp 159–171. En: Van Damme P.A., M. Maldonado, M. Pouilly, and C. Doria (Eds.) *Agua del Iténez o Guaporé: recursos hidrobiológicos de un patrimonio binacional (Bolivia y Brasil)*. Editorial INIA, Cochabamba.
- Pouilly, M., F. Lino, J.G. Bretenoux & C. Rosales. 2003. Dietary-morphological relationships in a fish assemblage of the Bolivian Amazonian floodplain. *Journal of Fish Biology* 62(5): 1137–1158.
- Pouilly, M., T. Pérez, D. Rejas, F. Guzman, G. Crespo, J.-L. Duprey & J.R.D. Guimarães. 2012. Mercury bioaccumulation patterns in fish from the Iténez river basin, Bolivian Amazon. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 83: 8-15.
- Pouilly, M., D. Rejas, T. Pérez, J.L. Duprey, C.I. Molina, C. Hubas & J.R.D. Guimarães. 2013. Trophic structure and mercury biomagnification in tropical fish assemblages, Iténez River, Bolivia. *PLoS ONE* 8(5): e65054.
- Pouilly, M., T. Yunoki, C. Rosales & L. Torres. 2004. Trophic structure of fish assemblages from Mamoré River floodplain lakes (Bolivia). *Ecology of Freshwater Fish* 13(4): 245–257.
- Prejs, A. 1987. Risk of predation and feeding rate in tropical freshwater fishes: field evidence. *Oecologia* 72(2): 259-262.
- R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. <http://www.R-project.org>
- Rejas, D. 2018. Trophic structure of a floodplain fish assemblage in the upper Amazon basin, Bolivia. *Revista de biología tropical* 66(3): 91-99
- Rejas, D. & M. Maldonado. 2000. Variaciones espacio-temporales de la composición de la comunidad de peces de una laguna de la várzea del río Ichilo (Cochabamba, Bolivia). *Revista Boliviana de Ecología y Conservación* 7: 37–46.
- Robb, G.N., S. Woodborne & N.C. Bennett. 2012. Subterranean Sympatry: An Investigation into diet using stable isotope analysis. *PLoS ONE* 7(11): e48572.
- Rocha Da, A.A.F., N.C.L. Dos Santos, G. De Araújo Pinto, T. Do Nascimento Medeiros & W. Severi. 2011. Diet composition and food overlap of *Acestrorhynchus britskii* and *A. lacustris* (Characiformes: Acestrorhynchidae) from Sobradinho reservoir, São Francisco river, Bahia State. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* 33(4): 407–415.
- Rodríguez, M.A. & W.M. Lewis Jr. 1997. Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco River. *Ecological monographs* 67(1): 109–128.
- Rooney, N., K. Mccann, G. Gellner & J.C. Moore. 2006. Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. *Nature* 442 (7100): 265-269.
- Sa-Oliveira, J.C., R. Angelini & V.J. Isaac-Nahum. 2014. Diet and niche breadth and overlap in fish communities within the area affected by an

- Amazonian reservoir (Amapá, Brazil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 86(1): 383-406.
- Tieszen, L.L., T.W. Boutton, K.G. Tesdahl & N.A. Slade. 1983. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia* 57(1-2): 32-37.
- Townsend, C.R. & I.J. Winfield. 1985. The application of optimal foraging theory to feeding behaviour in fish. In: *Fish energetics*. Springer, Dordrecht.
- Young, B.G. & S.H. Ferguson. 2014. Using stable isotopes to understand changes in ringed seal foraging ecology as a response to a warming environment. *Marine Mammal Science* 30(2): 706-725.
- Young, H., K. Nigro, D.J. Mccauley, L.T. Ballance, E.M. Oleson & S. Baumann-Pickering. 2017. Limited trophic partitioning among sympatric delphinids off a tropical oceanic atoll. *Plos One* 12(8): e0181526.