

**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA DE ÁGUA DOCE E PESCA
INTERIOR**

**FONTES AUTOTRÓFICAS DE ENERGIA E DIETA DE CHARACIFORMES
JUVENIS EM HERBÁCEAS AQUÁTICAS DO RIO SOLIMÕES/AMAZONAS**

Gilcideya Silva Soares

Manaus, Amazonas
Setembro, 2010

GILCIDEYA SILVA SOARES

**FONTES AUTOTRÓFICAS DE ENERGIA E DIETA DE CHARACIFORMES
JUVENIS EM HERBÁCEAS AQUÁTICAS DO RIO SOLIMÕES/AMAZONAS**

Orientador: Rosseval Galdino Leite, Dr.

Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração em Biologia de Água Doce e Pesca Interior.

Manaus, Amazonas
Setembro, 2010

S676

Silva Soares, Gilcideya

Fontes autotróficas de energia e dieta de Characiformes juvenis em herbáceas aquáticas do rio Solimões/Amazonas / Gilcideya Silva Soares .--- Manaus : [s.n.], 2010.

ix, 31 f. : il.

Dissertação (mestrado)-- INPA, Manaus, 2010

Orientador : Rosseval Galdino Leite

Área de concentração : Biologia de Água Doce e Pesca Interior

1. Characiformes – Solimões, rio (AM). 2. Herbáceas aquáticas.
3. Cadeia alimentar. 4. Peixes – Alimentação. I. Título.

CDD 19. ed. 597.52

SINOPSE:

Estudou-se a dieta e os isótopos de carbono e nitrogênio de juvenis de quatro espécies de Characiformes coletados em bancos de herbáceas aquáticas de um trecho do rio Solimões/Amazonas, buscando-se destacar a importância deste biótopo para o desenvolvimento inicial da ictiofauna.

Palavras-chave:

1- Alimentação; 2- Isótopos estáveis; 3- Peixes; 4- Plantas aquáticas; 5- Amazônia Central; 6- Cadeia alimentar.

*Dedico à minha mãe Maria Eneida
Silva e à minha avó Maria José
Pinheiro da Silva,*

*meus dois maiores exemplos de amor
incondicional.*

AGRADECIMENTOS

Agradeço:

- Primeiramente, a Deus por sua misericórdia Divina e por tudo o que Ele determina em minha vida e à minha Mãe Celeste, Maria de Nazaré, pelo amparo constante.

- Ao Dr. Rosseval Galdino Leite, por aceitar a função de ser meu orientador, pela amizade, paciência e principalmente: pelas lições de vida.

- Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia pela estrutura física e por superar às minhas expectativas em termos de qualidade científica e excelente incentivo ao ensino e a pesquisa, através de todos os profissionais que constituem seus pilares cotidianamente. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq, pela concessão da bolsa que oportunizou meus estudos durante o mestrado e ao projeto PIATAM IV pelo apoio financeiro à coleta dos peixes.

- À minha família: minha avó e mãe, Maria José P. Silva, meu avô e pai, Francisco Ferreira, minha mãe, Maria Eneida, minha irmã querida, Gilcineyde Silva Soares e meu tio, Eduardo Ferreira; aqueles que são meu porto seguro, que sempre me apoiam na busca pela concretização de meus sonhos e que fizeram de mim o que sou. Obrigada por todo amor, incentivo e principalmente, por compreenderem minha ausência física de casa!

- Ao meu querido amor, amigo incondicional e mais que namorado: Marcos Prado Lima. A pessoa que mais me encorajou a enfrentar as dificuldades cotidianas (que não foram poucas!) com seu amor, carinho, compreensão, experiência e parceria profissional. Obrigada por todo apoio e por me proporcionar felicidade todos os dias!

- Aos professores do Programa de Pós-graduação em Biologia de Água Doce e Pesca Interior, com todo o respeito: Nossas bibliotecas humanas! Pelos ensinamentos, pela parceria, paciência, amizade e por serem sempre tão dispostos e prestativos com todos aqueles que precisam consultar vossas inestimáveis experiências profissionais: Dr. Carlos Edwar Freitas, Dr. Efreem Jorge G. Ferreira, Dr^a. Elizabete Gusmão, Dr. Geraldo Mendes, Dr. Jansen A. Zuanon, Dr^a. Lúcia Rapp Py Dannel, Dr^a. M^a Mercedes Bittencourt, Dr^a. Maria Tereza Piedade, Dr. Rosseval G. Leite e Dr^a. Sidnéia Amadio.

- Ao Dr. Celso Morato, pelos esclarecimentos estatísticos,

- À Dr^a. Bárbara Robertson, pela ajuda na tradução do resumo,

- À Dr^a. Ana Cristina B. Oliveira, Dr^a. Evanilde Benedito, Dr. Efreem Ferreira, Dr. Jansen Alfredo Zuanon, Dr. Luis Antonio Martinelli e Dr. M. Jake Vander Zanden, pela concessão de artigos científicos.

- Aos amigos, que contribuíram generosa e valiosamente com este trabalho: Eurizângela Dary e Poliana Ribeiro, as primeiras pessoas que me direcionaram na lida com a análise de conteúdo estomacal dos peixes. Obrigada por todo auxílio, pela amizade e também pelos momentos de descontração!

- Aos que me ajudaram a desvendar os “mistérios” dos isótopos: Pedro Caraballo e Maêda dos Anjos. Pedro, por me ajudar na interpretação dos resultados e por sua exímia didática: expressão viva de que “a ciência não deve ser feita no escuro!”. Maêda, pelo auxílio em meus primeiros contatos com a preparação das amostras, com a interpretação dos resultados e por ter sempre uma palavra carinhosa e amiga nos momentos “sem brilho”.

- À Daiane Kochhann e Bruno Leão, pelo auxílio na elaboração dos gráficos ao Bruno também, pela identificação das algas.

- A Daniel Previatelli, pela colaboração na identificação do zooplâncton e a André Silva Fernandes, pela colaboração na identificação dos insetos.

- À primeira pessoa que instigou minha curiosidade para caminhar em direção ao INPA: Rubens Nobuo Yuki, meu orientador durante a graduação, grande amigo e meu eterno mestre.

- Aos amigos que de alguma maneira contribuíram com minha produção no mestrado, fosse com material bibliográfico ou de laboratório, com esclarecimentos ou simplesmente com um belo sorriso para alegrar minha vida: Akemy Shibuya, Bruno, Claryana Araújo, Daiane, Dr. Efrem, Eurizângela, Fabiane Rodrigues, Henrique Andresson Silva, Hudson Silva, Israel Pinho Barbosa, Dr. Jansen, João Paulo Catunda, Joana Salomão, Luciana Assakawa, Maêda, Maria Helena Miranda, Pedro, Poliana, Rdo. Lima Júnior e Vagner Valente.

A gratidão que tenho por cada uma dessas pessoas é imensurável e irrestrita a estas singelas páginas, pois ela se agrega aos sentimentos de respeito, carinho e consideração que indubitavelmente, não cabem no peito e vão além dos limites do tempo.

Que Deus abençoe a cada um de vocês!

“Quem deve ser levado em conta não é aquele que censura, que denuncia os tropeços dos fortes ou as limitações dos beneméritos; o valor pertence ao homem que está de fato na arena, cujo rosto está desfigurado pela poeira, pelo suor e pelo sangue; que luta valentemente, que erra, falha e torna a falhar; que conhece os grandes entusiasmos, as grandes dedicações; que se empenha numa causa justa e que, quando vence, conhece finalmente a vitória das grandes realizações; e, na pior das hipóteses, se fracassa, será enquanto se aventura magnificamente, de modo que seu lugar nunca será junto àquelas almas timoratas que não conhecem a vitória nem a derrota.”

Theodore Roosevelt

RESUMO

Os bancos de herbáceas aquáticas constituem um ambiente importante nos ecossistemas aquáticos, por atuarem como grandes produtores de matéria orgânica vegetal e por serem indispensáveis ao desenvolvimento inicial dos peixes, principalmente dos Characiformes migradores. Foram analisados 1181 exemplares de peixes, variando de 15 a 60mm de comprimento padrão, das espécies *Triportheus angulatus*, *Brycon amazonicus*, *Semaprochilodus insignis* e *Mylossoma duriventre* capturados entre os bancos de herbáceas aquáticas. Foram feitas análises de conteúdo estomacal e de isótopos de carbono e nitrogênio com estes exemplares, para definir as suas principais presas, suas fontes de energia entre as herbáceas e o seu posicionamento trófico na cadeia alimentar. Nos menores jovens, os elos tróficos entre os produtores foram principalmente os insetos e o zooplâncton, mas, na medida em que cresceram, os jovens das quatro espécies incorporaram outros alimentos em sua dieta de forma diferenciada. Pela análise dos isótopos de carbono foi constatado que as plantas do grupo C₃ são mais importantes para os juvenis. Foi observado, já nesta fase de desenvolvimento, que os Characiformes alternam suas fontes de energia entre as mais negativas e as menos negativas na medida em que crescem. A maior diferença na posição trófica foi observada nos juvenis de *S. insignis* cuja dieta foi constituída principalmente por detritos. As outras espécies ocuparam posições entre o primeiro e o segundo nível trófico. A combinação dos resultados obtidos mostrou que as herbáceas aquáticas na várzea do rio Solimões/Amazonas são essenciais para as espécies de peixes em seus primeiros estágios de vida.

ABSTRACT

Aquatic macrophyte communities are important environments in aquatic ecosystems in that they produce a great quantity of organic material and are also indispensable for the initial development of many fish species particularly the migrating Characiforms. In order to evaluate this a total of 1181 *Triportheus angulatus*, *Brycon amazonicus*, *Semaprochilodus insignis* and *Mylossoma duriventre* specimens captured among the macrophyte stands were examined. They varied from 15 to 60mm standard length. Stomach contents and carbon and nitrogen isotopes of these specimens were analysed in order to determine their principle prey, their energy sources and their position in the food chain. In the smaller fish links between the producers were principally insects and zooplankton. As they grew the four species incorporated different items in their diet in different manners. Based on the carbon isotope analyses it was possible to confirm that the C₃ plants are the most important plant group for these young fish. It was observed that in this development stage the Characiforms alternate their energy sources between more and less negative as they grow. The greatest difference in trophic position was observed in the juveniles of *S. insignis* whose diet consisted principally of detritus. The other species occupied positions between the first and second trophic level. A combination of the results obtained here shows that herbaceous aquatic macrophytes in the floodplain of the Solimões/Amazon River are essential for the development of fish species in the first stages of their lives.

SUMÁRIO

1- INTRODUÇÃO.....	01
2- OBJETIVOS.....	04
2.1- Objetivo geral.....	04
2.2- Objetivos específicos.....	04
3- MATERIAIS E MÉTODOS.....	05
4- RESULTADOS.....	12
5- DISCUSSÃO.....	19
6- CONCLUSÕES.....	24
7- REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	25

1. INTRODUÇÃO

A maior produtividade das planícies dos rios de água branca, decorrente do grande aporte de nutrientes das encostas andinas (Sioli, 1968), favorece o desenvolvimento abundante de bancos de herbáceas aquáticas nas margens de rios, lagos e em áreas inundadas, do início da enchente ao fim da cheia, como ocorre nas várzeas do rio Solimões/Amazonas.

De forma paralela ao desenvolvimento desse ambiente, no período de enchente ocorre a migração reprodutiva da maioria dos Characiformes. Essa migração representa uma estratégia adaptativa dos peixes às mudanças hidrológicas que lhes permite aumentar as chances de sobrevivência dos seus juvenis, diante das vantagens proporcionadas pelo período da enchente dos rios de águas brancas (Goulding *et al.*, 1988). As espécies de Characiformes migradores geralmente desovam no canal de um rio principal no sentido rio acima, o que possibilita a condução dos ovos e das larvas pela correnteza rio abaixo até que os mesmos alcancem as margens com vegetação inundada no final da fase larval onde prevalecem as herbáceas aquáticas (Goulding, 1980; Junk, 1980; Junk & Piedade, 1997; Lowe-McConnell, 1999).

A porção subaquática das herbáceas é constituída por uma densa e complexa quantidade de raízes, folhas e rizomas que devido a sua alta complexidade, além de servir de abrigo contra predadores para os peixes juvenis (Sánchez - Botero & Araújo-Lima, 2001), também fornece substrato para algas e microhábitats para os invertebrados (Junk, 1973; Thomaz *et al.*, 2008). Estes últimos por sua vez, são atraídos para as partes submersas das herbáceas principalmente pelos detritos oriundos da decomposição dessas plantas, os quais são ricos em nitrogênio e proteínas (Stripari & Henri, 2002). O acúmulo de invertebrados nesse ambiente representa uma maior disponibilidade de alimento para os juvenis de Characiformes que em sua maioria são predadores visuais (Leite & Araújo - Lima, 2000; Petry *et al.*, 2003).

A proximidade dos juvenis de Characiformes migradores dos bancos de herbáceas aquáticas e de todos os processos bioquímicos que ali ocorrem, pode resultar na transferência da energia destes produtores para os peixes em estágios iniciais de desenvolvimento.

Em termos de produção primária, as plantas C₄ são as que frequentemente dominam a várzea amazônica onde contribuem com 52% da produção total (Bayley, 1989), porém são as menos aproveitadas na produção de peixes (Araújo-Lima *et al.*, 1986; Forsberg *et al.*, 1993). O restante da produção primária (48%) é proveniente das plantas C₃ (Benedito-Cecílio *et al.*, 2000), que por sua vez são apontadas como as principais fontes de energia para larvas, juvenis

e adultos de Characiformes (Araújo-Lima *et al.*, 1986; Forsberg *et al.*, 1993; Leite *et al.*, 2002; Benedito-Cecílio & Araújo-Lima, 2002; Oliveira *et al.*, 2010).

As classificações C₃ e C₄ são baseadas nas características específicas das vias fotossintéticas. As plantas C₃ são as que utilizam a via de Calvin e reduzem o CO₂ a fosfoglicerato, um composto com três átomos de carbono, usando a bifosfato ribulose carboxilase (Raven *et al.*, 1996), enquanto as C₄ são as que utilizam a via Hatch-Slack através da qual fixam o CO₂ com a enzima fosfoenilpiruvato carboxilase (PEPC), produzindo um composto com quatro carbonos (malato ou aspartato) (Raven *et al.*, 1996). A utilização de diferentes vias fotossintéticas resulta em diferenças no sinal isotópico das plantas, de modo que as plantas C₃ apresentam valor de $\delta^{13}\text{C}$ que varia entre -34‰ e -24‰ enquanto nas C₄ varia entre -19‰ e -6‰ (DeNiro & Epstein, 1978).

Os exemplos de plantas C₄ na Amazônia são *Paspalum repens* e *Echinochloa polystachia*, as quais têm maior destaque por serem dominantes (Melack & Forsberg, 2001) e como exemplos de plantas C₃: fitoplâncton, árvores da floresta, algas perifíticas e algumas herbáceas como *Eichhornia crassipes*, *Salvinia auriculata* e *Pistia stratiotes* (Forsberg *et al.*, 1993).

Através da análise de isótopos estáveis é possível saber qual grupo de produtores (C₃ ou C₄) mais contribui com a formação de tecidos no animal. Estudos prévios demonstraram que apesar da grande contribuição das plantas C₄ com a produção primária da várzea o carbono que predomina na assinatura isotópica dos peixes é proveniente das plantas C₃ (Araújo-Lima *et al.*, 1986; Forsberg *et al.*, 1993; Benedito-Cecílio *et al.*, 2000; Oliveira *et al.*, 2010).

A análise de isótopos estáveis baseia-se na razão $\delta^{13}\text{C}/\delta^{12}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}/\delta^{14}\text{N}$, isto é, na variação natural entre os isótopos estáveis pesados e leves desses elementos no tecido do animal, em trabalhos que visam a investigação da estrutura das teias tróficas e do fluxo de energia (Martinelli *et al.*, 1988; Forsberg *et al.*, 1993; Vander Zanden & Rasmussen, 2001).

A composição isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) nos tecidos animais é considerada conservativa por apresentar um fracionamento por nível trófico de aproximadamente 1‰, o qual pode ser constatado pelo valor isotópico do carbono no animal, dividido pelo valor isotópico do carbono na dieta (Martinelli *et al.*, 1988; Manetta & Benedito-Cecílio, 2003). Por sua vez, o isótopo estável do nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) pode ser utilizado na determinação do nível trófico de uma determinada espécie. O padrão de fracionamento desse isótopo é de 3‰ de enriquecimento na medida em que aumenta o nível trófico (DeNiro & Epstein, 1981; Minagawa & Wada, 1984; Manetta & Benedito-Cecílio, 2003).

Com o auxílio da análise de isótopos estáveis de nitrogênio e carbono, tornou-se possível adquirir uma compreensão mais ampla da estrutura da teia alimentar e da dinâmica de seu fluxo de energia, respectivamente (Vander Zanden & Rasmussen, 2001; Manetta & Benedito-Cecílio, 2003; Caraballo, 2010), em comparação aos métodos convencionais utilizados em ecologia trófica de peixes. Os quais geralmente permitem apenas determinar qual é o item de maior importância na alimentação do animal e, desta forma, obter informações para a descrição da dieta e hábito alimentar de uma espécie (Bennemann *et al.*, 2006).

Combinando-se as dados de dieta e da análise de isótopos torna-se possível a obtenção de informações mais apuradas sobre o hábito alimentar e os produtores locais que sustentam peixes como os Characiformes juvenis que são abundantes nos bancos de herbáceas aquáticas durante o período de enchente (Sánchez-Botero & Araújo-Lima, 2001; Petry *et al.*, 2003). Essa combinação de metodologias possibilita identificar a importância das herbáceas aquáticas quanto à transferência de energia para os peixes juvenis.

Desta forma, o estudo das fontes autotróficas de energia e da dieta de peixes economicamente importantes na Amazônia, é essencial por contribuir com o conhecimento da ecologia das espécies além de fornecer subsídios para a prática da piscicultura e para o manejo adequado das condições naturais que sustentam os recursos pesqueiros na região. Este trabalho se insere nesse contexto e visa aportar informações sobre a importância do ambiente de herbáceas aquáticas para o desenvolvimento juvenil dos peixes Characiformes.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo geral:

Determinar a importância do ambiente de herbáceas aquáticas para o desenvolvimento dos juvenis de *Triporthus angulatus*, *Brycon amazonicus*, *Semaprochilodus insignis* e *Mylossoma duriventre*, na várzea do rio Solimões/Amazonas.

2.2. Objetivos específicos:

1-Quantificar e qualificar os principais elos tróficos entre os produtores e os juvenis de Characiformes.

2- Determinar as principais fontes autotróficas de energia para os juvenis de Characiformes em ambientes de herbáceas aquáticas.

3- Determinar o nível trófico dos juvenis de Characiformes em ambientes de herbáceas aquáticas.

3. Materiais e Métodos

3.1. Área de estudo

Os locais para captura dos juvenis de Characiformes foram distribuídos na região a montante e a jusante da confluência do rio Solimões com o lago Coari ($3^{\circ}54'42,9''\text{S}$, $63^{\circ}17'29,6''\text{W}$ até $3^{\circ}59'073''\text{S}$, $62^{\circ}52'23,8''\text{W}$), a mesma distribuição foi adotada na confluência do rio Solimões/Amazonas com o rio Negro ($3^{\circ}16'72,7''\text{S}$, $60^{\circ}03'43,3''\text{W}$ até $3^{\circ}02'68,1''\text{S}$, $59^{\circ}46'88,9''\text{W}$) (Figura 1). A escolha para tais locais de coleta provém da forte influência que as áreas de conexão de diferentes corpos d'água exercem sobre as desovas dos Characiformes migradores (Goulding, 1980).

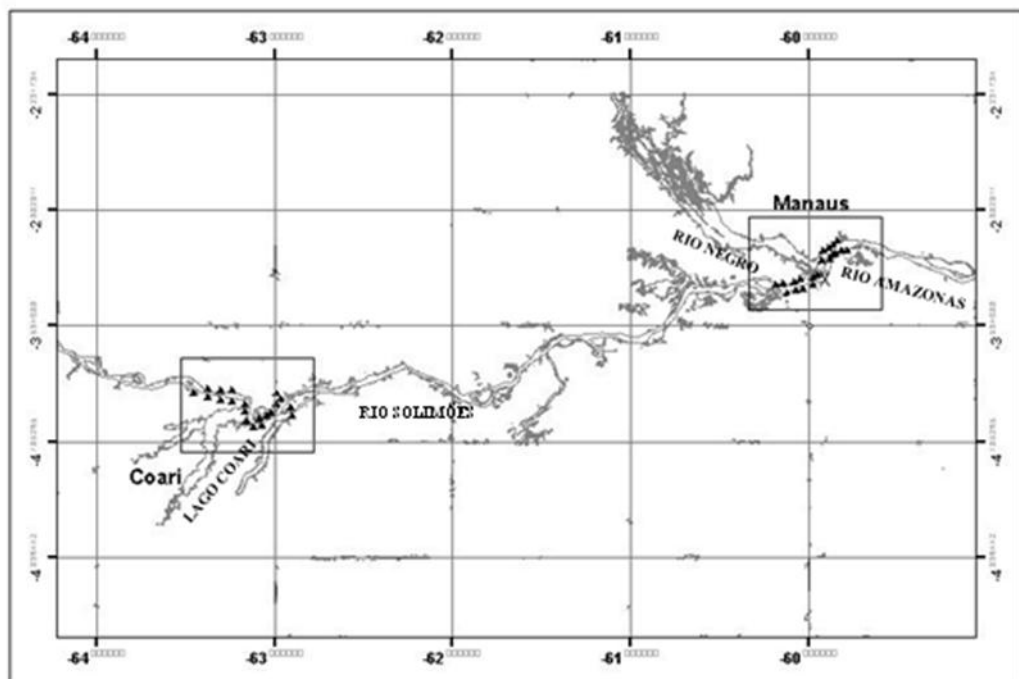


Figura 1. Mapa da área de estudo. Os triângulos pretos indicam os pontos de amostragem na confluência do rio Solimões com o lago Coari e Solimões/Amazonas com o rio Negro. Fonte: Sistema de informações e imagens do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, 2010.

3.2. Procedimentos das amostragens

Os juvenis utilizados neste estudo foram coletados entre os meses de dezembro de 2007 e abril de 2008. Na região a montante e a jusante do rio Solimões com o lago Coari foram estabelecidos dez pontos de coletas mensais em cada região, totalizando vinte pontos amostrais. O mesmo procedimento foi adotado na confluência do rio Solimões/Amazonas com o rio Negro o que resultou em 40 pontos amostrais revisitados durante os cinco meses de coleta.

A determinação das espécies de herbáceas mais abundantes nos pontos de coleta foi realizada por estimativa visual e registrada em fichas sobre a caracterização do ambiente amostrado.

A captura dos juvenis ocorreu em bancos de herbáceas aquáticas localizados às margens do rio Solimões/Amazonas, tendo os mesmos a distância mínima de 1.000 metros entre si. Para as coletas dentro dos bancos de herbáceas utilizou-se rede de mão com armação de ferro (A: 0,88 m²; malha: 0,5 mm) e em seguida cada banco amostrado foi envolvido por uma rede de cerco (10 metros de comprimento; 3 metros de altura e malha de 5 mm= distância entre nós) e arrastado para dentro do barco, onde as herbáceas foram separadas dos peixes capturados e devolvidas ao ambiente aquático. Após a captura os juvenis foram preservados em solução de formalina a uma concentração de 10% e acondicionados em recipientes plásticos com volume de 200 a 500 ml para transporte ao laboratório de ecologia de peixes II do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia.

3.3. Preparação das amostras

Em laboratório os peixes foram triados e identificados até o nível de espécie. Foram considerados juvenis os exemplares que apresentaram escamas e raios das nadadeiras com a formação completa (Moser *et al.*, 1983)

Visando-se a observação de possíveis variações ontogenéticas na dieta durante a fase juvenil, os peixes foram agrupados em três classes de comprimento padrão (CP), de acordo com suas amplitudes de tamanho em cada espécie. Na classe 1 foram inseridos os exemplares com uma variação entre 15 e 30 mm, na classe 2 aqueles que apresentaram entre 31 e 45 mm e na classe 3 aqueles entre 46 e 60 mm de CP.

3.4. Análise do conteúdo estomacal:

Durante a análise de conteúdo estomacal das espécies, foi mantida a separação entre os exemplares coletados nas proximidades de Coari e de Manaus.

Através de uma incisão no abdome de cada exemplar o estômago foi retirado para a análise da dieta, com o auxílio de lupa estereoscópica e microscópio para identificação dos itens até o nível taxonômico mais preciso possível.

Para o estudo da dieta foram utilizados os seguintes métodos e análises:

Grau de Repleção:

Estimado logo após a abertura do estômago e antes de retirar o conteúdo do interior deste para a análise da dieta, de modo que a avaliação visual do volume relativo pudesse ser corrigida. O Grau de Repleção foi padronizado em valores percentuais: 0% = vazio; 10% quando o volume do estômago apresentava até 10% de alimento; 25% = quando o volume do estômago apresentava mais de 10% até 25% de alimento; 50% = quando o volume do estômago apresentava mais de 25% até 50%; 75% = quando o volume do estômago apresentava mais de 50% até 75% e 100% = quando o estômago estava totalmente cheio de alimento (adaptado de Goulding *et al.*, 1988).

Volume relativo:

O volume de cada item alimentar foi calculado segundo Soares (1979), onde é feita uma estimativa visual da abundância relativa de cada item, em relação ao volume total do conteúdo estomacal, considerado como 100%. Esses valores foram multiplicados pelo grau de repleção do estômago, de modo a corrigir o erro de se considerar o volume de cada estômago como sendo 100%.

Frequência de ocorrência:

A frequência de ocorrência fornece informações sobre a seletividade ou a preferência do alimento ingerido (Hahn e Delariva, 2003). Esta análise foi realizada utilizando-se o método proposto por Hyslop (1980), segundo a fórmula:

$$FO = \frac{ni}{n} \times 100$$

Onde:

FO = Frequência de ocorrência;

n_i = número de estômagos com o item “i”;

n = número de estômagos com alimento.

A dieta foi determinada a partir dos dados de análise de conteúdo estomacal com o cálculo do Índice Alimentar (IA) conforme Kawakami e Vazzoler (1980), em que os dados de frequência de ocorrência e volume relativo foram combinados na fórmula a seguir e posteriormente multiplicados por 100 para uma observação percentual dos mesmos.:

$$IA = \frac{Fi.Vi}{\sum (Fi.Vi)}$$

Onde:

IA= Índice alimentar

Fi= Frequência de ocorrência de cada item

Vi= Volume relativo de cada item.

Foi considerado como o item mais importante na dieta aquele que apresentou um Índice Alimentar $\geq 60\%$ (Ferreira, 1993) e com base na participação de cada item alimentar a dieta foi caracterizada por classe de comprimento e por espécie. Quando um item não atingiu um IA $\geq 60\%$, a dieta foi caracterizada de acordo com a origem dos itens (animal, vegetal ou detritos) que prevaleceram na alimentação.

Os recursos alimentares foram agrupados nas seguintes categorias: aranhas, peixe, zooplâncton, insetos, detritos e restos vegetais.

3.5. Análise de isótopos estáveis

Foram preparadas amostras homogêneas de cada classe de comprimento das quatro espécies. Para cada classe foram separados seis lotes, cada um composto, sempre que possível, por 20 juvenis escolhidos aleatoriamente. A escassez de exemplares da classe 3 foi o que impossibilitou a padronização numérica em alguns lotes. Durante a preparação das amostras, foi mantida a separação entre os exemplares coletados nas proximidades de Coari e de Manaus para observação espacial da composição isotópica dos juvenis.

A preparação das amostras consistiu na retirada de pedaços de músculo da região dorsal dos juvenis, as quais foram totalmente separadas de ossos, lavadas em água deionizada, secas em estufa a 60°C durante 48 horas e maceradas em almofariz com pistilo até a obtenção

de um pó fino e homogêneo. Após este procedimento as amostras foram acondicionadas em cápsulas de estanho e armazenadas em tubos plásticos de polipropileno.

As análises isotópicas foram realizadas no Centro de Isótopos Estáveis Ambientais do Instituto de Biociências da UNESP – *Campus* de Botucatu. Utilizou-se uma alíquota de aproximadamente um miligrama, através da combustão das amostras sob o fluxo contínuo de hélio em um analisador elementar DELTA-S (Finningan Mat. Alemanha), acoplado ao espectrômetro de massa EA 1108 CHN (Itália). As razões isotópicas são expressas pela notação delta (δ) que representam partes por mil (‰) de diferença do isótopo da amostra em relação ao padrão. O padrão comumente utilizado para o carbono é a rocha calcárea (PDB) e para o nitrogênio o ar atmosférico (Martinelli *et al.*, 1988), através da fórmula:

$$\delta_{amostra} (\text{‰}) = \frac{R_{amostra} - R_{padr\tilde{a}o}}{R_{padr\tilde{a}o}} \times 1000$$

Posteriormente, os valores dos sinais isotópicos para $\delta^{13}\text{C}$ dos juvenis foram corrigidos segundo a metodologia de Sarakinos *et al.* (2002), devido a significativa influência que a formalina a 10% apresenta sobre a composição isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ dos exemplares preservados em tal substância. Essa correção não foi necessária para os isótopos de $\delta^{15}\text{N}$ por não haver um efeito significativo da formalina sobre os mesmos (Sarakinos *et al.*, 2002).

Como referência para os valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ e de $\delta^{15}\text{N}$ da vegetação amazônica, utilizou-se aqueles compilados por Forsberg *et al.* (1993) e Leite *et al.* (2002), respectivamente (Tab. 1):

Tabela 1: Composição isotópica das principais fontes autotróficas de energia da Amazônia Central.

FONTES	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
AUTOTRÓFICAS		
Árvores da floresta inundada	-28,8	2,9
Fitoplâncton	-33,3	3,5
Herbáceas C ₃	-27,6	5,0
Herbáceas C ₄	-12,8	5,4
Perifíton	-26,2	6,3

As possíveis contribuições das herbáceas do grupo C₄ e conseqüentemente do grupo C₃ para os juvenis de Characiformes foram estimadas seguindo a metodologia proposta por Forsberg *et al.* (1993) através da equação:

$$\% C_4 = [1. \delta^{13}C_{\text{juvenil}} - \delta^{13}C_{C_4} / \delta^{13}C_{C_3} - \delta^{13}C_{C_4}] * 100$$

Onde:

$$\delta^{13}C_{C_4} = -12,8 \text{ ‰}$$

$$\delta^{13}C_{C_3} = -37 \text{ ‰ para estimar o máximo de contribuição das } C_4.$$

$$\delta^{13}C_{C_3} = -25,8 \text{ ‰ para estimar o mínimo de contribuição das } C_4.$$

A porcentagem do carbono do peixe derivado das plantas C₃ (% C₃) foi calculada pela definição 100 - % C₄ (Forsberg *et al.*, 1993).

Para a estimativa do nível trófico dos juvenis a partir do isótopo de $\delta^{15}N$ (TLi) utilizou-se a equação modificada de Vander Zanden *et al.* (1997):

$$TLi = [(\delta^{15}N_{\text{juvenil}} - \delta^{15}N_{\text{plantas}}) / 3] + 1$$

Onde:

$$\delta^{15}N_{\text{juvenil}} = \text{Valor médio do juvenil}$$

$$\delta^{15}N_{\text{plantas}} = \text{Média geral dos valores de } \delta^{15}N \text{ das plantas registradas em Leite } et al. (2002).$$

Constante 3 = representa o fracionamento por nível trófico (Minagawa & Wada, 1984; Leite *et al.*, 2002).

Constante 1 = representa um nível trófico acima dos produtores.

A estimativa do nível trófico a partir da dieta dos juvenis (TL_d) foi calculada para uma posterior comparação com o TL_i. Para estimar o TL_d utilizou-se a equação descrita por Adams *et al.* (1983):

$$TL_d = \sum (C_i * T_i) + 1$$

Onde:

C_i= Contribuição proporcional de cada item alimentar presente na dieta do juvenil.

T_i= Nível trófico de cada item ingerido.

Constante 1= representa um nível trófico acima dos produtores.

Para o nível trófico de cada item ingerido (T_i) foram utilizados os valores sugeridos por Vander Zanden *et al.* (1997) (Tab. 2) :

Tabela 2: Valores estimados para os níveis tróficos dos recursos alimentares, sugeridos por Vander Zanden *et al.* (1997).

Item alimentar	Valor de T_i
Detritos	1
Cladóceros, copépodos, ostrácodos, rotíferos larva de inseto e outros alimentos.	2,5
Larva de peixe, larva de caoborídeo e decápodos.	3

A contribuição dos itens alimentares foi estimada através da análise de conteúdo estomacal dos juvenis.

3.6. Análise estatística

Para verificar se houve influência significativa do estágio de desenvolvimento dos juvenis nas razões isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ e se ocorreram variações significativas entre as espécies foi utilizado o Teste T de Student com teste de Shapiro-Wilk *a priori* e teste de Tukey ($p < 0,05$) *a posteriori*. As análises foram conduzidas com o auxílio do Programa Estatístico BioEstat versão 3.0 (Ayres *et al.*, 2003).

4. Resultados

4.1. Análise de Conteúdo Estomacal

Dos 1250 exemplares analisados a grande maioria, 1181 (94,5%) continha alimento no estômago. Desses, 437 eram exemplares de *Triportheus angulatus*, 220 de *Brycon amazonicus*, 231 de *Semaprochilodus insignis* e 293 de *Mylossoma duriventre*.

Não ocorreu variação espacial na dieta das espécies. Por essa razão os dados dos dois locais amostrados (Coari e Manaus) foram agrupados e analisados somente por espécie e classe de comprimento.

A proporção dos itens alimentares variou em função da aparente preferência alimentar da espécie e do tamanho dos juvenis. De forma geral os alimentos de origem animal foram os mais consumidos. Em ordem decrescente de importância, insetos, zooplâncton, peixes e aranhas totalizaram conjuntamente 54,4% de contribuição na dieta do total de exemplares analisados, excetuando-se aqueles de *S. insignis* os quais não ingeriram insetos e alimentaram-se principalmente de detritos.

A dieta de *T. angulatus* foi composta principalmente por invertebrados (Fig. 2a). Na classe 1 houve destaque para zooplâncton e insetos adultos. Na classe 2, houve aumento no consumo de insetos e restos vegetais e redução na utilização de zooplâncton. Na classe 3, insetos e restos vegetais foram os itens mais importantes. Juntos, insetos e zooplâncton representaram uma proporção $> 50\%$ da importância alimentar de todos os itens nas três classes avaliadas, sendo a maior contribuição na classe 1 (89%).

A dieta de *B. amazonicus* foi composta principalmente por insetos e larvas de peixes, a maioria de *Brycon* sp. (Fig. 2b). Na classe 1, insetos e peixes contribuíram com 88% do total da dieta, diminuindo para 73% na classe 2 e 66% na classe 3 sendo que, insetos sempre foram mais importantes que larvas de Characiformes. Os demais itens apresentaram pequena contribuição na dieta dos juvenis dessa espécie.

A dieta de *S. insignis* foi composta basicamente por detritos e zooplâncton e sempre com grande contribuição de detritos em todas as classes (Fig. 2c), sendo gradativo o aumento no consumo desse item ao longo da fase juvenil. O inverso ocorreu com o consumo de zooplâncton.

A dieta de *M. duriventre* também foi composta principalmente por insetos e zooplâncton. Na classe 1 estes recursos totalizaram 79% do Índice Alimentar com maior

participação de insetos. Na classe 2, insetos e restos vegetais foram os itens de maior importância correspondendo a 93% do total da dieta, com destaque para restos vegetais que contribuiu com 54%. Na classe 3 persistiu a maior contribuição de insetos e restos vegetais correspondendo a 96% do total da dieta, sendo 72% do total para restos vegetais (Fig. 2d).

Quanto a composição qualitativa da dieta dos juvenis, os recursos alimentares foram agrupados nas categorias relacionadas na Tabela 3. Alguns itens esporádicos como pedaços de plástico, areia e pedras foram desconsiderados por não constituírem alimento.

Tabela 3: Composição qualitativa da dieta de juvenis de Characiformes em ambiente de herbáceas aquáticas.

CATEGORIA	RECURSO ALIMENTAR
ARANHA	- pedaços de aranhas, patas, tórax e abdome.
PEIXE	- larvas de peixe semidigeridas (Characiformes e <i>Brycon</i> sp.), pedaços de músculos, de nadadeiras e escamas.
INSETOS	- terrestres (pupas e formas adultas de Formicidae, Coleoptera e Apoidea), aquáticos (larvas e pupas de Hemíptera, Odonata, Brachycera, Dytiscidae, Ceratopogonidae, Culicidae, Chironominae, Chironomidae, Aeshnidae, Corixidae, Ceratopogonidae, Ceratopogonidae e Tanypodinae), semiaquáticos (Thysanoptera) e fragmentos de insetos.
ZOOPLÂNCTON	- cladóceros, rotíferas, copépodos, tecamebas, nematodos e ostrácodos.
DETRITOS	- silte, algas e material orgânico particulado em avançado estágio de digestão.
RESTOS VEGETAIS	- pedaços de raízes, de folhas, de caules e ocasionalmente de flores e de pequenas sementes.

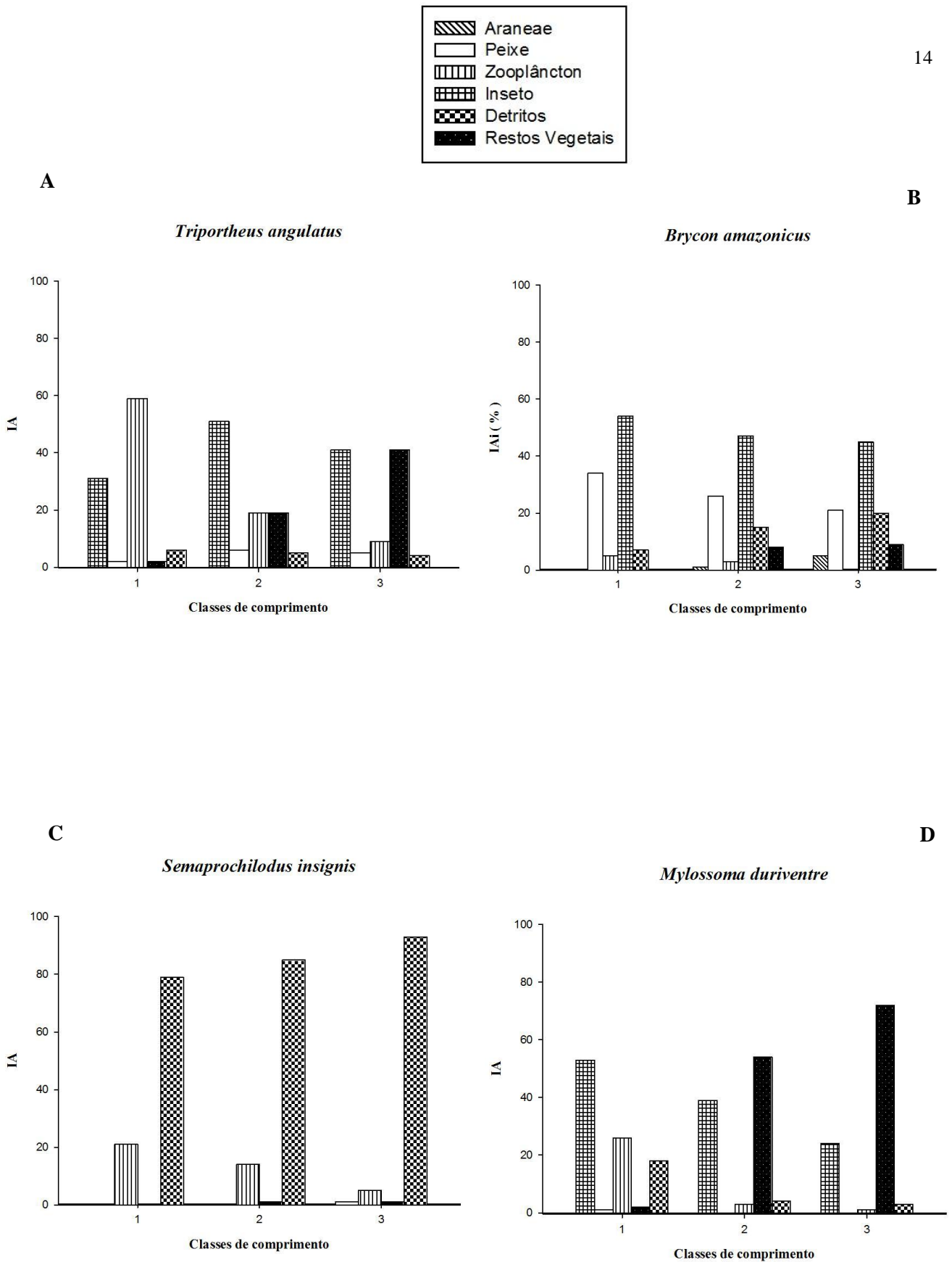


Figura 2. Índice alimentar de juvenis de quatro espécies de Characiformes coletados em ambiente de herbáceas aquáticas. Classes de comprimento padrão (ACP - mm): 1- 15 a 30; 2- 31 a 45 e 3- 46 a 60.

4.2. Análise de Isótopos Estáveis

Valores de carbono dos juvenis de Characiformes

A média dos valores de $\delta^{13}\text{C}$ por espécie foi de -28.2 ± 2.5 ‰ para *T. angulatus*, -26.2 ± 1.0 ‰ para *B. amazonicus*, $-28.0 \pm 2,6$ ‰ para *S. insignis* e -27.7 ± 0.4 ‰ para *M. duriventre*.

Nas análises estatísticas após os pressupostos de normalidade serem atendidos, constatou-se através do Teste T que nas razões isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$, não houve diferença significativa entre os exemplares de Coari e Manaus ($p > 0,05 = 0,5853$) nem influência do tamanho dos juvenis em indivíduos da mesma espécie ($p > 0,05 = 0,3254$; $t = -0,5966$). Quando comparados os valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre as espécies, houve diferença significativa entre as médias de *T. angulatus* e de *S. insignis* (Tukey $p < 0,05 = 0,0132$) (Figs. 3a e 3c).

A espécie *T. angulatus* demonstrou tendência a tornar-se mais negativa da classe 1 para a classe 3 (Fig. 3a), o inverso ocorreu em *B. amazonicus* cuja tendência foi tornar-se mais positiva da classe 1 para a classe 3 (Fig. 3b). *S. insignis* ficou mais negativo ao longo de seu desenvolvimento juvenil (Fig. 3c) e *M. duriventre* não mostrou tendência para uma variação entre as três classes avaliadas (Fig. 3d).

T. angulatus foi a única espécie que apresentou a maior amplitude de variação nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre as fontes mais negativas e menos negativas. Essa amplitude de variação foi menos variável entre as demais espécies, quando estas foram comparadas umas com as outras bem como entre as classes de comprimento de cada uma.

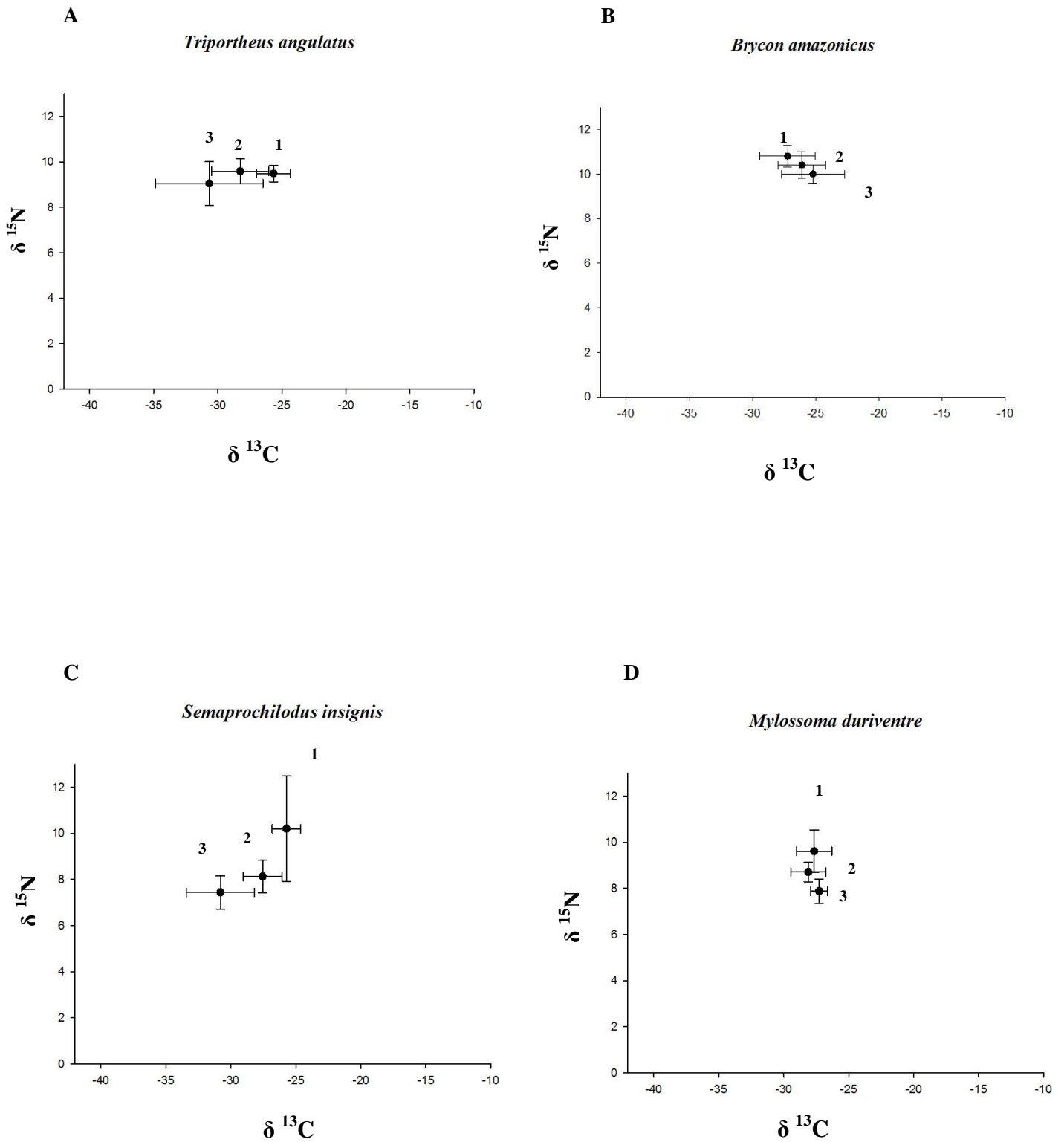


Figura 3. Média e Desvio Padrão dos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ em juvenis de quatro espécies de Characiformes coletadas em ambiente de herbáceas aquáticas de dezembro de 2007 a abril de 2008. Classes de comprimento padrão (ΔCP mm): 1- 15 a 30; 2- 31 a 45 e 3- 46 a 60.

As estimativas de uma possível contribuição dos grupos C₄ para a produção dos juvenis indicaram contribuição média mínima de 8% e média máxima de 39% (Tab. 4).

Tabela 4: Média e Desvio Padrão de $\delta^{13}\text{C}$ em juvenis de quatro espécies de Characiformes e estimativas mínimas e máximas das possíveis contribuições do grupo C₄ de herbáceas aquáticas com a alimentação de tais espécies. (n) número de exemplares amostrados por lotes. Classes de comprimento padrão (ΔCP mm): 1- 15 a 30; 2- 31 a 45 e 3- 46 a 60.

Espécies	Classes de comprimento	n	$\delta^{13}\text{C}$		Contribuição C ₄ (%)	
			Média	Desvio Padrão	Mínima	Máxima
<i>Brycon amazonicus</i>	1	20	-27.2	2.2	10	41
	2	20	-26.1	1.9	2	46
	3	8	-25.2	2.5	5	49
<i>Mylossoma duriventre</i>	1	20	-27.7	1.4	14	39
	2	20	-28.1	1.4	20	37
	3	4	-27.3	0.6	10	41
<i>Semaprochilodus insignis</i>	1	20	-25.7	1.1	1	47
	2	20	-27.6	1.5	14	39
	3	19	-30.8	2.6	0	26
<i>Triportheus angulatus</i>	1	20	-28.2	2.2	18	37
	2	20	-25.6	1.3	2	47
	3	20	-30.7	4.2	0	26
MÉDIA					8	39

Valores de Nitrogênio dos juvenis de Characiformes

Os valores médios mínimo e máximo de $\delta^{15}\text{N}$ dos juvenis foram 7,4‰ e 10,8‰, na classe 3 de *S. insignis* e na classe 1 de *B. amazonicus*, respectivamente (Tab. 5). Com base nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ (TLi), os juvenis foram agrupados entre o primeiro e o segundo nível trófico acima dos produtores.

As análises estatísticas indicaram diferenças significativas entre os valores médios do $\delta^{15}\text{N}$ de *B. amazonicus* e os das demais espécies (Tukey $p < 0,05 = 0,0001$)

A diferença média entre o TLi e o TLd foi de 0,5, sendo que as estimativas de nível trófico através do TLi agruparam todas as classes de *T. angulatus*, *B. amazonicus*, *M. duriventre* e *S. insignis* (classes 1 e 2), no segundo nível trófico. A classe 3 de *S. insignis* foi indicada para o primeiro nível trófico (Tab. 5). Enquanto as estimativas de nível trófico através da dieta (TLd) manteve os juvenis da classe 3 de *T. angulatus*, classes 1 e 2 de *S. insignis* e 2 e 3 de *M. duriventre* como consumidores primários (Tab. 5).

Tabela 5. Valores das médias e desvios padrões de $\delta^{15}\text{N}$, composição da dieta e níveis tróficos calculados pela dieta (TLd) e isótopos (TLi) dos juvenis de quatro espécies de Characiformes: (n) número de lotes; A- Araneae, I- insetos, D- Detritos, P- peixe, RV- restos vegetais, Z- zooplâncton; Classes de comprimento padrão (ΔCP mm): 1- 15 a 30; 2- 31 a 45 e 3- 46 a 60.

Espécies	Classes de comprimento	Dieta (IA*100)	TLd	$\delta^{15}\text{N}$				
				n	Média	Desvio padrão	TLi	Média TLi
<i>Brycon amazonicus</i>	1	54 IN; 35 P; 7 D; 4 Z	2.6	20	10.8	0.5	2.9	
	2	1 AR; 47 IN; 26 P; 8 RV; 15 D; 3 Z	2.3	20	10.4	0.6	2.8	2.8
	3	5 AR; 45 IN; 21 P; 9 RV; 20 D	2.2	8	10.0	0.4	2.7	
<i>Mylossoma duriventre</i>	1	53 IN; 1 P; 26 Z; 2 RV; 18 D	2.2	20	9.6	0.9	2.5	
	2	40 IN; 3 Z; 54 RV; 3 D	1.7	20	8.7	0.4	2.2	2.2
	3	24 IN; 1 Z; 72 RV; 3 D	1.6	4	7.9	0.5	2	
<i>Semaprochilodus insignis</i>	1	21 Z; 79 D	1.3	20	10.2	2.3	2.7	
	2	14 Z; 1 RV; 85 D	1.2	20	8.1	0.7	2	2.2
	3	1 P; 5 Z; 1 RV; 93 D	1.1	19	7.4	0.7	1.8	
<i>Triportheus angulatus</i>	1	30 IN; 2 P; 59 Z; 3RV; 6 D	2.4	20	9.6	0.6	2.5	
	2	51 IN; 6 P; 19 Z; 19 RV; 5 D	2.2	20	9.5	0.4	2.5	2.5
	3	41 IN; 5 P; 9 Z; 41 RV; 4 D	1.9	20	9.1	1.0	2.4	

5. Discussão

5.1. Análise de Conteúdo Estomacal

Na primeira fase após o período larval, as espécies estudadas mostraram-se principalmente carnívoras. Este resultado corroborou o que foi observado por Leite (2000) ao estudar larvas de oito espécies de peixes em ambientes de várzea da Amazônia onde sete delas apresentaram dieta carnívora após consumirem as reservas vitelínicas.

Embora os menores indivíduos avaliados no presente estudo tenham consumido igualmente recursos alimentares de origem animal, foi observado que a importância das categorias alimentares variou entre as espécies. Esse comportamento também foi notado por Leite (2000), Leite & Araújo-Lima (2002) e Leite *et al.* (2002) e Silva (2004), os quais afirmaram que ocorre seletividade alimentar entre os peixes desde a sua primeira fase de desenvolvimento. Isso indica que, apesar da grande disponibilidade de invertebrados nas herbáceas aquáticas (Junk, 1973; Junk & Robertson, 1997), os peixes que habitam tal ambiente aproveitam esses recursos alimentares de forma diferenciada.

O zooplâncton e os insetos destacaram-se na classe 1 de todas as espécies analisadas no presente trabalho. Este resultado corroborou o encontrado por Koo (2000) que, estudando a alimentação de Characiformes de pequeno porte e juvenis de médio porte, destacou a importância do zooplâncton para a maioria das espécies em regiões próximas aos bancos de herbáceas. Yamamoto *et al.* (2004), observaram que juvenis de *T. angulatus* alimentaram-se principalmente de insetos e zooplâncton na época de enchente no lago Camaleão, comportamento semelhante ao apresentado pelos juvenis desta mesma espécie no presente trabalho.

O comportamento de consumir larvas de peixe observado em *B. amazonicus*, provavelmente é favorecido pelo fato desta espécie se reproduzir no início da enchente, ou seja, antes da maioria dos demais Characiformes (Araújo-Lima, 1984) o que possibilita o seu rápido crescimento em relação às outras espécies (Leite e Araújo-Lima, 2002).

Leite (2004) registrou o consumo de larvas de peixes na dieta de juvenis de *B. amazonicus*, porém este não foi tão marcante quanto no presente estudo. Uma possível explicação para o comportamento diferenciado seja que, neste trabalho foi avaliado um maior número de juvenis em todas as classes de comprimento com exploração de vários bancos de herbáceas em uma área comparativamente mais extensa no rio Solimões/Amazonas.

A ingestão de detritos pelos juvenis, principalmente naqueles da espécie *S. insignis*, reitera a importância desse recurso, o qual consiste em um mosaico de elementos que podem ser oriundos tanto de matéria vegetal quanto animal (Araújo-Lima *et al.*, 1986; Esteves, 1988; Yossa e Araujo-Lima, 1998; Santos e Ferreira, 1999). A predominância de detritos na dieta de *S. insignis* corrobora os resultados de Araújo-Lima e Hardy (1987) quanto ao elevado consumo do item pela espécie na fase juvenil.

As mudanças observadas na dieta de *M. duriventre* e de *T. angulatus* durante a fase juvenil, provavelmente representam indícios de uma transição para a dieta da fase adulta. De acordo com Abelha *et al.* (2001) uma mesma espécie pode apresentar diferentes dietas conforme seus estágios de desenvolvimento em decorrência das diferenças na demanda energética e nas limitações morfológicas.

Sugere-se que a maioria das espécies do presente estudo apresentem variações ontogenéticas na dieta, considerando-se que *B. amazonicus*, *M. duriventre* e *T. angulatus* mudaram do zooplâncton na fase larval (Leite, 2000) para larvas e pupas de insetos quando juvenis. A exceção está em *S. insignis* que consumiu detritos no final da fase larval (Leite, 2000), durante a fase juvenil conforme constatado no presente trabalho e na fase adulta (Goulding, 1980).

5.2 Análise de Isótopos Estáveis

Os resultados da combinação da análise de conteúdo estomacal com a análise de isótopos estáveis no presente estudo sugerem que as principais fontes de energia para os juvenis são as plantas do grupo C₃, tendo em vista que os valores médios aqui obtidos foram: -28,2; -26,2; -28,0 e -27,7‰ para *T. angulatus*, *B. amazonicus*, *S. insignis* e *M. duriventre*, respectivamente. Estes valores enquadraram-se perfeitamente na faixa de assinaturas isotópicas encontradas por Forsberg *et al.* (1993) para os produtores locais deste grupo, os quais apresentaram os valores de -33,3; -28,8; -27,6 e -26,2 ‰ para fitoplâncton, árvores da floresta inundada, herbáceas aquáticas C₃ e perifíton, respectivamente.

Os resultados deste trabalho estão de acordo com a maioria daqueles efetuados na Amazônia Central e que destacaram a predominância de plantas do grupo C₃ para a maioria dos peixes estudados, independentemente do seu regime alimentar e de seu estágio de desenvolvimento (Forsberg *et al.*, 1993; Leite *et al.*, 2002; Benedito-Cecílio *et al.*, 2000; Oliveira *et al.*, 2006a).

O fato dos juvenis do presente trabalho terem sido coletados em herbáceas aquáticas com predominância daquelas do grupo C₄ e apresentarem assinatura isotópica mais

relacionada com as de plantas do grupo C₃ corrobora os trabalhos de Forsberg *et al.* (1993) e de Junk (1997) quando afirmam que a herbivoria praticada por invertebrados e peixes é mais efetiva sobre as herbáceas do grupo C₃.

Com a premissa de que as larvas de peixes poderiam estar usando mais carbono das plantas C₄, devido a predominância dessas plantas, Leite *et al.* (2002) ao analisarem os isótopos de larvas de oito espécies de peixes, observaram que em comparação com os adultos das mesmas espécies, as larvas continham maior contribuição de energia proveniente das plantas C₄. Entretanto, considerando-se apenas os valores apresentados pelas larvas, a contribuição energética das plantas C₃, nessa fase de desenvolvimento, sempre foi superior à contribuição das plantas C₄.

A máxima contribuição média de plantas do grupo C₄ observada no presente estudo demonstra que a maior utilização de energia deste grupo de plantas é realizada pelos peixes juvenis, quando em comparação às demais fases de desenvolvimento. Tendo em vista que Leite *et al.* (2002) indicaram que a máxima contribuição das plantas C₄ para as larvas de peixe foi de 22% enquanto Forsberg *et al.* (1993) constataram que para os adultos foi de 17%. Os resultados do presente trabalho evidenciam que a proximidade dos peixes jovens dos bancos de herbáceas aquáticas, é o que permite que a ictiofauna obtenha um melhor aproveitamento da energia destes produtores.

Fernandez (1993) observou maior contribuição de plantas C₃ para espécies como *S. insignis* e *Prochilodus nigricans*, porém verificou aumento na participação de C₄ nos indivíduos menores.

Araújo-Lima *et al.* (1986) após analisarem isotopicamente Prochilodontídeos adultos, afirmaram que a energia adquirida por esses peixes era proveniente dos detritos do fitoplâncton e não das plantas aquáticas que seguem a via fotossintética C₄. O mesmo foi constatado por Forsberg *et al.* (1993). Para estes autores a matéria orgânica depositada nas superfícies submersas das plantas, ou trata-se de sedimentos de fitoplâncton decomposto ou de uma mistura de outros detritos com o fitoplâncton, sendo este último o componente ingerido ou digerido e assimilado seletivamente.

As sugestões de Forsberg *et al.* (1993) somadas às observações de Araújo-Lima e Hardy (1987), sobre o hábito de peixes jovens de sugar substratos como caule de herbáceas, e de Junk (1973) sobre o acúmulo de altas concentrações de fitoplâncton sedimentado nos caules submersos dessas plantas, atestam a importância das herbáceas no ambiente aquático. Seja como fonte direta de energia ou como substrato para o acúmulo de uma fonte energética

para os peixes (Lowe-McConnell, 1999; Thomaz *et al.*, 2008) como por exemplo, o fitoplâncton.

Neste contexto é possível também que os invertebrados consumidos pelos juvenis tenham explorado outras fontes C₃ como os detritos da matéria orgânica vegetal, o fitoplâncton e o perifíton (Hamilton *et al.*, 1992; Forsberg *et al.*, 1993; Oliveira, 2006a) ou que os próprios peixes tenham consumido tais fontes diretamente, no momento em que ingeriam suas presas.

É importante frisar que em estudo recente Caraballo (2010) analisando o fitoplâncton em diferentes áreas de várzea observou grande variabilidade nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ com valores médios de $-30,37\text{‰} \pm 5,79$ com valor máximo de $-25,14\text{‰}$ dentro das herbáceas e $-33,95\text{‰}$ em regiões pelágicas. Este resultado abre a possibilidade de que o fitoplâncton tenha sido uma das principais fontes de carbono para as quatro espécies aqui estudadas.

Por outro lado, os valores isotópicos observados nos jovens de *B. amazonicus* e de *M. duriventre* podem também indicar a possibilidade de que eles através de suas presas, tenham incorporado fontes C₃ menos negativas como o perifíton e as herbáceas C₃ cujos valores de $\delta^{13}\text{C}$ oscilam entre $-26,2\text{‰}$ e $-27,6\text{‰}$ (Forsberg *et al.*, 1993).

A tendência de empobrecimento da classe 1 para a 3 de *T. angulatus* e *S. insignis* sugere que estas incorporaram carbono de uma mistura mais negativa com maior participação do carbono proveniente do fitoplâncton, cujo valor isotópico médio de $\delta^{13}\text{C}$ é de aproximadamente $-33,3\text{‰}$ de acordo com Forsberg *et al.* (1993). Este valor também foi observado por Caraballo, (2010) no lago Catalão.

Comparando-se o comportamento isotópico entre as espécies *T. angulatus* e *S. insignis* observou-se que ambas migraram para uma dieta mais negativa na medida em que cresciam enquanto *M. duriventre* e *B. amazonicus* migraram para uma menos negativa e apresentaram comportamento isotópico semelhante entre suas classes de comprimento. O amplo espectro de assinaturas isotópicas de carbono apresentada por *T. angulatus* demonstra que possivelmente esta espécie atuou sobre uma faixa de presas que retiraram energia tanto de plantas C₃ quanto de plantas C₄.

Em relação a *S. insignis*, comparando-se a sua dieta com os valores de isótopos de carbono, verificou-se que a energia do fitoplâncton e possivelmente das misturas que compõem o detrito, foi repassada a esta espécie tanto pelo consumo direto das fontes quanto por microorganismos (bactérias e fungos) que atuam diretamente sobre este detrito e que se constituem em alças microbianas entre as fontes autotróficas e os consumidores, embora a

participação destes microorganismos na transferência de energia seja baixa, de acordo com Caraballo (2010).

A qualidade dos detritos presentes nas herbáceas, provavelmente foi o principal atrativo para os invertebrados consumidos pelos juvenis analisados, visto que a elevada quantidade de nutrientes e a maior digestibilidade dos detritos são as características buscadas pelos invertebrados nos vegetais em decomposição (Mormul, 2006; Graça & Canhoto, 2006).

Neste sentido, de acordo com Forsberg *et al.* (1993), algas, frutos, sementes, e folhas de herbáceas C₃ possuem baixa quantidade de fibras e são mais nutritivos que as herbáceas C₄ e as folhas das árvores, que por sua vez são ricas em fibras e constituídas por baixos níveis de nutrientes e compostos fenólicos, características que tendem a reduzir sua digestibilidade e palatabilidade, respectivamente.

A maior qualidade nutricional das fontes C₃ também foi verificada por Oliveira *et al.* (2010) em estudo com juvenis de *Colossoma macropomum*, um dos Characiformes mais importantes na região Amazônica. Esses autores observaram que a síntese de tecidos dos juvenis ocorria mais rapidamente com a dieta de plantas C₃ e que os aminoácidos da dieta C₄ seriam inadequados para promover o desenvolvimento da espécie.

As estimativas de contribuição relativa dos grupos produtores também mostraram as plantas C₃ como as principais fontes de energia para os juvenis analisados. A porcentagem máxima da possível contribuição de C₄ (%C₄) indicou que, caso as duas únicas fontes de energia fossem as herbáceas C₄ e o fitoplâncton, a fração máxima que os juvenis de Characiformes receberiam da produção das herbáceas C₄ seria de apenas 49%, valor constatado na classe 3 de *B. amazonicus*. Se, porventura, as duas únicas fontes fossem as herbáceas C₄ e o perifíton, a contribuição das C₄ com os juvenis tenderia para 0%, conforme registrado na classe 3 de *S. insignis* e de *T. angulatus*.

O resultado que indica os maiores níveis tróficos sendo obtidos através dos valores de $\delta^{15}\text{N}$ dos juvenis foi inverso ao observado por Leite *et al.* (2002) em larvas de oito espécies de peixes nas várzeas do rio Solimões/Amazonas, visto que estes autores observaram os maiores níveis nas estimativas obtidas através da dieta das larvas.

Nos dois casos acima citados, a presença de detritívoros e carnívoros entre as espécies avaliadas foi determinante. Entretanto, é na determinação do nível trófico dos detritívoros onde se incorre em erros maiores, pela própria complexidade dos detritos, que são constituídos por diversas fontes de energia.

6. CONCLUSÕES

- As herbáceas aquáticas desempenham um papel fundamental para a sustentabilidade dos juvenis de Characiformes por oferecerem condições ideais para o desenvolvimento desses peixes, como a grande oferta de abrigo e a disponibilidade abundante de alimento.

- As principais fontes de carbono e nitrogênio no ambiente de herbáceas aquáticas para os juvenis das quatro espécies avaliadas são as plantas do grupo C₃.

- Os juvenis de Characiformes podem utilizar mais carbono proveniente das herbáceas do grupo C₄ do que suas larvas e seus adultos.

- Os juvenis de Characiformes ocupam patamares entre o 1º e o 2º nível trófico acima dos produtores na cadeia alimentar.

- A utilização dos isótopos de nitrogênio é fundamental para a determinação do nível trófico ocupado pelos organismos avaliados, embora fique evidente que as maiores diferenças ocorrem quando as espécies ingerem detritos.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abelha, M. C. F., Agostinho, A. A., Goulart, E. 2001. Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta Scientiarum*, 23 (2): 425-434.
- Adams, S. M., Kimmel, B. L. & Ploskey, G. R. 1983. Sources of organic matter for reservoir fish production: a dynamics analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40: 1480-1495.
- Araújo-Lima, C. A. R. M. 1984. *Distribuição espacial e temporal de larvas de Characiformes em um setor do rio Solimões/Amazonas próximo a Manaus, AM*. Dissertação de Mestrado, INPA/FUA, Manaus, Amazonas. 82pp.
- Araújo-Lima, C. A. R. M., Forsberg, B. R., Victoria, R. L. & Martinelli, L. A. 1986. Energy sources for detritivorous fishes in the Amazon. *Science*, 234: 1256-1258.
- Araújo-Lima, C. A. R. M. & Hardy, E. 1987. Aspectos biológicos de peixes amazônicos. VIII. A alimentação dos alevinos do Jaraqui. *Semaprochilodus insignis*. *Amazoniana*, 10 (2): 127-136.
- Ayres, M., Júnior, A. M., Ayres, D. L. & dos Santos, A. A. S. 2003. *BIOESTAT: Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biomédicas*. Sociedade Civil Mamirauá, MCT/CNPq, Belém, BR. 292pp.
- Bayley, P. B. 1989. Aquatic environment in the Amazon basin, with an analysis of carbon sources, fish production and yield. *Canadian Special Publication in Fisheries and Aquatic Sciences*, 106: 399-408.
- Benedito-Cecílio, E., Araújo-Lima, C. A. R. M., Forsberg, B. R., Bittencourt, M. M. & Martinelli, L. C. 2000. Carbon sources of Amazonian fisheries. *Fisheries management and ecology*, 7: 305-315.

- Benedito-Cecílio, E. & Araújo-Lima, C. A. R. M. 2002. Variation in the carbon isotope composition of *Semaprochilodus insignis*, a detritivorous fish associated with oligotrophic and eutrophic Amazonian rivers. *Journal of Fish Biology*, 60: 1603-1607.
- Bennemann, S. T., Casatti, L. & Oliveira, D. C. 2006. Alimentação de peixes: proposta para análise de itens registrados em conteúdos gástricos. *Biota Neotropica*, 6 (2): 1-8.
- Caraballo, P. 2010. *Papel da alça microbiana na dinâmica trófica de um lago de várzea na Amazônia*. Tese de doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 211pp.
- DeNiro, M. J & Epstein, S. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42:495-506.
- DeNiro, M. J & Epstein, S. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 45:341-351
- Esteves, F. A. 1988. *Fundamentos de limnologia*. Interciência: FINEP, Rio de Janeiro, BR. 575pp.
- Fernandez, J. A. 1993. *Fontes autotróficas de energia em juvenis de jaraqui. Semaprochilodus insignis (Schombugk, 1841) e curimatá, Prochilodus nigricans Agassiz, 1829 (Pisces: Prochilodontidae) da Amazônia Central*. Dissertação de Mestrado, Universidade do Amazonas/INPA, Manaus. 56pp.
- Ferreira, E. J. G. 1993. Composição distribuição e aspectos ecológicos da ictiofauna de um trecho do rio Trombetas, na área de influência da futura UHE Cachoeira Porteira, estado do Pará, Brasil. *Acta Amazonica*, 23 (1/4): 1-89.
- Forsberg, B. R., Araújo, C. A. R. M., Martinelli, L. A, Victoria, R. L. & Bonassi, J. A. 1993. Autotrophic carbon sources for fish of the central amazon. *Ecology*, 74 (3): 643-652.
- Goulding, M. 1980. *The fishes and the forest: explorations in Amazonian natural history*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London. 200pp.

Goulding, M., Carvalho, M. L & Ferreira, E. F. G. 1988. *Rio Negro: rich life in poor water Amazonian diversity and ecology as seen through fish communities*. Academic Publishing, California, SPB. 200pp.

Graça, M. A. S. & Canhoto, C. 2006. Leaf litter processing in low order streams. *Limnetica*, 25 (1-2): 1-10.

Hamilton, S. K., Lewis, W. M., Jr. & Sippel, S. J. 1992. Energy sources for aquatic animals in the Orinoco river floodplain: evidence from stable isotopes. *Oecologia*, 89: 324-330.

Hahn, N. S & Delariva, R. L. 2003. Métodos para a avaliação natural de peixes: o que estamos usando?. *Interciência*, 28 (2): 100-104.

Hyslop, E. J. 1980. Stomach contents analysis: a review of methods and their application. *Journal Fishes Biology*, 17: 411-429.

Junk, W. J. 1973. Investigations on the ecology and production-biology of the “floating meadows” (*Paspalo-Echinochloetum*) on the middle Amazon. Part II. The aquatic fauna in the root zone of floating vegetation. *Amazoniana*, 4 (1): 9-102.

Junk, W. J. 1980. Áreas inundáveis: um desafio para a limnologia. *Acta amazonica*, 10 (4): 775-795.

Junk, W. J. (Ed). 1997. *The Central Amazon floodplain*. Springer, Germany. 528pp.

Junk, W. J & Piedade, M. T. F. 1997. Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plant. In: Junk, W. J. (Ed.) *The central Amazon Floodplain: ecology of a pulsing system*. Ecological Studies. Springer, Berlin. 126: 147-185.

Junk, W. J & Robertson, B. A. 1997. Aquatic Invertebrates. In: Junk, W. J. (Ed.) *The central Amazon Floodplain: ecology of a pulsing system*. Ecological Studies. Springer, Berlin. 126: 279-298.

Kawakami, E. & Vazzoler, G. 1980. Método gráfico e estimativa de Índice alimentar aplicado no estudo de alimentação de peixes. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, São Paulo. 29: 205-207.

Koo, F. W. C. 2000. *Interações peixe/zooplâncton no lago Camaleão, um lago de várzea da Amazônia Central, Brasil*. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus. 91 pp.

Leite, R. G. 2000. *Alimentação e fontes autotróficas de energia das larvas de peixes no rio Solimões/Amazonas e suas áreas inundáveis*. Tese de doutorado Publicada, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade do Amazonas, Manaus. 118 pp.

Leite, R. G. & Araújo-Lima, C. A. R. M. 2000. A dieta das larvas de *Mylossoma aureum* e *M. duriventre* na Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 30 (1): 129-147.

Leite, R. G. & Araújo-Lima, C. A. R. M. 2002. Feeding of the *Brycon cephalus*, *Triportheus elongatus* and *Semaprochilodus insignis* (Osteichthyes, Characiformes) larvae in Solimões/Amazonas river and floodplain areas. *Acta Amazonica*, 32 (3): 499-515.

Leite, R. G., Araújo-Lima, C. A. R. M., Victoria, R. L. & Martinelli, L. A. 2002. Stable isotope analysis of energy sources for larvae of eight fish species from the Amazon floodplain. *Ecology of freshwater fish*, 11: 56-63.

Leite, R. G. 2004. A alimentação de juvenis de matrinxã, *Brycon amazonicus* (Pisces, Characidae) em áreas inundadas da Ilha da Marchantaria, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica*, 34 (4): 661-664.

Lowe-McConnell, R. H. 1999. *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais*. Edusp, São Paulo, Br. 534pp.

Manetta, G. I, Benedito-Cecílio, E., 2003. Aplicação da técnica de isótopos estáveis na estimativa da taxa de turnover em estudos ecológicos: uma síntese. *Acta Scientiarum*, 25 (1): 121-129.

- Martinelli, L. A., Victoria, R. L., Matsui, E., Forsberg, B. R & Mozeto, A. A. 1988. Utilização das variações naturais de $\delta^{13}\text{C}$ no estudo de cadeias alimentares em ambientes aquáticos princípios e perspectivas. *Acta Limnologia Brasiliensia*, 2: 859-882.
- Melack, J. M & Forsberg, B. R. 2001. Biogeochemistry of Amazon floodplain lakes and associated wetlands. In: McClain, M. E; Victoria, R. L; Richeis, J. E (Eds.) The biogeochemistry of the Amazon Basin. Oxford University Press, Oxford. 235-274 pp.
- Minagawa, M., Wada, E. 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48: 1135-1140.
- Mormul, R. P., Vieira, L. A., Junior, S. P., A, Monkolski & dos Santos, A. M. 2006. Sucessão de invertebrados durante o processo de decomposição de duas plantas aquáticas (*Eichhornia azurea* e *Polygonum ferrugineum*). *Acta Scientiarum - Biological Sciences*, 28 (2): 109-115.
- Moser, H. G.; Richards, W. J.; Cohen, D. M; Fahay, M. P; Kendall, Jr., A. W; Richardson, S. L. (Ed.). c1983. Ontogeny and systematic of fishes: based on International Symposium dedicated to the memory of Elbert Halvor Ahlstrom. Lawrence: American Society of Ichthyologists and Herpetologists. 760pp. (Special publication/American Society of Ichthyologists and Herpetologists, n° 1).
- Oliveira, A. C. B., Soares, M. G. M., Martinelli, L. A & Moreira, M. Z. 2006a. Carbon sources of fish in an Amazonian floodplain lake. *Aquatic Science*, 68: 229-238.
- Oliveira, A. C, Martinelli, L. A., Moreira, M. Z. & Cyrino, J. E. P. 2010. C_3 and C_4 source incorporation in Amazonian fish: contribution to dietary ecology studies. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, 30 (9): 1461-1465.
- Petry, P., Bayley, P. B & Markle, D. F. 2003. Relationships between fish assemblages, macrophytes and environmental gradients in the Amazon river floodplain. *Journal of Fish Biology*, 63: 547-579.

Raven, P. H; Evert, F. R & Eichorn, S. E. 1996. *Biologia Vegetal*. Guanabara/Koogan, Rio de Janeiro, 728pp.

Sánchez-Botero, J. I., Araújo-Lima, C. A. R. M. 2001. As macrófitas como berçário para a ictiofauna da várzea do rio Amazonas. *Acta Amazonica*, 31 (3): 437-447.

Santos, G. M & Ferreira, E. J. G. 1999. Peixes da Bacia Amazônica. Pp. 345-373. In: Lowe-McConnell, R. H (Ed). *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais*. Edusp, São Paulo, 534pp.

Sarakinos, H. C., Johnson, M. L & Vander Zanden, M. J. 2002. A synthesis of tissue-preservation effects on carbon and nitrogen stable isotope signatures. *Canadian Journal of Zoology*, 80:381-387.

Silva, J. V. V. 2004. *A utilização da microfauna associada a vegetação inundada pelas larvas de peixes na Amazônia Central*. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus. 42 p.

Sioli, H. 1968. Hydrochemistry and geology in the brazilian amazon region. *Amazoniana*. 1 (3): 267-277.

Soares, M. G. M. 1979. Aspectos ecológicos (alimentação e reprodução) dos peixes do igarapé do Porto, Aripuanã, MT. *Acta Amazonica*, 9 (2): 325-352.

Stripari, N & Henry, R. 2002. The invertebrate colonization during decomposition of *Eichhornia azurea* Kunth in a lateral lake in the mouth zone of Paranapanema river into Jurumirim Reservoir (São Paulo, Brazil). *Brazilian Journal of Biology*, 62 (2): 293-310.

Thomaz, S. M., Dibble, E. D., Evangelista, L. R, Higuti, J. & Bini, L. M. 2008. Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology*, 53: 358-367.

Vander Zanden, M. J., Cabana, G., & Rasmussen, J. B. 1997. Comparing trophic position of freshwater fish calculated using stable nitrogen isotope ratios ($\delta^{15}\text{N}$) and literature dietary data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54: 1142-1158.

Vander Zanden, M. J. & Rasmussen, J. B. 2001. Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: implications for aquatic food webs studies. *Limnology and Oceanography*, 46 (8): 2061-2066.

Yamamoto, K. C., Soares, M. G. M. & Freitas, C. E. C. 2004. Alimentação de *Triplotheus angulatus* (Spix & Agassiz, 1829) no lago Camaleão, Manaus, AM, Brasil. *Acta Amazonica*, 34 (4): 653-659.

Yossa, M. I., Araújo-Lima, C. A. R. M. 1998. Detritivory in two Amazonian fish species. *Journal of Fish Biology*, 52: 1141-1153.