

UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS  
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS  
PESQUEIRAS NOS TRÓPICOS

ESTRUTURA TRÓFICA DE PEIXES DO LAGO GRANDE,  
MANACAPURU, AM COM BASE NOS ISÓTOPOS ESTÁVEIS  
DE C E N.

FABIANE DE ALMEIDA SANTOS

MANAUS  
2009

UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS  
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS  
PESQUEIRAS NOS TRÓPICOS

FABIANE DE ALMEIDA SANTOS

ESTRUTURA TRÓFICA DE PEIXES DO LAGO GRANDE,  
MANACAPURU, AM COM BASE NOS ISÓTOPOS ESTÁVEIS  
DE C E N.

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Pesqueiras nos Trópicos da Universidade Federal do Amazonas, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ciências Pesqueiras, área de concentração Uso de Recursos Pesqueiros Tropicais.

Orientadora: Ana Cristina Belarmino de Oliveira

Manaus

2009

Ficha Catalográfica  
(Catalogação realizada pela Biblioteca Central da UFAM)

Santos, Fabiane de Almeida

S237e        Estrutura trófica de peixes do Lago Grande, Manacapuru, AM  
com base nos isótopos estáveis de C e N / Fabiane de Almeida  
Santos. - Manaus: UFAM, 2009.  
68 f.; il. color.

Dissertação (Mestrado em Ciências Pesqueiras) — Universidade  
Federal do Amazonas, 2009.

Orientadora: Prof. Dr. Ana Cristina Belarmino de Oliveira

1. Ictiofauna 2. Várzea - Amazônia 3. Ecologia de água doce I.  
Oliveira, Ana Cristina Belarmino de II. Universidade Federal do  
Amazonas III. Título

CDU 504.062(811.3)(043.3)

FABIANE DE ALMEIDA SANTOS

ESTRUTURA TRÓFICA DE PEIXES DO LAGO GRANDE,  
MANACAPURU, AM COM BASE NOS ISÓTOPOS ESTÁVEIS  
DE C E N.

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Pesqueiras nos Trópicos da Universidade Federal do Amazonas, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ciências Pesqueiras, área de concentração Uso de Recursos Pesqueiros Tropicais.

Aprovado em 29 de julho de 2009.

**BANCA EXAMINADORA**

Prof. Dr. Carlos Edwar de Carvalho Freitas, Presidente  
Universidade Federal do Amazonas

Dr. Rosseval Galdino Leite, Membro  
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

Prof. Dra. Maria Gercilia Mota Soares, Membro  
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

A minha mãe Francisca de Almeida Santos (em memória), pelo grande esforço e empenho na luta sofrida do dia a dia, para garantir um futuro melhor para mim e meus irmãos. Aos meus avos Domingas Paiva e João dos Santos (em memória), com os quais passei parte de minha infância e com eles aprendi a ter fé e esperança de que com trabalho árduo e força de vontade um amanhã melhor virá.

## AGRADECIMENTOS

A Deus pelo amor, bondade, força e sabedoria que me deu nos momentos difíceis em que tudo parecia obscurecido pelos obstáculos.

A Professora Dra. Ana Cristina Belarmino de Oliveira pela oportunidade, que mesmo sabendo das minhas limitações para esta linha de pesquisa depositou sua confiança e apoio incondicional em todos os momentos ao longo destes dois anos para a realização deste trabalho.

Ao Professor Dr. Carlos Edwar de Carvalho Freitas pela oportunidade e apoio.

A minha família de modo geral, mais em especial aquela que pra mim é uma das minhas almas gêmeas, aqui vai meu muito obrigado pelo amor, carinho, dedicação e muita paciência, com quem eu tenho a honra de compartilhar mais esta etapa, para você Cris e para essa coisinha fofa que é a Manuela, e que tem abrilhantado o palco da minha vida com seu toque angelical.

Aos meus amores Pedro, Lucius e Maximus pelo amor, carinho, apoio; pelo ombro e amor amigo, que me fizeram reanimar nos momentos em que tudo parecia meio cinza, principalmente ao Pedro pelo amor e dedicação dispensada para me ajudar na realização das análises estatísticas.

A todos os professores do Programa de Pós-graduação em Ciências Pesqueiras nos Trópicos, pelos ensinamentos, críticas e sugestões, aqui vai o meu carinho e o meu muito obrigado.

Aos companheiros de pós-graduação da minha turma: Dannie, Glória, Isabela, Monalisa, Wendel, especialmente a Valéria, Franmir e Angélica, pela amizade, carinho e por compartilharem comigo os momentos de tensão, ao longo destes dois anos de convívio.

Aos companheiros do Laboratório de Matérias Primas Aquícolas: Jesaías, Paulo, Ronan, Carlinha e Missilene pela ajuda e bons momentos de alegria que abrandaram o peso da responsabilidade nas horas de agonia.

Abro esta linha pra agradecer especialmente a um companheiro de laboratório, que sem o qual este momento não seria possível, Daniel Borges aqui vai o meu AGRADECIMENTO, pela AJUDA e apoio indispensável, desde o início.

As minhas amigas e amigos do peito: Helderlane (Helderjones), Márcia (Marcinha), Ana Carolina Sampaio (Carol), Mizael (Miza) e Alan (Amigão) pelas visitas ao laboratório, amigos que mesmo sem muito contato sempre me apoiaram, aqui vai meu carinho e meu muito obrigado.

AGRADEÇO

Que você seja um vendedor de sonhos. Ao fazer os outros sonhar, não tenha medo de falhar. E se falhar, não tenha medo de chorar. E, se chorar, repense a sua vida, mas não desista, dê sempre uma nova chance para si mesmo e para quem ama.

Augusto Cury

## RESUMO

A ecologia trófica fornece importantes informações sobre a composição da dieta e regime alimentar dos peixes. A análise isotópica pela sua precisão tem sido amplamente usada como uma eficiente ferramenta na investigação de teias tróficas em ecossistemas aquáticos, mensurando continuamente a posição trófica dos peixes. Este trabalho propõe investigar a estrutura trófica dos peixes do lago Grande com base na variação natural dos isótopos estáveis de carbono e nitrogênio. Os peixes e fontes alimentares foram coletados nos períodos de seca e cheia, no lago Grande, Manacapuru, AM. Foram determinadas a composição isotópica de C e N do músculo dorsal dos peixes, invertebrados, vertebrados, plantas e sedimento processados em laboratório. A composição isotópica classificou os peixes em níveis tróficos, para os quais se calculou a posição trófica, considerando um organismo “linha de base” oligochaeta. A composição isotópica em C e N dos peixes refletiu as fontes alimentares coletadas no lago. Os valores  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  das fontes variaram de - 11,27 a - 38,00 ‰ e - 0,70 a 9,49 ‰ respectivamente, encontrando-se as maiores frequências entre - 30 a - 25 ‰ e 4 a 8 ‰ respectivamente. Dentre as fontes somente as macrófitas  $\text{C}_3$  e decapodas (camarões) apresentaram valores diferentes entre os períodos. Os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  dos peixes não diferiram entre os períodos de cheia e seca, apresentando uma faixa de - 36,8 a - 27,9 ‰ e 4,2 a 11,6 ‰ respectivamente, com as maiores frequências entre - 32 a - 30 ‰ e 8 a 10 ‰ respectivamente. O  $\delta^{15}\text{N}$  dos peixes possibilitou a estruturação trófica da ictiofauna em três níveis acima dos produtores primários e revelou que cadeia alimentar é relativamente curta. A onivoria foi evidenciada para metade das espécies que compõem o 3º nível trófico, influenciando o tamanho da cadeia alimentar deste lago. Os dados conjuntos de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  dos peixes e suas fontes alimentares tornaram possível também mostrar a importância das plantas  $\text{C}_3$  para biomassa dos peixes.

**Palavras chave:** Várzea, ictiofauna, isótopos e posição trófica.

## ABSTRACT

The trophic ecology provides important information on diet composition and diet of fish. Isotopic analysis for its accuracy has been widely used as an efficient tool in the investigation of trophic webs in aquatic ecosystems, measuring continuously the trophic position of fish. This paper proposes to investigate the trophic structure of fish in the lake Grande based on the natural variation of stable isotopes of carbon and nitrogen. Fish and food sources were collected during periods of drought and flood, the Grande Lake, Manacapuru, AM. We determined the isotopic composition of C and N of the dorsal muscle of fish, invertebrates, vertebrates, plants and sediment processed in the laboratory. The isotopic composition ranked fish in trophic levels, for which calculated the trophic position, considering a body baseline Oligochaeta. The isotopic composition of C and N of the fish reflected the dietary sources collected in the lake. The values  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  of the sources ranged from - 11.27 to - 38.00 ‰ and 0.70 to 9.49 ‰ respectively, lying among the highest frequencies - 30 to - 25 ‰ and 4 to 8 ‰ respectively. Among the sources only macrophytes  $\text{C}_3$  and decapods (prawns) showed different values between the periods. The valor  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  of fish did not differ between the periods of flood and drought, with a range of - 36.8 to - 27.9 ‰ and 4.2 to 11.6 ‰, respectively, with the highest frequencies between - 32 to - 30 ‰ and 8 to 10 ‰ respectively.  $\delta^{15}\text{N}$  of fish allowed the trophic structure of the ichthyofauna in three levels above primary producers and revealed that the food chain is relatively short. The omnivory was observed for half of the species that comprise the 3<sup>rd</sup> trophic level, influencing the size of the food chain of this lake. The data sets  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  of fish and their food sources made it possible to also show the importance of  $\text{C}_3$  plants to fish biomass.

**Keywords:** Floodplain, ichthyofauna, isotopes and trophic position.

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Imagem do Satélite Land Sat da área de coleta.....	28
Figura 2. Histograma de frequência dos valores de $\delta^{13}\text{C}$ das fontes alimentares dos peixes coletados no lago Grande (períodos de novembro a dezembro 2006 e maio a julho de 2007).....	41
Figura 3. Histograma de frequência dos valores de $\delta^{15}\text{N}$ das fontes alimentares dos peixes coletados no lago Grande (períodos de novembro a dezembro 2006 e maio a julho de 2007).....	42
Figura 4. Histograma de frequência dos valores médios de $\delta^{13}\text{C}$ de 36 espécies de peixes no lago Grande (períodos de novembro a dezembro 2006 e maio a julho de 2007).....	43
Figura 5. Histograma de frequência dos valores médios de $\delta^{15}\text{N}$ de 36 espécies de peixes capturadas no lago Grande (períodos de novembro a dezembro 2006 e maio a julho de 2007).....	44
Figuras 6. Variáveis canônicas derivadas da função análise discriminante dos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ dos peixes e fontes primárias de carbono no lago Grande.....	48
Figura 7. Relação entre os valores médios de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ dos de peixes dos níveis tróficos: N2, N3, N4 e N5 e fontes alimentares ( $\bar{X} \pm S$ ) no período de cheia do lago Grande (Z=zooplâncton, Fito-s= fitoplâncton/seston, S=sedimento, Fito-f=fitoplâncton filamentoso, M-C <sub>3</sub> =macrófita aquática C <sub>3</sub> , FA-C <sub>3</sub> =floresta alagada C <sub>3</sub> , FA-C <sub>3n</sub> =floresta alagada C <sub>3</sub> fixadora de N, M-C <sub>3n</sub> =macrófita aquática C <sub>3</sub> fixadora de N, D=decapoda, Ar= Arachnida, I-C <sub>3</sub> =insetos C <sub>3</sub> , I-C <sub>3</sub> /C <sub>4</sub> =insetos C <sub>3</sub> /C <sub>4</sub> , I-C <sub>4</sub> =insetos C <sub>4</sub> e Mp=molusco pomaceae).....	50
Figura 7. Relação entre os valores médios de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ dos de peixes dos níveis tróficos: N2, N3, N4 e N5 e fontes alimentares ( $\bar{X} \pm S$ ) no período de cheia do lago Grande (Z=zooplâncton, Fito-s= fitoplâncton/seston, S=sedimento, Fito-f=fitoplâncton filamentoso, M-C <sub>3</sub> =macrófita aquática C <sub>3</sub> , FA-C <sub>3</sub> =floresta alagada C <sub>3</sub> , FA-C <sub>3n</sub> =floresta alagada C <sub>3</sub> fixadora de N, M-C <sub>3n</sub> =macrófita aquática C <sub>3</sub> fixadora de N, D=decapoda, Ar= Arachnida, I-C <sub>3</sub> =insetos C <sub>3</sub> , I-C <sub>3</sub> /C <sub>4</sub> =insetos C <sub>3</sub> /C <sub>4</sub> , I-C <sub>4</sub> =insetos C <sub>4</sub> e Mp=molusco pomaceae).....	50
Figura 8. Relação entre os valores médios de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ dos de peixes dos níveis tróficos: N2, N3, N4 e N5 e fontes alimentares ( $\bar{X} \pm S$ ) no período de seca do lago Grande (A-O= Anelidae (oligochaeta); B= Bufonidae; H= Hylidae; Ar= Arachnida, Mo=molusco; P=perifiton; T-p= Turbellaria (Planária); Z=zooplâncton, Fito-s= fitoplâncton/seston, S=sedimento, Fito-f=fitoplâncton filamentoso, M-C <sub>3</sub> =macrófita aquática C <sub>3</sub> , FA-C <sub>3</sub> =floresta alagada C <sub>3</sub> , FA-C <sub>3n</sub> =floresta alagada C <sub>3</sub> fixadora de N, M-C <sub>3n</sub> =macrófita aquática C <sub>3</sub> fixadora de N, D=decapoda, I-C <sub>3</sub> =insetos C <sub>3</sub> , I-C <sub>3</sub> /C <sub>4</sub> =insetos C <sub>3</sub> /C <sub>4</sub> e I-C <sub>4</sub> =insetos C <sub>4</sub> ).....	51

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Valores médios ( $\bar{X}$ ) e desvio padrão (S) de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ das fontes alimentares dos peixes, coletados no lago Grande no período de cheia (maio a julho de 2007).....	39
Tabela 2. Valores médios ( $\bar{X}$ ) e desvio padrão (S) de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ das fontes alimentares dos peixes, coletados no lago Grande no período de seca (novembro a dezembro de 2006).....	39
Tabela 3. Médias ( $\bar{X}$ ) e intervalo de confiança (I.C) dos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ das fontes alimentares dos peixes coletados nos períodos de seca e cheia (períodos de novembro a dezembro de 2006 e maio a julho de 2007).....	40
Tabela 4. Resultados do teste multivariado para os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ das fontes alimentares dos peixes coletados nos períodos de seca e cheia no lago Grande.....	40
Tabela 5. Valores médios ( $\bar{X}$ ) e desvio padrão (S) de comprimento padrão (CP), $\delta^{15}\text{N}$ , $\delta^{13}\text{C}$ e posição trófica (PT) de 36 espécies de peixes capturadas no lago Grande nos períodos de novembro a dezembro de 2006 e maio a julho de 2007.....	46
Tabela 6. Resultados da análise multivariada dos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ dos níveis tróficos comparando os períodos de seca e cheia do lago Grande.....	47

**SUMÁRIO**

1. INTRODUÇÃO .....	14
2. OBJETIVOS .....	18
3. REVISÃO DE LITERATURA.....	19
3.1 Método isotópico nos estudos de ecologia trófica .....	19
3.2 Estrutura trófica (Considerações Ecológicas) .....	21
3.3 Modelos para determinação de posição trófica.....	23
4. MATERIAL E MÉTODOS.....	28
4.1 Área de estudo .....	28
4.2 Caracterização do lago nos períodos de seca e cheia .....	29
4.3 Coletas .....	29
4.3.1 Coleta das fontes alimentares dos peixes.....	30
4.3.1.1 Plâncton .....	30
4.3.1.2 Macrófitas aquáticas e árvores da floresta alagada .....	31
4.3.1.3 Fauna de invertebrados e vertebrados.....	31
4.3.1.4 Sedimento .....	32
4.3.2 Coleta dos peixes .....	32
4.4 Preparação das amostras em laboratório .....	32
4.4.1 Peixes .....	32
4.4.2 Fontes alimentares dos peixes .....	33
5. Análise isotópica.....	33
6. Determinação da posição trófica dos peixes.....	34
7. Estrutura trófica da ictiofauna.....	35
8. Análise dos dados .....	36
9. RESULTADOS .....	37
9.1 Caracterização isotópica das fontes alimentares .....	37
9.2 Caracterização isotópica dos peixes .....	43
9.3 Estrutura trófica da ictiofauna.....	44
10. DISCUSSÃO .....	52
11. CONCLUSÃO .....	60
12. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	61

## 1. INTRODUÇÃO

Na Amazônia as áreas alagadas dos rios de água branca, localmente denominadas de várzea, são os ambientes mais produtivos, sendo responsáveis por cerca de 90% do total de peixes capturados pela pesca de subsistência e comercial (Bayley, 1998). Essas áreas sofrem grandes flutuações no nível de água produzindo grandes áreas de transição entre o sistema terrestre e o sistema aquático, provocando constantes mudanças nas condições ecológicas, influenciando o balanço de nutrientes, a cadeia trófica e o ciclo de energia (Junk, 1989; Santos *et al*, 1991).

Nessas áreas a pesca é uma das principais atividades econômica desenvolvida pelos ribeirinhos, é a de maior tradição e altamente relevante para estrutura sócio-econômica das populações tradicionais da região. Bayley (1998) estimou o potencial pesqueiro para toda a bacia em cerca de 420.000 t/ano. Além da pesca de subsistência, a pesca comercial, praticada por pescadores profissionais, abastecem os centros urbanos locais, mercados de outros estados e/ou países (Soares & Junk 2000).

Estudos de ecologia alimentar de peixes são de grande importância, pois ajudam a ter informações sobre o funcionamento de ecossistemas, especialmente quanto à posição na estrutura trófica de uma determinada espécie. Também auxiliam na compreensão de padrões biológicos específicos para serem utilizados no estabelecimento de medidas de preservação e conservação dos estoques pesqueiros.

Diversos estudos abordando a ecologia trófica de peixes têm sido realizados em áreas de várzea da região Amazônica, utilizando o método de análise de conteúdo estomacal (Honda, 1974; Soares *et al*, 1986; Carvalho 1981; Goulding & Carvalho, 1982). Esses estudos fornecem importantes informações sobre a composição da dieta e regime alimentar. Contudo, a análise de conteúdo estomacal determina somente o alimento que foi ingerido e não o que foi efetivamente incorporado aos tecidos. Isso dificulta a determinação de quais e quanto das

fontes alimentares disponíveis no habitat são importantes na alimentação das espécies (Oliveira, 2003).

A análise da composição isotópica de um animal reflete a sua história alimentar (Fry *et al*, 1999). Este método utiliza-se da variação natural entre os isótopos estáveis pesados e leves dos elementos como o  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  e  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ . Essa variação funciona como uma assinatura específica de cada matéria orgânica, sendo proveniente da discriminação entre os isótopos à medida que esta matéria sofre reações físicas, químicas e/ou biológicas. O processo de discriminação isotópico pode ser resumido como um enriquecimento ou deplecionamento de uma determinada matéria orgânica em relação a um dos isótopos (Martinelli *et al*, 1988).

A análise de composição isotópica vem auxiliando no delineamento e na compreensão da dinâmica trófica entre os organismos produtores, consumidores e decompositores nas teias alimentares de ecossistemas aquáticos (Benedito-Cecílio, *et al*, 2000; Leite *et al*, 2002; Oliveira *et al*, 2006). Possibilita também a determinação efetiva das fontes de carbono incorporadas aos tecidos dos peixes, quantificando as principais fontes de energia e estrutura trófica da cadeia alimentar por meio do posicionamento dos níveis tróficos dos seus componentes (Benedito-Cecílio *et al*, 2000; Benedito-Cecílio & Araújo-Lima, 2002, Leite *et al*, 2002 e Oliveira, 2003, Oliveira *et al*, 2006). Assim, a estrutura trófica agrupa as espécies em grupos funcionais quanto ao modo de alimentação, além de permitir a estimação do comprimento da cadeia alimentar (Cabana & Rasmussen, 1994; Gu *et al*, 1996; Vander Zanden *et al*, 1997; Jepsen & Winemiller, 2002; Vander Zanden & Fetzer, 2007).

Na Amazônia, o método de análise da abundância natural de isótopos estáveis já vem sendo utilizado para investigar as principais fontes autotróficas de energia dos peixes com grande sucesso, pois tem indicado de forma mais precisa dentre os alimentos consumidos, aquele que foi assimilado (Araújo-Lima *et al*, 1986; Padovani, 1992; Forsberg *et al*, 1993; Fernandez, 1993; Araújo-Lima & Goulding, 1998; Benedito-Cecílio, *et al*, 2000; Leite *et al*,

2002; Oliveira, 2003; Oliveira *et al*, 2006). Mas, ainda são poucos os estudos direcionados para a determinação da posição trófica dos peixes nos lagos de várzea. Informações importantes têm sido publicadas sobre a estimativa dos níveis tróficos de oito espécies de peixes em estágios larvais comparando os dados de conteúdo estomacal com os de composição isotópica (Leite *et al*, 2002) e sobre o fracionamento isotópico do tambaqui (*Colossoma macropomum*) em ambiente natural (lago Camaleão) e em laboratório (Oliveira, 2003).

Os estudos para determinação da estrutura trófica de peixes são essenciais para a compreensão das vias de transferência de massa e fluxo de energia nos ecossistemas (Vander Zanden & Rasmussen; 1999). Um contínuo mensuramento da posição trófica de um organismo pode ser determinado pela relação entre o valor do enriquecimento dos isótopos estáveis de nitrogênio da presa e do predador (Minagawa & Wada, 1984; Fry *et al*, 1999; Vander Zanden & Rasmussen, 1999). Portanto o conhecimento sobre a posição trófica dos peixes de ecossistemas aquáticos de áreas alagáveis permitirão a compreensão da complexa ecologia trófica desses sistemas.

O Lago Grande, objeto dessa pesquisa é um lago de várzea, com sua dinâmica controlada de acordo com regime hidrológico. Apresenta todas as características inerentes a um sistema de áreas alagáveis, como também tem um papel de extrema importância na atividade pesqueira regional e local. As comunidades ribeirinhas utilizam o lago como local de pesca, sendo essa atividade o principal meio econômico de sobrevivência. Somado a essas características, o lago Grande, pela sua localização, a margem do trajeto do gasoduto Coari-Manaus, está sujeito a prováveis impactos inerentes ao transporte de petróleo e gás natural da base petrolífera do rio Urucu. Neste contexto, assegurar a manutenção das condições ambientais desta área exige esforços para gerar informações científicas, que possam ser

utilizadas, se necessárias, para minimizar os possíveis danos ao meio ambiente e principalmente a ictiofauna.

Dentro deste contexto, este trabalho propõe investigar a estrutura trófica dos peixes do lago Grande com base na variação da abundância natural dos isótopos estáveis de carbono e nitrogênio. As informações geradas serão importantes para compreensão das interações tróficas, que serão utilizadas para subsidiar o manejo sustentável de populações de peixes em lago de várzea.

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1 Geral**

Gerar informações sobre a estrutura trófica da ictiofauna com base na composição isotópica de carbono e nitrogênio do lago Grande para compreensão das interações tróficas, que serão utilizadas para subsidiar o manejo sustentável de populações de peixes.

### **2.2 Específicos**

1. Determinar a composição isotópica do carbono e do nitrogênio das principais espécies de peixes do lago Grande nos períodos de seca e cheia;
2. Identificar as principais fontes de alimentos disponíveis aos peixes no lago Grande nos períodos de seca e cheia;
3. Determinar a composição isotópica do carbono e do nitrogênio das fontes alimentares dos peixes nos períodos de seca e cheia;
4. Determinar a posição trófica das principais espécies de peixes do lago Grande nos períodos de seca e cheia.

### 3. REVISÃO DE LITERATURA

#### 3.1 Método isotópico nos estudos de ecologia trófica

A análise isotópica tem sido amplamente usada como uma eficiente ferramenta na investigação das teias tróficas em ecossistemas aquáticos (Fry & Sherr, 1984; Fry *et al*, 1999; Gu *et al*, 1996; Leite *et al*, 2002; Manneta *et al*, 2003; Vander Zanden *et al*, 1997; Vander Zanden & Fetzer, 2007). É, uma das condições básicas para o uso de isótopos estáveis em estudos de ecologia alimentar baseia-se na premissa de que existe uma variação natural entre o isótopo mais pesado (raro) e o mais leve (abundante) decorrente da ciclagem da matéria orgânica, na qual ocorre uma discriminação desses isótopos. Essa variação resultante da discriminação caracteriza isotopicamente as matérias orgânicas, sendo a razão isotópica utilizada como traçador natural (Oliveira, 2003).

Os isótopos estáveis mais utilizados em estudos ambientais são os de carbono e nitrogênio, cujo uso combinado tem se revelado eficiente nos estudos de ecologia alimentar em ambientes aquáticos (Deniro & Epstein, 1981; Fry & Sherr, 1984; Fry, 1991; France, 1995). A composição isotópica da matéria orgânica é mensurada ou detectada pelo espectrômetro de massa, que determina a razão entre o isótopo pesado e o leve de uma amostra, em comparação a um padrão internacional. Padrão este, que para o carbono é o PDB, um fóssil de *Belemnitella americana* da formação Peedee da Carolina do Sul (EUA) e para o nitrogênio é o ar atmosférico. A composição isotópica é expressa pela notação delta ( $\delta$ ), em partes por mil (‰), que por se tratar de uma relação entre a razão da amostra e de um padrão pode ser positiva ou negativa (Martinelli *et al*, 1988). Na utilização dos isótopos estáveis, como metodologia em estudos alimentares, é requerido que as fontes que compõem a dieta do animal em questão tenham sinais isotópicos distintos. Nos ecossistemas aquáticos, as plantas

aquáticas e, direta ou indiretamente, as terrestres são as fontes primárias de energia utilizadas pelos animais (Boutton, 1991; Forsberg *et al*, 1993).

As plantas apresentam grupos distintos quanto a sua caracterização isotópica, principalmente com relação aos valores de  $\delta^{13}\text{C}$ . As plantas  $\text{C}_3$  e  $\text{C}_4$  apresentam mecanismo fisiológico que discriminam diferentemente o carbono atmosférico. No ciclo fotossintético  $\text{C}_3$  as plantas fixam o carbono via ciclo de Calvin e discriminam o  $^{13}\text{CO}_2$ , apresentando um valor médio de  $\delta^{13}\text{C}$  de  $-27\text{‰}$ , enquanto que as plantas do ciclo  $\text{C}_4$  fixam  $\text{CO}_2$  via ciclo de Hatch-Slack, no qual ocorre uma menor discriminação do  $^{13}\text{CO}_2$ , originando um valor médio de  $\delta^{13}\text{C}$  de  $-13\text{‰}$  (Boutton, 1991).

Em estudos de ecologia alimentar a composição isotópica em carbono do tecido muscular dos peixes é comparada com a composição isotópica de suas fontes alimentares, assumindo que, os organismos das teias alimentares refletem a razão isotópica de suas fontes de energia (Fry & Sherr, 1984; Vander Zanden *et al*, 1997). Assim os diversos componentes da teia trófica, refletem o  $\delta^{13}\text{C}$  das suas fontes de energia, com pequenas diferenças, ou fracionamento, enriquecendo de 0,2 a 1‰ a cada nível trófico (Deniro & Epstein, 1978). Esta transferência conservativa do carbono é uma característica útil para identificar as diferentes fontes de energia das teias alimentares em ecossistemas em que as fontes apresentam diferenças significativas nos seus valores isotópicos (Deniro & Epstein, 1978; Fry & Sherr, 1984; Vander Zanden *et al*, 1997).

O  $\delta^{15}\text{N}$ , por sua vez, oferece a possibilidade de traçar a estrutura trófica na teia alimentar. A cada transferência trófica há um incremento para o nitrogênio de 1,3 a 5,3 ‰, com média de 3,4 (Minagawa & Wada, 1984), este resultado médio de fracionamento para o  $\delta^{15}\text{N}$  foi corroborado por Post (2002). Este isótopo por ser fracionado consistentemente ao longo da teia trófica, permite inferências sobre a posição trófica dos consumidores.

### 3.2 Estrutura trófica (Considerações Ecológicas)

Para se entender o conceito de estrutura trófica é preciso entender claramente o conceito de rede ou teia alimentar, qual seja, o conjunto das relações tróficas que ocorrem entre os seres vivos que compõem um ecossistema, mediante os quais a energia de um nível é transferida a outro, ou seja, várias cadeias alimentares que podem se inter-relacionarem formando um complexo sistema de teia (Overbeck, 2000). A estrutura trófica em muitos estudos desenvolvidos pela ecologia de peixes é conceitualmente definida como “agrupamento de espécies em “grupos funcionais quanto ao modo de alimentação”, “unidades tróficas”, “posições tróficas”, “status tróficos” e “categorias ictiotróficas” (Gasalla & Soares, 2001). Porém, a posição trófica é uma variável contínua, que quantifica o número de passos ou transferências tróficas, ou seja, determina quantas vezes a biomassa consumida por um organismo foi processada metabolicamente dentro da cadeia alimentar. Assim espécies com a mesma posição podem ser agrupadas em guildas tróficas que servem como agrupamento funcional análogo ao de nível trófico, com a diferença que as espécies assumem valores de posição trófica (Vander Zanden *et al*, 1997; Lake *et al*, 2001; Post, 2002). O conceito de guilda define um grupo de espécies sem considerar sua posição taxonômica e que exploram a mesma classe de recurso ambiental de modo semelhante (Fauth *et al*, 1996). Entretanto, as posições tróficas estão diretamente relacionadas com o nível trófico, que conceitualmente é a posição que um organismo ocupa em uma cadeia alimentar, sendo categorizada pela forma como este obtém sua energia. Portanto o nível trófico indica a transformação em energia química da dieta de um consumidor em biomassa ao longo das cadeias, energia esta que é transferida inicialmente dos produtores primários a consumidores primários, dos consumidores primários a consumidores secundários, dos consumidores secundários a consumidores terciários e assim sucessivamente e normalmente em um ecossistema é considerado o máximo de quatro níveis tróficos (Gerking, 1994).

As teias alimentares são macrodescritores das interações alimentares da comunidade que podem ser usadas para mapear o fluxo de materiais e nutrientes em ecossistemas, identificando as ligações tróficas importantes dentro de uma assembléia de consumidores, além de definir uma estrutura trófica que pode ser comparada com outros sistemas (Jepsen & Winemiller, 2002). Assim nas pesquisas ecológicas a estrutura trófica de comunidades de peixes já foi bastante investigada através da metodologia convencional, baseada em resultados qualitativos e quantitativos da dieta. Mais recentemente, com o desenvolvimento da técnica de isótopos estáveis surgiu uma nova abordagem na determinação dos níveis tróficos dentro das comunidades, inovando os trabalhos de fluxo de energia (Rezende *et al*, 2008, Vander Zanden & Rasmussen, 2001). Portanto esta nova abordagem utilizada para investigar estrutura trófica de teias se tornou amplamente aplicada em ecologia, pois captura interações complexas como a onivoria trófica (Kling *et al*, 1992; Cabana & Rasmussen, 1994; Cabana & Rasmussen, 1996).

As abordagens conceituais de teia e cadeia alimentar são dominantes para representar estrutura trófica e relações alimentares em toda a comunidade (Vander Zanden & Rasmussen, 1999). Mas, ainda existe uma lacuna na abordagem de cadeia alimentar, que se refere a sua incapacidade de integrar a complexidade que caracteriza a onivoria em ecossistemas naturais (Polis & Strong, 1996; Vander Zanden & Rasmussen, 1996, 1999).

### 3.3 Modelos para determinação de posição trófica

A determinação do nível trófico dos organismos é um importante componente de investigação ecológica de interações tróficas de comunidades. O mensuramento contínuo da posição trófica de um organismo pode ser obtido através de duas maneiras. A primeira é por meio da composição da dieta usando estimativas da posição trófica dos organismos presa e dados volumétricos de conteúdo estomacal. Neste caso o estudo exige um grande número de amostras e coletas em períodos que representem o ciclo de vida do animal. A segunda é obtida através da relação existente entre o valor do enriquecimento do isótopo estável de nitrogênio da presa e do predador (Vander Zanden & Rasmussen, 1996).

O fracionamento trófico é definido como a diferença entre o valor isotópico do tecido animal e o de sua dieta (Deniro & Epstein, 1978), sendo uma variável indispensável para as estimativas de modelos de posição trófica.

Oliveira (2003) estudando as fontes de energia e sua incorporação nos tecidos do tambaqui (*Colossoma macropomum*) determinou o fracionamento do  $^{13}\text{C}$  ( $\Delta^{13}\text{C}_{\text{tecido-estômago}}$ ) para os períodos de enchente, vazante, seca e cheia, que foram de 2,5; 2,5 e 2,7 ‰, diminuindo para 0,9 ‰ na cheia, enquanto que o fracionamento do  $^{15}\text{N}$  ( $\Delta^{15}\text{N}_{\text{tecido-estômago}}$ ) variou sazonalmente de 1,6 a 2,8 ‰. Em laboratório a mesma autora calculou o valor de fracionamento do  $^{13}\text{C}$  para o músculo do tambaqui de 1,6 ‰ em relação à incorporação da dieta  $\text{C}_3$ , enquanto que o fracionamento para o  $^{15}\text{N}$  desta mesma dieta foi de 4,6 ‰. Para a dieta  $\text{C}_4$  oferecida aos peixes o fracionamento do  $^{13}\text{C}$  no músculo foi de -5,1 ‰, enquanto que o fracionamento para o  $^{15}\text{N}$  desta dieta foi de 2,0 ‰.

Vanderklift & Ponsard (2003) estudando as fontes de variação no enriquecimento do  $\delta^{15}\text{N}$  de consumidores e sua dieta, fizeram uma revisão de literatura e compilaram 134 estimativas de fracionamentos ( $\Delta$ ) de diversos grupos de animais, dentre os quais estavam mamíferos, pássaros, crustáceos, insetos e peixes, cujo valor médio destas estimativas de

fracionamentos para este estudo foi de 2,54 ‰, valor bem menor do que o registrado anteriormente por Minagawa & Wada (1984) e Post (2002).

O  $\delta^{15}\text{N}$  dos produtores primários apenas não é suficiente para inferir a posição trófica de consumidores, principalmente pelo fato de que é altamente variável entre e dentro sistemas ao longo do tempo (Cabana & Rasmussen, 1996).

A partir do reconhecimento desta grande variação dos sinais isotópicos do  $\delta^{15}\text{N}$  entre diferentes ecossistemas, foram desenvolvidos métodos para ajustar esta variação, a fim de evitar seu efeito nos padrões isotópicos no momento da interpretação dos resultados obtidos. Desta forma os modelos de determinação de posição trófica evoluíram até aqueles que empregam pequenos organismos, representando a “linha de base” na cadeia alimentar como padrão para reduzir o efeito desta variação (Cabana & Rasmussen, 1996; Vander Zanden *et al*, 1997; Post 2002).

Diversas pesquisas têm estudado as estruturas tróficas de cadeia alimentares de peixes, utilizando o nitrogênio como indicador e descritor da posição trófica. Fry *et al*, (1999) estudando a comunidade de peixes do lago Okeechobee na Florida determinou os níveis tróficos das espécies variando de herbívoro (nível trófico 2) para carnívoros (nível trófico 3) a piscívoros (nível trófico 4 a 4,3). Um número similar de níveis tróficos foi encontrado por Gu *et al*, (1996), que foi de quatro níveis tróficos para o lago Apoka também na Florida, ambos usando simplesmente o nitrogênio  $\delta^{15}\text{N}$  como indicador do nível trófico. Já Cabana & Rasmussen (1994) estimaram o nível trófico de peixes do lago Trout, através da composição isotópica do  $^{15}\text{N}$  dos peixes, mostrando que a presença ou ausência de peixes forrageiros pelágicos e de uma espécie de crustáceo (*Mysis relicta*) no lago são determinantes para a estimação de posições tróficas neste ambiente.

Um outro método aplicando o  $\delta^{15}\text{N}$  na determinação de posição trófica foi proposto por Vander Zanden *et al* (1997), no qual estes estimaram a posição trófica de oito espécies de

peixes de 36 lagos em Ontário e Quebec, usando dados de trabalhos publicados sobre composição isotópica, utilizando valores de  $\delta^{15}\text{N}$  e de análises de conteúdo estomacal, em um estudo comparativo. Levando em consideração a alta variação do  $\delta^{15}\text{N}$  dos produtores primários, os resultados das composições isotópicas de  $^{15}\text{N}$  dos peixes foram interpretados com relação ao valor de composição isotópica de  $^{15}\text{N}$  de uma espécie de mexilhão. Esta espécie de mexilhão foi considerada o organismo “linha de base” utilizado para estimar a posição trófica de cada uma das espécies dos lagos e os resultados das estimativas das posições tróficas das espécies de ambos os métodos foram semelhantes, com os valores médios variando de 3,38 (*Lepomis gibbosus*) a 4,40 (*Stizostedion vitreum*).

Conceitualmente o organismo “linha de base” é o ponto referencial para calcular a posição trófica, pois integra a variabilidade temporal do  $\delta^{15}\text{N}$  dos produtores primários, representando a média da assinatura do  $\delta^{15}\text{N}$  na base da cadeia alimentar. Assim um organismo “linha de base” é aquele que dentre as fontes alimentares dos peixes apresenta o menor valor de  $\delta^{15}\text{N}$  e que conseqüentemente tem um menor valor de fracionamento dentre os consumidores primários, funcionando como o fracionamento básico para os demais níveis tróficos da cadeia. Portanto a escolha de um organismo “linha de base” adequado para referência é uma condição importante para a aplicação de isótopos estáveis em estudos tróficos, pois um bom organismo “linha de base”: (1) integra mudanças isotópicas em uma escala temporal próxima a do consumidor secundário de interesse; (2) devem ser coletados no mesmo período de tempo que o consumidor secundário de interesse e (3) captura a variabilidade espacial que contribui para o sinal isotópico do consumidor secundário de interesse (Post, 2002).

Vander Zanden *et al* (1997) demonstraram ao utilizar um organismo “linha de base” no modelo de estimativa de posição trófica, a eficácia do  $\delta^{15}\text{N}$  na determinação de posições tróficas de peixes de ecossistemas aquáticos. Além de comprovarem que sua aplicação como

um traçador da posição trófica, reduz erros observados no método tradicional de conteúdo estomacal. Portanto é um método que exige um menor esforço e tempo na obtenção dos dados, apresentando respostas mais confiáveis com relação a real posição dos componentes da cadeia alimentar.

Seguindo essa concepção de modelo para estimação de posições tróficas utilizando um organismo “linha de base” Manneta *et al* (2003) compararam dados de conteúdo estomacal com dados de  $\delta^{15}\text{N}$  para estimar a posição trófica de espécies de peixes da planície de inundação do rio Paraná, usando como “linha de base” à média do  $\delta^{15}\text{N}$  das fontes autóctones e alóctones. Estes autores encontraram para o  $\delta^{15}\text{N}$ , posições tróficas que variaram de 2,1 (*Loricariichthys platymetopon*,) a 3,8 (*Auchenipterus osteomystax*), enquanto que as obtidas para dados de conteúdo estomacal variaram de 2,0 (*Schizodon borellii* e *Loricariichthys platymetopon*) a 3,9 (*Serrasalmus marginatus*). Ambos os resultados permitiram categorizar as espécies como consumidoras primárias (*Loricariichthys platymetopon*, *Schizodon borellii*, *Leporinus lacustris* e *Leporinus friderici*) e consumidoras secundárias (*Auchenipterus osteomystax*, *Iheringichthys labrosus* e *Serrasalmus marginatus*).

Na Amazônia Leite *et al* (2002) investigaram as fontes de energia e estimaram o nível trófico em estágios larvais das espécies de *Mylossoma duriventre*; *Mylossoma aureum*; *Triportheus angulatus*; *Brycon cephalus*; *Liposarcus pardalis* e engraulídes, utilizando o modelo de Vander Zanden *et al* (1997). Consideraram como valor para organismo “linha de base” o valor médio das plantas. Seus resultados utilizando  $\delta^{15}\text{N}$  demonstraram que as larvas destas espécies apresentam nível trófico variando de 2,0 a 4,1.

Seguindo esta mesma linha, mas tendo como foco principal o fracionamento, outros estudos consideraram as fontes de variação que influenciam os valores de fracionamento do  $\delta^{15}\text{N}$ , variável extremamente importante para o cálculo de posições tróficas. Os quais levantam a questão da especificidade das espécies ou de grupos taxonômicos similares quanto

aos seus valores de fracionamento, como um fator útil para diminuir as fontes de erro das estimativas de posições tróficas, embora ainda haja diferenças entre espécies do mesmo grupo (Vanderklift & Ponsard, 2003; Vander Zanden & Rasmussen, 1999). Esta adequação ou correção dos valores de fracionamento do  $\delta^{15}\text{N}$ , através da utilização de um organismo “linha de base” é indispensável na aplicação de modelos de mistura para determinar a contribuição relativa das potenciais fontes alimentares, pois o organismo “linha de base” corrige os valores de fracionamento em  $\delta^{15}\text{N}$  das fontes antes da sua incorporação nestes modelos.

E como os peixes tropicais estão submetidos a uma grande variabilidade ambiental, estes respondem a essa variabilidade com atributos comportamentais e fisiológicos que introduzem variações em seu sinal isotópico. Portanto dada à elevada diversidade de espécies, plasticidade alimentar e o oportunismo forrageiro inerente em muitas teias alimentares aquáticas tropicais, estimativas detalhadas de links alimentares da comunidade continuam a ser um desafio (Jepsen & Winemiller, 2002).

## 4. MATERIAL E MÉTODOS

### 4.1 Área de estudo

A área de estudo compreende o lago Grande situado à margem esquerda do rio Solimões e a direita do rio Manacapuru, distante cerca de 20 km do Município de Manacapuru, AM, BR (Figura 1). Em virtude das diferenças marcantes de habitats no lago entre os períodos do ciclo hidrológico, principalmente no período de seca, o lago Grande pode ser considerado e tratado como um dos lagos que fazem parte do complexo lacustre que forma o lago Grande de Manacapuru, constituído por lagos, paranás, furos e igarapés com área estimada em torno de 420 km<sup>2</sup>. No complexo lacustre os lagos são interligados entre si e recebem nomes diferentes conforme sua localização. É um lago margeado por outros corpos de água e entrecortado por médios e pequenos paranás recebendo várias denominações como: Jaitêua de cima, Jaitêua de baixo e São Lourenço.

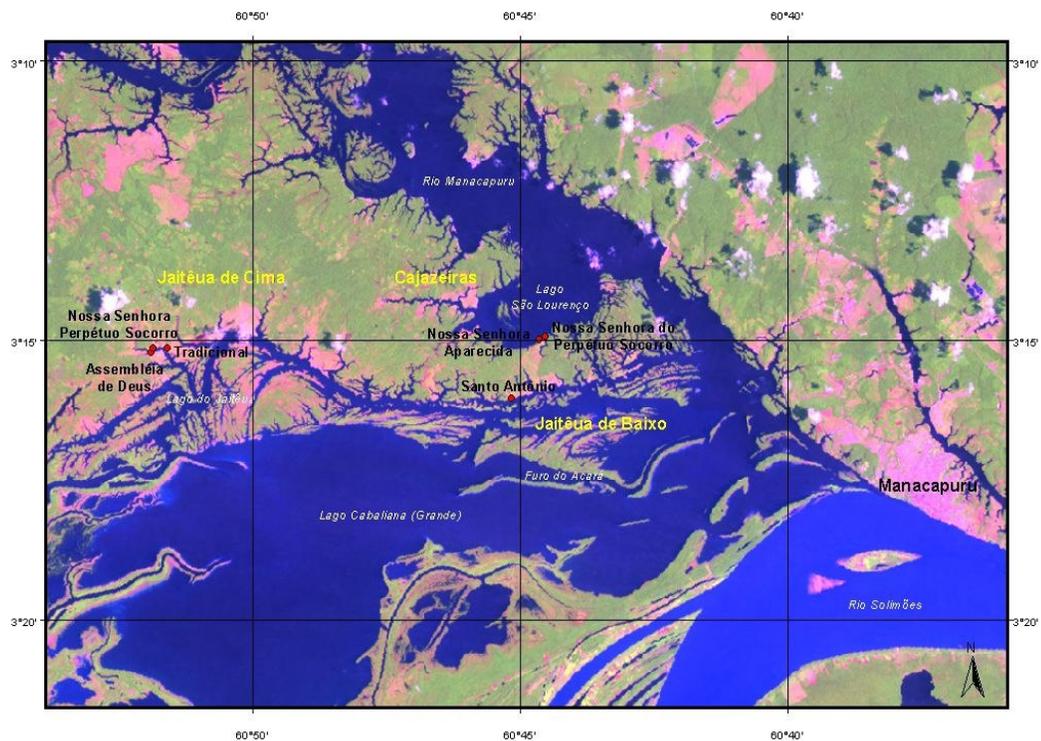


Figura 1 – Imagem do Satélite Land Sat da área de coleta.

## 4.2 Caracterização do lago nos períodos de seca e cheia

No período de seca (novembro e dezembro de 2006) o lago apresenta-se fragmentado em pequenos lagos de difícil acesso com espaço restrito, onde a diversidade de ambientes aquáticos diminui consideravelmente se comparada ao período de cheia. Este período apresenta poucas espécies de macrófitas aquáticas e capins flutuantes (*Eichhornia crassipes*, *Pistia estratiotes*, *Salvinia auriculata*, *Echinochloa polystachya*, *Paspalum sp.*) compondo a vegetação circundante. Os capins se localizam nas margens formando bancos e as poucas espécies de macrófitas ficam dispersas na água. Neste período a conexão do lago com o rio é feita por meio de paranás e furos.

No período de cheia (maio e julho de 2007) o lago perde a restrição espacial presente na seca e se transforma em um grande e complexo lago com diversos ambientes, dentre os quais estão à floresta alagada, os bancos de macrófitas aquáticas e os ambientes de água aberta, caracterizando-o como um período de alta produtividade por disponibilizar a ictiofauna uma grande oferta de itens alimentares como frutos, sementes, insetos e outros. A entrada da água no lago ocorre à medida que o nível da do rio aumenta, carreando grandes quantidades de material em suspensão para dentro do lago. Essas condições dificultam a análise das amostras de fito e zooplâncton.

## 4.3 Coletas

Todas as coletas foram realizadas nos períodos de seca e cheia durante as excursões do projeto “*Biologia e Ecologia de Peixes de Lago de Várzea: Subsídios para Conservação e Uso dos Recursos Pesqueiros da Amazônia*”, da Sub-Rede de Pesquisa “*Bases para a Sustentabilidade da Pesca na Amazônia*”. Na época de cheia as coletas foram realizadas na margem da floresta alagada, nos bancos de macrófitas aquáticas e na água aberta. No período

de seca, com as mudanças drásticas dos ambientes, as coletas foram realizadas na água aberta e bancos de macrófitas.

#### **4.3.1 Coleta das fontes alimentares dos peixes**

A escolha das possíveis fontes alimentares dos peixes a serem coletadas no lago Grande foi realizada a partir daquelas relatadas na literatura. As coletas foram realizadas nos diferentes ambientes (margem da floresta alagada, nos bancos de macrófitas aquáticas e na água aberta), nas proximidades dos locais onde eram realizadas as capturas dos peixes, conforme o descrito abaixo:

##### **4.3.1.1 Plâncton**

Nas coletas de plâncton foram utilizadas redes de fitoplâncton com abertura de 20  $\mu\text{m}$  e redes de zooplâncton com abertura de 55  $\mu\text{m}$ . Estas redes lançadas na água a certa distância do bote permitiram o arrasto sub-superficial em baixa velocidade, para obtenção de amostras de água com maiores concentrações de fito e zooplâncton, com volume de água de aproximadamente 20 L.

As amostras de água no laboratório foram então submetidas a um processo de filtragem em uma bateria de oito redes (500  $\mu\text{m}$ ; 330  $\mu\text{m}$ ; 120  $\mu\text{m}$ ; 80  $\mu\text{m}$ ; 60  $\mu\text{m}$ ; 30  $\mu\text{m}$ ; 20  $\mu\text{m}$  e 10  $\mu\text{m}$ ) com a finalidade de separar as impurezas do fitoplâncton e do zooplâncton. Nesse processo as amostras de água foram filtradas em um balde de 20 L iniciando a bateria com a rede de 500  $\mu\text{m}$  até a rede 30  $\mu\text{m}$ . As amostras de zooplâncton obtidas das malhas de 60 a 30  $\mu\text{m}$  foram analisadas em lupa para verificar o grau de impureza, separando assim as amostras limpas. A água resultante da filtragem da malha de 30  $\mu\text{m}$  passou pelo processo de filtragem na rede de 20  $\mu\text{m}$  com o auxílio de um aparelho de sucção a vácuo (modelo Aspiramax). O mesmo procedimento foi repetido para a malha de 10  $\mu\text{m}$ . Como as amostras

de fitoplâncton foram obtidas apenas pela filtragem em malhas de 20  $\mu\text{m}$  e 10  $\mu\text{m}$  sem haver separação de material algal e de detritos foram designadas de fitoplâncton/seston, já que o seston é considerado como fitoplâncton vivo + detrito (Calheiros, 2003). Todas as amostras foram acondicionadas em recipientes plásticos de 15 ml, identificadas com etiquetas para serem refrigeradas e transportadas até o Laboratório de Matérias Primas Aquícolas (LAMPAQ-UFAM).

#### **4.3.1.2 Macrófitas aquáticas e árvores da floresta alagada**

Das plantas presentes nas áreas de transição entre o sistema terrestre e o aquático foram retiradas amostras com caules, folhas, inflorescência, sementes e frutos. No caso das macrófitas flutuantes foram retiradas amostras da planta inteira e das fixas e submersas foram coletadas amostras com folhas, talos, raiz, inflorescência, sementes e frutos, quando presentes. Foram preparadas exsicatas para realizar a identificação correta das espécies em laboratório por especialistas.

#### **4.3.1.3 Fauna de invertebrados e vertebrados**

Os invertebrados (insetos, moluscos, crustáceos, zooplâncton, arachnida e etc.) e pequenos vertebrados (anfíbios) foram coletados nos diferentes ambientes (bancos de macrófitas, margem do lago, floresta alagada, sedimento e na água aberta) com auxílio de puçás, rapixé, armadilhas e redinhas. Todo o material foi triado em bandeja transluminada de madeira e acrílico e as amostras separadas em recipientes plásticos para a identificação em laboratório com o auxílio de especialistas. Foram coletadas amostras totais dos organismos (corpo inteiro), exceto para camarões e moluscos os quais tiveram, respectivamente, o exoesqueleto e a concha removidos, e apenas o tecido muscular foi analisado. As amostras foram armazenadas em caixas de isopor ou freezers e transportadas ao LAMPAQ-UFAM

#### **4.3.1.4 Sedimento**

As amostras de sedimento foram obtidas do fundo do lago com o uso de uma draga tipo Petersen. O material coletado foi peneirado em uma malha de 500  $\mu\text{m}$  para a retirada de partículas como restos de plantas, animais, pedras e outros. As amostras foram armazenadas em caixas de isopor ou freezers e transportadas até o laboratório, onde foram diluídas com água destilada para a separação do material arenoso por sedimentação.

#### **4.3.2 Coleta dos peixes**

Os peixes foram coletados com baterias de malhadeiras com tamanho de malhas de 30 a 130 mm entre nós, expostas durante um período de 24 horas, com despescas a cada 6 horas. Os peixes capturados foram identificados com auxílio de chaves taxonômicas, pesados e medidos com precisão de 0,01 g e 0,1 cm e etiquetados. Dos exemplares das espécies de peixes capturadas foram retiradas amostras do músculo dorsal, que foram acondicionadas em sacos plásticos, etiquetadas, armazenadas em caixas de isopor ou freezers e transportadas ao LAMPAQ-UFAM.

### **4.4 Preparação das amostras em laboratório**

#### **4.4.1 Peixes**

No LAMPAQ-UFAM as amostras foram secas em estufa de circulação forçada a 55°C e moídas em almofariz e pistilo até a forma de pó fino. Todas as amostras depois de trituradas foram armazenadas em tubos ependorfes<sup>®</sup> para posterior análise de composição isotópica de carbono e nitrogênio.

#### 4.4.2 Fontes alimentares dos peixes

As amostras foram submetidas em Laboratório (LAMPAQ-UFAM) a um processo de limpeza com água destilada, quando necessário, e seca em estufa de circulação forçada a 55 °C para serem posteriormente trituradas até a forma de pó fino com auxílio de pistilo e almofariz. Após o processo de trituração as amostras foram armazenadas em tubos ependorfes<sup>®</sup> para posterior análise de composição isotópica de carbono e nitrogênio.

#### 5. Análise isotópica

As composições isotópicas em carbono e em nitrogênio das amostras foram determinadas a partir da tomada de uma alíquota de aproximadamente um miligrama de amostra, para posterior análise no Laboratório de Ecologia Isotópica do Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA) – Universidade de São Paulo (USP), através da combustão das amostras sob fluxo contínuo de hélio, em um analisador elementar (Carlo Erba, CHN – 1110) acoplado ao espectrômetro de massa Thermo Finnigan Delta Plus. Os gases CO<sub>2</sub> e N<sub>2</sub>, resultantes da combustão das amostras, foram analisados em duplicata, com erro analítico de 0,3‰ e 0,5‰, respectivamente e calculadas através da seguinte fórmula:

$$\delta_{amostra} (\text{‰}) = \frac{R_{amostra} - R_{padrão}}{R_{padrão}} \times 1000$$

## 6. Determinação da posição trófica dos peixes

Para o cálculo das posições tróficas foi necessário à identificação e escolha de um organismo como “linha de base” para a variação de nitrogênio na base da cadeia alimentar. Dentre as possíveis fontes alimentares dos peixes coletadas no lago Grande identificou-se aquela que apresentou o menor valor de  $\delta^{15}\text{N}$ . A partir desta identificação coletaram-se informações sobre a ecologia alimentar desse organismo a fim de confirmá-lo como consumidor de base da cadeia.

Portanto para o cálculo das posições tróficas dos peixes utilizou-se o organismo “linha de base” escolhido e a equação de Vander Zanden *et al*, (1997) modificada:

$$\text{Posição trófica}_{\text{peixe (i)}} = [(\delta^{15}\text{N}_{\text{peixe (i)}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{linha de base escolhido}}) / 2,7] + 2$$

Onde 2,7 é o valor do fracionamento isotópico de  $\delta^{15}\text{N}$  entre os níveis tróficos determinado por Oliveira (2003). Diferente do valor proposto por Minagawa & Wada (1984) de 3,4‰, este valor para fracionamento reflete as condições sazonais observadas para a espécie, *Colossoma macropomum*, oriunda de lago de várzea. Ainda que haja fracionamentos específicos para cada espécie, este fracionamento é o mais próximo do real para peixes de lagos de várzea da Amazônia.

## 7. Estrutura trófica da ictiofauna

O organismo “linha de base” escolhido e utilizado na equação para determinar a posição trófica da ictiofauna do lago Grande foi uma espécie de Anelídeo bentônico da Classe Oligochaeta, cujo valor de  $\delta^{15}\text{N}$  foi de 4,77 ‰. Foi o organismo que apresentou menor valor de  $\delta^{15}\text{N}$ . De modo geral este grupo é seletivo e ingere partículas ou detritos do sedimento de fundo (Pelegri & Blackburn, 1995, Ilyashuk, 1999), refletindo uma posição muito próxima aos produtores primários, ou seja, próxima à base da cadeia alimentar.

Os peixes foram classificados em níveis tróficos considerando o valor de  $\delta^{15}\text{N}$  do organismo “linha de base” somado ao fracionamento trófico (2,7‰) que foi assumido como valor de  $\delta^{15}\text{N}$  que delimita o nível trófico dos peixes posicionados imediatamente após aos produtores primários (plantas) que correspondem ao 1º Nível. Os demais níveis foram delimitados pela soma do valor do fracionamento trófico ao valor de  $\delta^{15}\text{N}$  limite do nível anterior, assim:

$$NT_2 = \delta^{15}\text{N}_{\text{Oligochaeta}} + 2,7$$

$$NT_3 = NT_2 + 2,7$$

$$NT_4 = NT_3 + 2,7$$

Para a compreensão da estrutura trófica da ictiofauna do lago Grande foram relacionados no eixo cartesiano (x;y) os valores médios de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  das fontes alimentares coletadas no lago Grande com aqueles dos peixes representantes das diferentes categorias tróficas para os períodos hidrológicos. Gráficamente foram identificadas as fontes de carbono de maior relevância para cada categoria trófica e as relações tróficas entre elas.

## 8. Análise dos dados

As variações das razões isotópicas de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  dos peixes e fontes alimentares foram avaliadas através da análise multivariada para testar a igualdade entre os vetores de médias das variáveis definidas nas hipóteses estatísticas:  $H_{01}$  e  $H_{02}$  usando o teste  $T^2$ -Hotelling como estatística de teste.

Hipóteses:

$H_{01}$ : Não existe diferença de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  das fontes alimentares dos peixes no período de seca em relação às fontes alimentares dos peixes do período de cheia;

$H_{02}$ : Não existe diferença de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  dos níveis tróficos no período de seca em relação aos níveis tróficos do período de cheia

As análises foram conduzidas com o auxílio dos Programas Estatísticos STATISTICA 6.0, MINITAB 14 e BioEstat 3.0.

## 9. RESULTADOS

### 9.1 Caracterização isotópica das fontes alimentares

As fontes alimentares (167 amostras) representadas pelas plantas, sedimento, invertebrados e vertebrados (Tabela 1 e 2) foram isotopicamente caracterizadas através dos valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  no lago Grande. Para as plantas e invertebrados que apresentaram ampla faixa de variação nos valores isotópicos, os resultados foram sub-agrupados para destacar as diferenças. As plantas foram sub-agrupadas em plantas da floresta alagada  $\text{C}_3$ , macrófitas  $\text{C}_3$ , macrófitas  $\text{C}_4$ , perifiton e fitoplâncton/seston. No sub-grupo de plantas da floresta alagada e macrófitas também foi necessário separar as fixadoras de  $\text{N}_2$  das demais por possuir valores de  $\delta^{15}\text{N}$  mais empobrecidos. Os invertebrados foram sub-agrupados em insetos (fase adulta e larval), moluscos, crustáceos (camarão e conchostraca), zooplâncton e arachnida. Considerando a alta riqueza dos insetos, estes também foram divididos de acordo com os sinais isotópicos das fontes primárias de carbono consumidas: insetos  $\text{C}_3$ , insetos  $\text{C}_3/\text{C}_4$  (valores intermediários de  $\text{C}_3$  e  $\text{C}_4$ ) e insetos  $\text{C}_4$ .

No período de cheia foram coletadas 81 amostras de fontes alimentares. Os invertebrados (N=40) têm uma ampla faixa de variação para  $\delta^{13}\text{C}$  que variou de -38,51 ( $\pm 0,23$ ) a - 12,71 ( $\pm 0,92$ ) ‰ e  $\delta^{15}\text{N}$  de 2,30 a 9,08 ‰. Inseto (N=24) também foi o grupo de maior riqueza neste período e seus valores médios variaram numa faixa de -31,48 ( $\pm 3,65$ ) ‰ a - 12,71 ‰ para  $\delta^{13}\text{C}$  e 3,78 ‰ a 6,70 ( $\pm 1,51$ ) ‰ para  $\delta^{15}\text{N}$ . As plantas (N=38) representadas pelas arbóreas da floresta alagada, macrófitas e fitoplâncton, variaram entre os valores médios para  $\delta^{13}\text{C}$  de -33,01 ( $\pm 2,07$ ) ‰ a -11,27 ‰ e para  $\delta^{15}\text{N}$  de 0,70 ( $\pm 0,01$ ) ‰ a 6,24 ( $\pm 0,80$ ) ‰. As amostras de sedimento (03) tiveram valores médios de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ , respectivamente de - 32,59 ( $\pm 1,98$ ) ‰ e 5,16 ( $\pm 0,41$ ) ‰ (Tabela 1).

No período de seca foram coletadas 86 amostras de fontes alimentares. Os invertebrados (N=66) apresentaram uma ampla faixa de variação para  $\delta^{13}\text{C}$  que variou de -38,00 a -14,20 ‰ e  $\delta^{15}\text{N}$  de 6,13 a 9,80 ‰. Dentre os invertebrados insetos (N=46) foi o grupo de maior riqueza, com uma ampla faixa de variação para  $\delta^{13}\text{C}$  que foi de -29,78 ‰ a -14,20 ‰. As plantas (N=14) representadas pelas arbóreas da floresta alagada, macrófitas, fitoplâncton e perifiton, apresentaram valores médios para  $\delta^{13}\text{C}$  de -34,98 ( $\pm 0,43$ ) a -12,69 ( $\pm 0,37$ ) ‰ e  $\delta^{15}\text{N}$  de -0,78 a 8,43 ( $\pm 1,26$ ) ‰. As amostras de sedimento (04) tiveram valores médios para  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ , respectivamente de -30,85 ( $\pm 0,36$ ) ‰ e 4,94 ( $\pm 0,92$ ) ‰ (Tabela 2).

A Tabela 3 mostra os valores médios de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  de cada grupo de fontes alimentares dos peixes e seus respectivos intervalos de confiança, o qual nos fornece a informação de o intervalo de confiança conter verdadeira média. Para efeito de comparação entre os períodos hidrológicos (seca e cheia) foram analisados somente os resultados das fontes que ocorreram em ambos os períodos. Os resultados da análise multivariada para o modelo na hipótese  $H_{01}$ , apresentados na Tabela 4, indicam diferenças significativas entre os períodos ( $p < 0,05$ ) para macrófitas  $C_3$  e decapodas.

Tabela 1. Valores médios ( $\bar{X}$ ) e desvio padrão (S) de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  das fontes alimentares dos peixes, coletadas no lago Grande no período de cheia (maio a julho de 2007).

Fontes	N	$\bar{X} \delta^{13}\text{C} (\text{‰})$	S $\delta^{13}\text{C} (\text{‰})$	$\bar{X} \delta^{15}\text{N} (\text{‰})$	S $\delta^{15}\text{N} (\text{‰})$
<b>Plantas</b>	<b>38</b>				
Floresta Alagada C <sub>3</sub>	19	-29,20	1,58	3,58	1,33
Floresta Alagada C <sub>3</sub> Fixadora-N <sub>2</sub>	2	-27,17	0,35	0,70	0,01
Macrófitas C <sub>3</sub>	10	-29,45	1,14	4,18	0,80
Macrófitas C <sub>3</sub> Fixadora-N <sub>2</sub>	2	-30,31	0,54	0,14	1,03
Macrófitas C <sub>4</sub>	1	-11,27		4,51	
Fitoplâncton/Seston	3	-33,01	2,07	6,24	0,80
Fitoplâncton (filamentoso)	1	-25,40		4,03	
<b>Sedimento</b>	<b>3</b>	<b>-32,59</b>	<b>1,98</b>	<b>5,16</b>	<b>0,41</b>
<b>Invertebrados</b>	<b>40</b>				
Turbellaria (Planária)	1	-22,16		5,36	
Insetos C <sub>3</sub>	21	-31,48	3,65	6,70	1,51
Insetos C <sub>3</sub> /C <sub>4</sub> (Mistura de C <sub>3</sub> e C <sub>4</sub> )	2	-23,64	1,47	5,14	1,66
Insetos C <sub>4</sub>	1	-12,71		3,78	
Molusco (Ovos de Pomaceae)	1	-22,43		2,30	
Crustáceos	10				
Conchostraca	1	-38,66			5,41
Decapoda	9	-29,63	1,34	9,49	0,34
Zooplâncton	3	-38,51	0,23	6,16	0,51
Arachnida	1	-28,40		8,30	

Tabela 2. Valores médios ( $\bar{X}$ ) e desvio padrão (S) de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  das fontes alimentares dos peixes, coletadas no lago Grande no período de seca (novembro a dezembro de 2006).

Fontes	N	$\bar{X} \delta^{13}\text{C} (\text{‰})$	S $\delta^{13}\text{C} (\text{‰})$	$\bar{X} \delta^{15}\text{N} (\text{‰})$	S $\delta^{15}\text{N} (\text{‰})$
<b>Plantas</b>	<b>14</b>				
Macrófitas C <sub>3</sub>	3	-28,52	0,25	7,06	1,51
Macrófitas C <sub>3</sub> Fixadora-N <sub>2</sub> <i>Aeschynomene sp.</i>	1	-31,73		-0,78	
Macrófitas C <sub>4</sub>	4	-12,69	0,37	8,43	1,26
Fitoplâncton/Seston	4	-34,98	0,43	5,88	0,57
Perifiton	2	-23,21	0,08	4,92	0,16
<b>Sedimento</b>	<b>4</b>	<b>-30,85</b>	<b>0,36</b>	<b>4,94</b>	<b>0,92</b>
<b>Vertebrados</b>	<b>2</b>				
Bufonidae	1	-27,24		5,26	
Hylidae	1	-19,69		7,50	
<b>Invertebrados</b>	<b>66</b>				
Anelidae (Oligochaeta)	1	-38,00		4,77	
Turbellaria (Planária)	1	-29,58		8,50	
Insetos C <sub>3</sub>	30	-29,78	3,06	6,13	1,81
Insetos C <sub>3</sub> /C <sub>4</sub> (Mistura C <sub>3</sub> e C <sub>4</sub> )	12	-21,28	2,44	6,99	1,75
Insetos C <sub>4</sub>	4	-14,20	1,68	7,90	2,07
Moluscos	6	-23,57	2,71	6,87	1,32
Crustáceos	6				
Conchostraca	2	-27,81	4,41	7,57	1,97
Decapoda	4	-28,32	0,67	8,64	0,81
Zooplâncton	2	-33,87	0,37	9,80	0,36
Arachnida	4	-22,39	3,53	8,95	1,18

Tabela 3. Médias ( $\bar{X}$ ) e intervalo de confiança (I.C) dos valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  das fontes alimentares dos peixes coletadas nos períodos de seca e cheia (períodos de novembro a dezembro de 2006 e maio a julho de 2007).

	$\bar{X} \delta^{13}\text{C} (\text{‰})$	I. C (95%)	$\bar{X} \delta^{15}\text{N} (\text{‰})$	I. C (95%)
<b>Períodos</b>				
Seca	-28,43	(-29,66 ; -27,20)	6,56	(6,07 ; 7,04)
Cheia	-31,02	(-32,03 ; -30,00)	6,49	(5,92 ; 7,05)
<b>Fontes Seca e Cheia</b>				
Macrófitas C <sub>3</sub>	-29,23	(-29,88 ; -28,59)	4,85	(3,90 ; 5,79)
Fitoplâncton/Seston	-34,13	(-35,66 ; -32,61)	6,03	(5,44 ; 6,62)
Sedimento	-31,60	(-32,98 ; -30,22)	5,04	(4,39 ; 5,69)
Insetos C <sub>3</sub>	-30,50	(-31,46 ; -29,53)	6,37	(5,89 ; 6,85)
Insetos C <sub>3</sub> / C <sub>4</sub>	-21,62	(-23,03 ; -20,21)	6,73	(5,69 ; 7,77)
Decapoda	-29,23	(-30,02 ; -28,44)	9,23	(8,84 ; 9,61)
Zooplâncton	-36,65	(-39,82 ; -33,48)	7,62	(5,09 ; 10,14)
<b>Fontes por período</b>				
Macrófitas C <sub>3</sub> /Seca	-28,52	(-29,13 ; -27,90)	7,06	(3,30 ; 10,82)
Macrófitas C <sub>3</sub> /Cheia	-29,45	(-30,26 ; -28,63)	4,18	(3,61 ; 4,75)
Fitoplâncton/Seston/Seca	-34,98	(-35,95 ; -34,01)	5,88	(4,98 ; 6,77)
Fitoplâncton/Seston/Cheia	-33,01	(-38,15 ; -27,87)	6,24	(4,26 ; 8,22)
Sedimento/Seca	-30,85	(-31,42 ; -30,29)	4,94	(3,48 ; 6,41)
Sedimento/Cheia	-32,59	(-37,50 ; -27,67)	5,16	(4,13 ; 6,19)
Insetos C <sub>3</sub> /Seca	-29,78	(-30,95 ; -28,62)	6,13	(5,44 ; 6,82)
Insetos C <sub>3</sub> /Cheia	-31,48	(-33,14 ; -29,82)	6,70	(6,01 ; 7,39)
Insetos C <sub>3</sub> / C <sub>4</sub> /Seca	-21,28	(-22,84 ; -19,73)	6,99	(5,88 ; 8,10)
Insetos C <sub>3</sub> / C <sub>4</sub> /Cheia	-23,64	(-36,84 ; -10,44)	5,14	(-9,79 ; 20,07)
Decapoda/Seca	-28,32	(-29,39 ; -27,25)	8,64	(7,36 ; 9,92)
Decapoda/Cheia	-29,63	(-30,66 ; -28,60)	9,49	(9,23 ; 9,75)
Zooplâncton/Seca	-33,87	(-37,17 ; -30,57)	9,80	(6,56 ; 13,05)
Zooplâncton/Cheia	-38,51	(-39,08 ; -37,94)	6,16	(4,91 ; 7,42)

Tabela 4. Resultados do teste Multivariado para os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  das fontes alimentares dos peixes coletadas nos períodos de seca e cheia no lago Grande.

Fontes	T <sup>2</sup> – Hotelling	p-valor
Macrófitas C <sub>3</sub>	18,983	0,0084*
Fitoplâncton/Seston	14,830	0,0636
Sedimento	3,3485	0,3587
Insetos C <sub>3</sub>	4,0534	0,1488
Insetos C <sub>3</sub> /C <sub>4</sub>	2,1143	0,4096
Decapoda	12,0954	0,0245*
Zooplâncton	792,3783	0,1043

Nota: \*significativo a 5% de significância.

As maiores freqüências de  $\delta^{13}\text{C}$  para as fontes alimentares dos peixes estão entre os valores de -30 a -25 ‰ (Figura 2), já para o  $\delta^{15}\text{N}$  as maiores freqüências variaram de 4 a 8 ‰ (Figura 3).

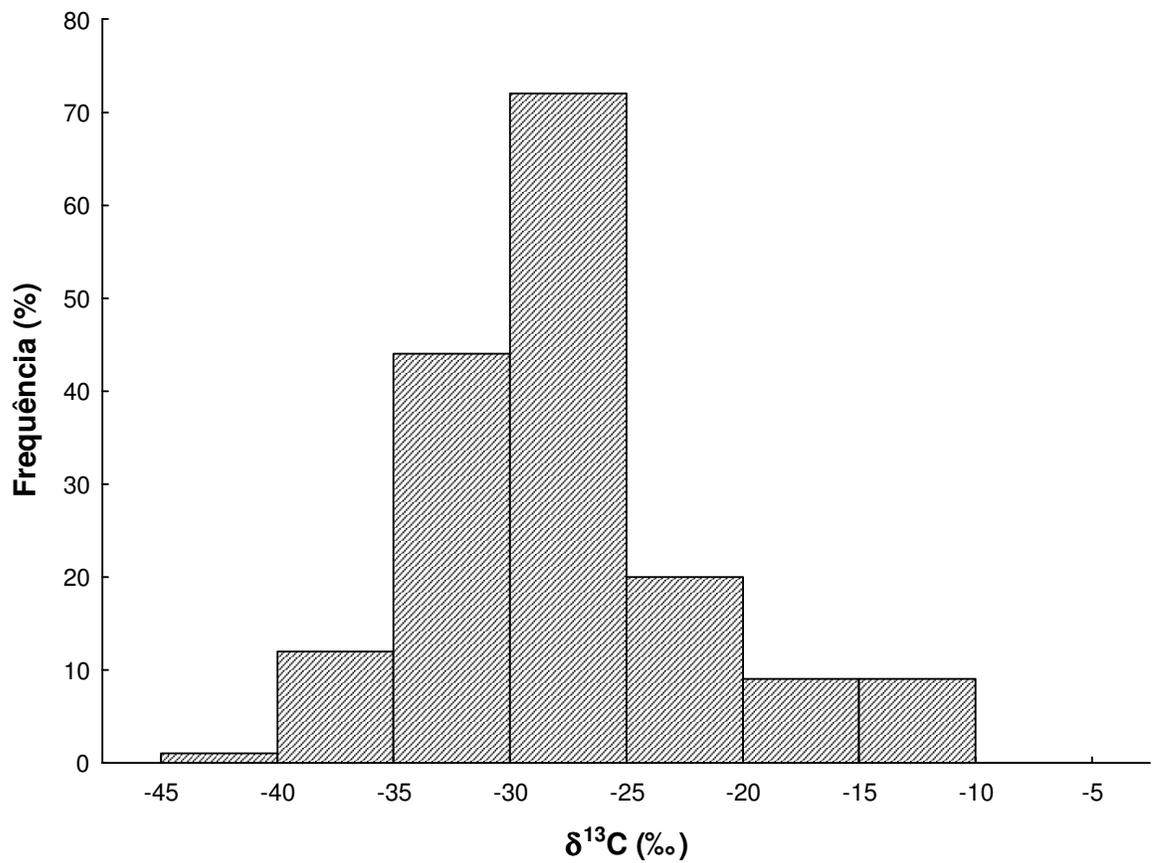


Figura 2. Histograma de freqüência dos valores de  $\delta^{13}\text{C}$  das fontes alimentares dos peixes coletadas no lago Grande (períodos de novembro a dezembro 2006 e maio a julho de 2007).

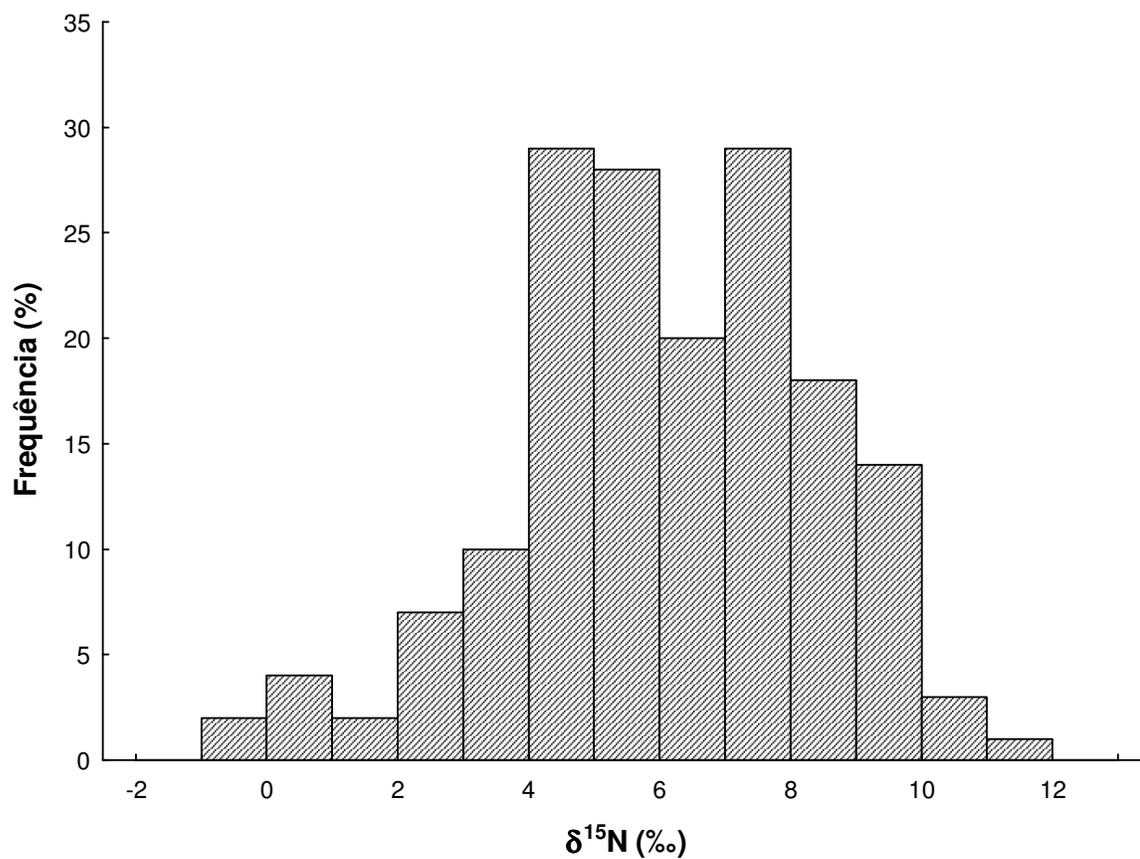


Figura 3. Histograma de frequência dos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  das fontes alimentares dos peixes coletadas no lago Grande (períodos de novembro a dezembro 2006 e maio a julho de 2007).

## 9.2 Caracterização isotópica dos peixes

A ictiofauna do lago Grande foi caracterizada isotopicamente a partir de uma amostragem de 496 exemplares de 118 espécies, sendo 90 coletadas no período de seca e 79 no período da cheia. Para verificar a influência do período hidrológico na composição isotópica de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  foram analisados os resultados de somente 36 espécies capturadas em ambos os períodos, seca e cheia, e com maior abundância (Tabela 5).

O teste multivariado para os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  das espécies de peixes demonstraram não haver diferenças significativas, entre a seca e cheia ( $T^2$  - Hotelling = 0,1275; p-valor = 0,9392). O histograma de frequência dos valores de  $\delta^{13}\text{C}$  dos peixes destacou as maiores frequências entre - 32 à - 30 ‰, (Figura 4), enquanto que para o  $\delta^{15}\text{N}$  as maiores frequências foram para as espécies na faixa de 8 a 10 ‰ (Figura 5).

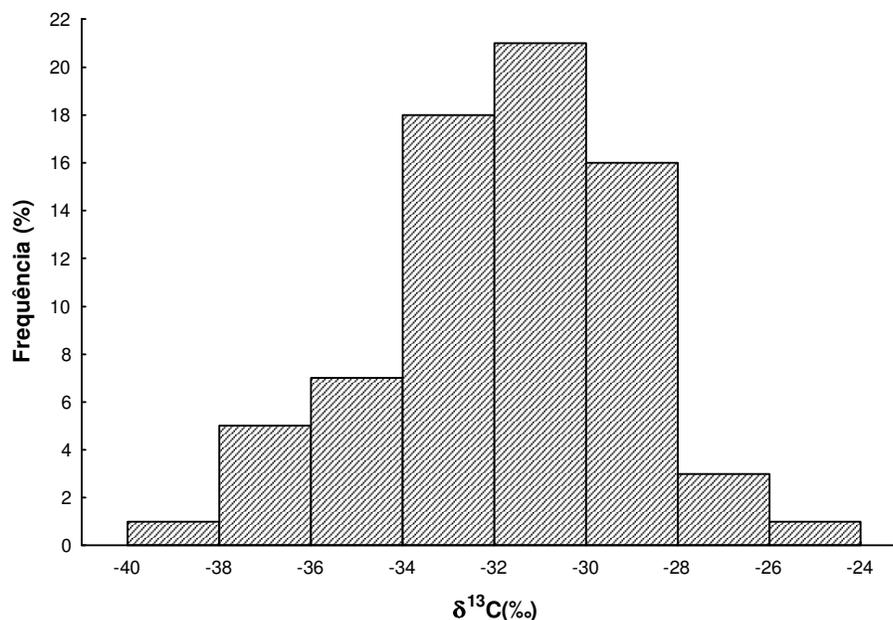


Figura 4. Histograma de frequência dos valores médios de  $\delta^{13}\text{C}$  de 36 espécies de peixes no lago Grande (períodos de novembro a dezembro 2006 e maio a julho de 2007).

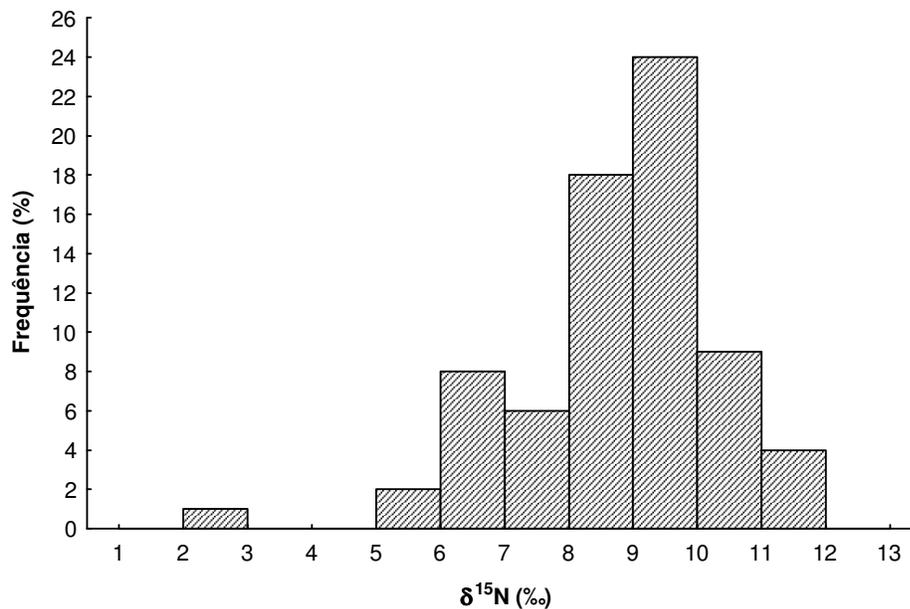


Figura 5. Histograma de frequência dos valores médios de  $\delta^{15}\text{N}$  de 36 espécies de peixes capturados no lago Grande (períodos de novembro a dezembro 2006 e maio a julho de 2007).

### 9.3 Estrutura trófica da ictiofauna

A composição isotópica em nitrogênio da ictiofauna do lago Grande classificou os peixes em três níveis tróficos e aponta a existência de diferentes guildas no 2º e 3º nível trófico. Os peixes do 2º nível foram considerados consumidores primários que ingerem material vegetal, pequenos invertebrados e detritos. Neste nível foram identificadas três guildas: os onívoros com tendência a frugivoria representados pelas espécies *Colossoma macropomum*, *Mylossoma duriventre* e *Piaractus brachypomus* (Goulding & Carvalho, 1982; Paixão, 1980; Honda, 1974; Claro Jr. *et al*, 2004; Lucas, 2008); os herbívoros representados pelas espécies *Rhytiodus microlepis* e *Schizodon fasciatus* (Santos, 1981, Mérona & Rankin, 2004) e os detritívoros representados pela espécie *Potamorhina altamazonica* (Mérona & Rankin, 2004). Os peixes do 3º nível são consumidores secundários, incluindo os peixes que ingerem material vegetal e pequenos organismos invertebrados e vertebrados. Neste nível

foram identificadas cinco guildas: os carnívoros com tendência a piscivoria representados pelas espécies *Acestrorhynchus falcistrostris*, *Cichla monoculus*, *Lycengraulis batesii*, *Pimelodus blochii*, *Pygocentrus nattereri*, *Serrasalmus altispinis*, *Serrasalmus elongatus* e *Serrasalmus rhombeus* (Goulding, 1980; Ferreira, 1992; Pizarro, 1998; Moreira, 2004; Mérona & Rankin, 2004); onívoros representados pelas espécies *Geophagus proximus*, *Hemiodus microlepis*, *Hemiodus sp.*, *Heros efasciatus*, *Hoplosternum litoralle*, *Leporinus friderici*, *Leporinus trifasciatus*, *Rhytiodus argenteofuscus*, *Satanoperca acuticeps*, *Serrasalmus spilopleura*, *Tripotheus angulatus*, *Tripotheus auritus* e *Tripotheus albus* (Almeida, 1980; Santos, 1982; Ferreira *et al*, 1998; Yamamoto *et al*, 2004; Mérona & Rankin, 2004); insetívoros representados pela espécie *Auchenipterus nuchalis* (Mérona & Rankin, 2004); planctívoros representados pelos maparás (*Hypophthalmus edentatus* e *Hypophthalmus marginatus*) (Mérona & Rankin, 2004) e os detritívoros representados pela espécie *Potamorhina latior* (Mérona & Rankin, 2004). Os peixes do 4<sup>o</sup> nível são consumidores terciários por serem predadores de peixes, portanto são enquadrados na guilda de piscivoria (Ferreira, *et al*, 1998; Alvim, 1999; Carvalho *et al*, 2002; Moreira, 2004, Mérona & Rankin, 2004) (Tabela 5).

A análise multivariada para os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  dos peixes, utilizada para averiguar a influência dos períodos hidrológicos nos níveis e posições tróficas do lago Grande, indicou não haver diferença entre os níveis tróficos da seca em relação aos níveis da cheia (Tabela 6).

Tabela 5. Valores médios ( $\bar{X}$ ) e desvio padrão (S) de comprimento padrão (CP),  $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$  e posição trófica (PT) de 36 espécies de peixes capturadas no lago Grande nos períodos de novembro a dezembro de 2006 e maio a julho de 2007.

Espécies	N	$\bar{X}$ CP (cm)	S CP (cm)	$\bar{X}$ $\delta^{15}\text{N}$ (‰)	S $\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\bar{X}$ $\delta^{13}\text{C}$ (‰)	S $\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\bar{X}$ PT	S PT
<b>2º Nível (06)</b>									
<i>Colossoma macropomum</i>	10	20,75	2,96	6,95	2,03	-32,14	2,45	2,81	0,68
<i>Leporinus trifasciatus</i>	6	20,75	2,44	7,39	0,60	-29,42	1,29	2,97	0,22
<i>Mylossoma duriventre</i>	10	13,65	3,62	6,29	1,06	-27,90	1,14	2,56	0,39
<i>Piaractus brachypomus</i>	7	19,31	1,71	4,17	1,71	-27,99	0,56	1,78	0,63
<i>Potamorhina altamazonica</i>	8	17,46	2,39	7,45	0,89	-36,83	0,86	2,99	0,14
<i>Rhytiodus microlepis</i>	7	18,57	5,62	6,90	1,97	-31,56	2,44	2,79	0,33
<b><math>\bar{X}</math> Total do 2º Nível</b>	<b>48</b>	<b>18,14</b>	<b>4,10</b>	<b>6,57</b>	<b>1,75</b>	<b>-31,07</b>	<b>3,50</b>	<b>2,65</b>	<b>0,65</b>
<b>3º Nível (25)</b>									
<i>Acestrorhynchus falcirostris</i>	5	22,30	2,28	9,51	0,44	-30,56	1,39	3,76	0,16
<i>Auchenipterus nuchalis</i>	8	13,06	2,91	9,40	0,70	-34,39	2,48	3,72	0,26
<i>Cichla monoculus</i>	7	25,93	5,14	9,76	0,82	-29,86	1,58	3,85	0,30
<i>Geophagus proximus</i>	9	14,88	2,64	8,41	0,45	-29,55	2,29	3,35	0,17
<i>Hemiodus microlepis</i>	5	17,30	2,66	8,18	0,51	-33,22	1,45	3,26	0,19
<i>Hemiodus sp.</i>	7	16,57	2,81	7,67	1,34	-32,10	3,60	3,07	0,50
<i>Heros efasciatus</i>	7	12,36	1,82	9,05	0,29	-31,73	2,52	3,59	0,11
<i>Hoplosternum litoralle</i>	5	14,54	1,60	9,36	0,08	-30,64	1,96	3,70	0,03
<i>Hypophthalmus edentatus</i>	11	27,82	2,35	9,45	0,33	-36,45	1,33	3,73	0,12
<i>Hypophthalmus marginatus</i>	5	24,24	2,87	9,10	0,54	-35,41	1,05	3,60	0,20
<i>Leporinus friderici</i>	6	18,75	1,81	7,53	1,34	-29,60	2,08	3,02	0,50
<i>Lycengraulis batesii</i>	6	14,33	1,08	9,73	0,57	-34,43	1,99	3,84	0,21
<i>Pimelodus blochii</i>	5	11,38	2,90	8,80	0,79	-32,39	2,60	3,49	0,29
<i>Potamorhina latior</i>	8	17,56	2,68	7,78	0,80	-36,70	1,59	3,11	0,30
<i>Pygocentrus nattereri</i>	8	12,83	2,88	9,50	0,68	-31,30	0,86	3,75	0,25
<i>Rhytiodus argenteofuscus</i>	4	16,75	3,75	8,29	1,31	-34,12	2,59	3,30	0,49
<i>Satanoperca acuticeps</i>	6	13,92	2,60	8,98	0,78	-32,04	2,77	3,56	0,29
<i>Schizodon fasciatus</i>	11	21,23	3,80	8,14	0,81	-29,69	1,36	3,25	0,30
<i>Serrasalmus altispinis</i>	6	9,73	1,60	9,43	0,35	-33,00	1,00	3,72	0,13
<i>Serrasalmus elongatus</i>	8	15,03	3,00	9,95	0,70	-32,03	2,00	3,92	0,26
<i>Serrasalmus rhombeus</i>	5	12,70	2,84	9,99	0,64	-31,82	1,45	3,93	0,24
<i>Serrasalmus spilopleura</i>	10	11,95	3,12	9,71	0,65	-32,01	1,90	3,83	0,24
<i>Triportheus albus</i>	6	17,42	4,87	8,49	1,40	-29,90	2,10	3,38	0,52
<i>Triportheus angulatus</i>	17	14,60	4,65	8,58	0,69	-30,53	1,82	3,41	0,28
<i>Triportheus auritus</i>	7	14,75	3,47	9,30	0,72	-30,93	1,84	3,68	0,27
<b><math>\bar{X}</math> Total do 3º Nível</b>	<b>182</b>	<b>16,63</b>	<b>5,59</b>	<b>8,95</b>	<b>1,00</b>	<b>-32,09</b>	<b>2,83</b>	<b>3,55</b>	<b>0,37</b>
<b>4º Nível (05)</b>									
<i>Hoplias malabaricus</i>	7	27,36	2,91	10,30	0,45	-28,69	1,13	4,05	0,17
<i>Hydrolycus scomberoides</i>	6	25,25	9,51	10,24	0,55	-28,80	3,85	4,03	0,20
<i>Pellona castelnaeana</i>	8	27,63	10,17	11,15	0,67	-32,72	2,49	4,36	0,25
<i>Pellona flavipinnis</i>	8	19,56	1,15	10,41	0,63	-32,45	0,84	4,09	0,24
<i>Plagioscion squamosissimus</i>	9	24,11	5,89	11,59	0,84	-31,23	1,97	4,52	0,31
<b><math>\bar{X}</math> Total do 4º Nível</b>	<b>38</b>	<b>24,67</b>	<b>7,07</b>	<b>10,80</b>	<b>0,83</b>	<b>-30,95</b>	<b>2,69</b>	<b>4,21</b>	<b>0,31</b>

Tabela 6. Resultados da análise multivariada dos valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  dos níveis tróficos comparando os períodos de seca e cheia do lago Grande.

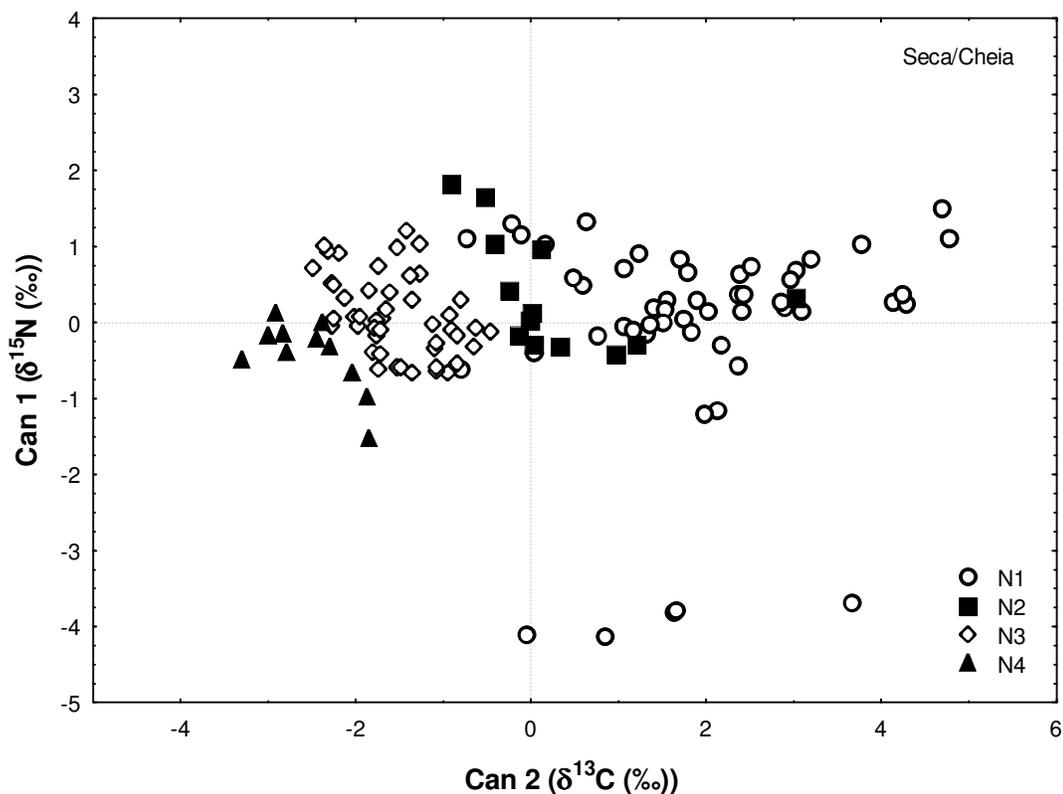
<b>Níveis Tróficos</b>	<b>T<sup>2</sup>- Hotteling</b>	<b>p-valor</b>
2 <sup>o</sup> Nível	1,398	0,5498 ns
3 <sup>o</sup> Nível	0,885	0,6510 ns
4 <sup>o</sup> Nível	0,898	0,6836 ns

Nota: ns – não significativo.

A quantificação da posição trófica que infere o número de passos tróficos na cadeia alimentar e determina o número real de transferências de energia dos peixes do lago Grande estão apresentadas na Tabela 5. O menor valor de posição trófica foi verificado para *Piaractus brachypomus* com valor de 1,78. Enquanto que a posição mais elevada (4,52) foi de *Plagioscion squamosissimus*.

Relacionando os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  com os resultados obtidos para a posição trófica dos peixes é possível indicar que os três níveis tróficos apresentam fontes primárias de carbono em comum dentro da faixa de -27,9 ‰ a -36,8 ‰, porém consumidas em níveis distintos (Tabela 5).

O comportamento conjunto dos dados de composição isotópica dos peixes e das fontes primárias de carbono foi visualizado através de um gráfico canônico gerado a partir de uma análise de função discriminante dos valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  (Figura 6).



Figuras 6. Variáveis canônicas derivadas da função análise discriminante dos valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  dos peixes e fontes primárias de carbono no lago Grande.

O gráfico canônico revela que os níveis tróficos (1<sup>o</sup>, 2<sup>o</sup>, 3<sup>o</sup> e 4<sup>o</sup>) apresentam agrupamentos distintos, exceto por uma pequena sobreposição entre o 1<sup>o</sup> (fontes primárias) e 2<sup>o</sup> (peixes frugívoros e herbívoros) níveis, o que é esperado, pois os peixes do 2<sup>o</sup> nível se alimentam direta ou indiretamente no 1<sup>o</sup> nível. Também foi observado no 1<sup>o</sup> nível dois grupos de fontes primárias, posicionadas uma mais a direita e a outra mais abaixo no gráfico, que se distanciam dos valores isotópicos das demais, podendo indicar sua pouca contribuição para a biomassa da ictiofauna.

As fontes primárias de carbono (plantas  $\text{C}_3$  - arbóreas da floresta alagada e macrófitas  $\text{C}_3$ , macrófitas  $\text{C}_4$ , perifiton e fitoplâncton), que estão também representadas nas fontes secundárias (invertebrados, vertebrados e sedimento) foram relacionadas com os valores

médios de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  dos peixes em cada nível trófico nos períodos hidrológicos (Figura 7 e 8).

No período de cheia observa-se que as macrófitas  $\text{C}_3$  e arbóreas da floresta alagada  $\text{C}_3$  são as fontes primárias mais importantes para os peixes do 2º nível. As espécies do 3º e 4º nível compartilham as mesmas fontes como fitoplâncton, insetos  $\text{C}_3$ , sedimento e decapodas, porém consumidas em níveis diferentes. As espécies do 4º nível se posicionam como predadoras das espécies do 3º nível, que por sua vez têm forte relação de predação, e as espécies do 3º nível se posicionam como predadoras das espécies do 2º nível (Figura 7).

No período de seca os peixes do 2º, 3º e 4º nível estão fortemente relacionados com o fitoplâncton/seston, macrófitas  $\text{C}_3$ , insetos  $\text{C}_3$ , turbelária (planária) e sedimento, porém consumidas em níveis diferentes, sendo os peixes do 3º nível potenciais predadores dos peixes do 2º nível, e os peixes do 4º nível predadores dos peixes do 3º nível (Figura 8).

Comparando os níveis tróficos dos períodos verifica-se que há uma mudança na composição das espécies de cada nível. Para o 2º nível somente as espécies *Mylossoma duriventre* e *Piaractus brachipomus* permanecem sem mudar sua dieta ou nível trófico nos períodos seca e cheia. Por outro lado a maioria das espécies do 3º nível permanece sem mudar de nível trófico de um período para outro, dentre as quais estão: *Acestrorhynchus falcirostris*, *Geophagus proximus*, *Hemiodus microlepis*, *Heros efasciatus*, *Hoplosternum litoralle*, *Hypophthalmus marginatus*, *Hypophthalmus edentatus*, *Leporinus trifasciatus*, *Leporinus friderici*, *Rhytiodus argenteofuscus*, *Schizodon fasciatus*, *Triportheus angulatus* e *Pygocentrus nattereri*. Entretanto para o 4º nível somente as espécies *Hoplias malabaricus*, *Hydrolycus scomberoides*, *Lycengraulis batesii*, *Pellona castelnaeana*, *Pellona flavipinnis*, *Plagioscion squamosissimus* e *Serrasalmus rhombeus* pertencem ao mesmo nível trófico em ambos os períodos.

A cadeia trófica do lago Grande foi considerada uma cadeia curta, pois seu comprimento representado pela posição trófica variou pouco entre 1,78 a 4,52, sendo também confirmada pela estruturação dos peixes em apenas três níveis tróficos.

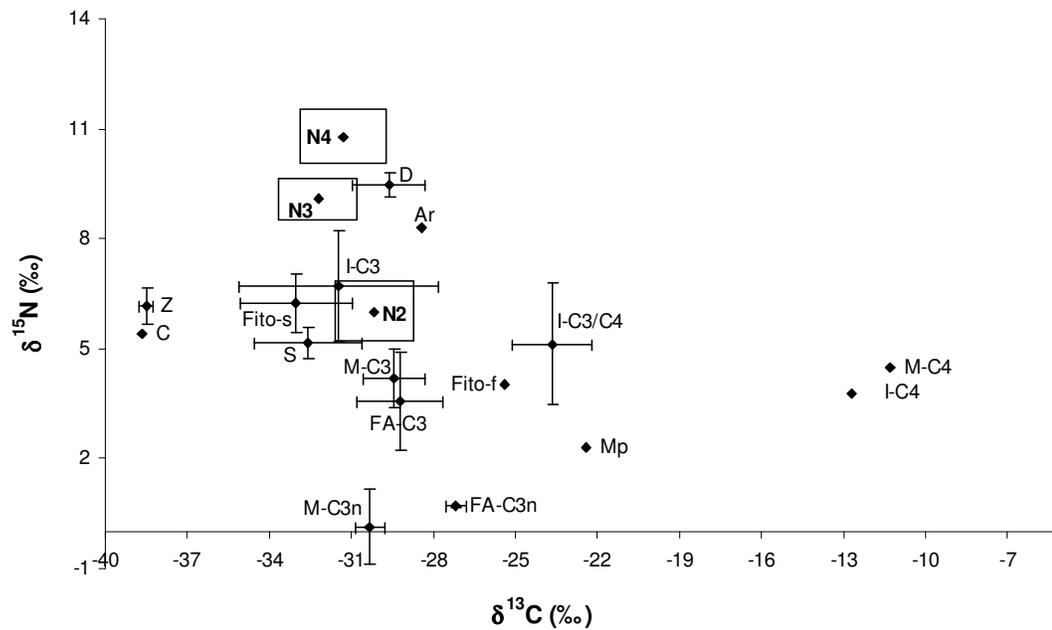


Figura 7. Relação entre os valores médios de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  dos de peixes dos níveis tróficos: N2, N3, N4 e N5 e fontes alimentares ( $\bar{X} \pm S$ ) no período de cheia do lago Grande (Z=zooplâncton, Fito-s= fitoplâncton/seston, S=sedimento, Fito-f=fitoplâncton filamentoso, M-C<sub>3</sub>=macrófita aquática C<sub>3</sub>, FA-C<sub>3</sub>=floresta alagada C<sub>3</sub>, FA-C<sub>3n</sub>=floresta alagada C<sub>3</sub> fixadora de N, M-C<sub>3n</sub>=macrófita aquática C<sub>3</sub> fixadora de N, D=decapoda, Ar= Arachnida, I-C<sub>3</sub>=insetos C<sub>3</sub>, I-C<sub>3</sub>/C<sub>4</sub>=insetos C<sub>3</sub>/C<sub>4</sub>, I-C<sub>4</sub>=insetos C<sub>4</sub> e Mp=molusco pomaceae).

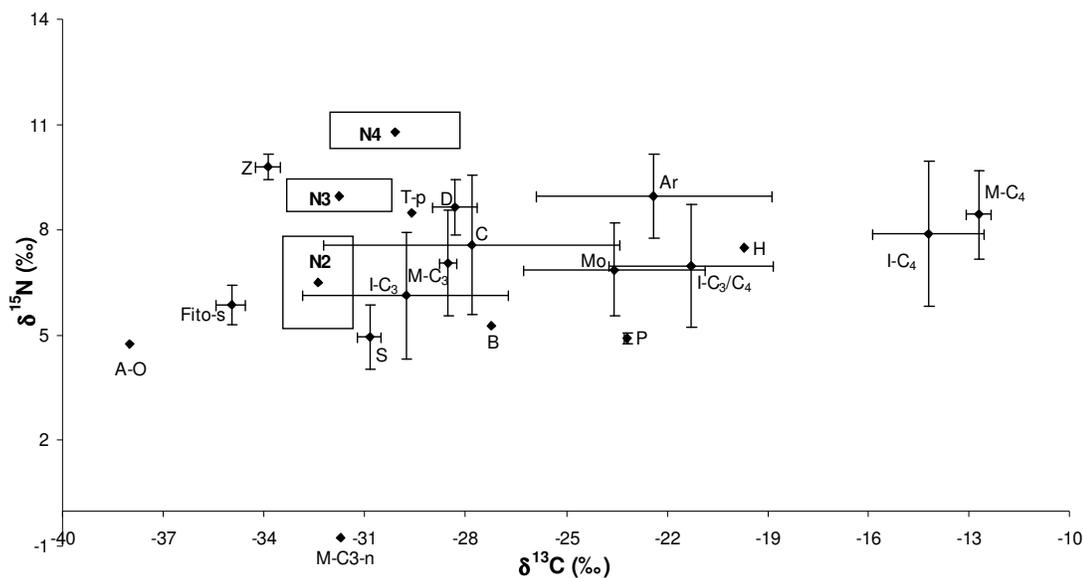


Figura 8. Relação entre os valores médios de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  dos de peixes dos níveis tróficos: N2, N3, N4 e N5 e fontes alimentares ( $\bar{x} \pm S$ ) no período de seca do lago Grande (A-O= Anelidae (oligochaeta); B= Bufonidae; H=Hylidae; Ar=Arachnida, Mo=molusco; P=perifiton; T-p=Turbellaria (Planária); Z=zooplâncton, Fito-s=fitoplâncton/seston, S=sedimento, Fito-f=fitoplâncton filamentoso, M-C3=macrófita aquática C3, FA-C3=floresta alagada C3, FA-C3n=floresta alagada C3 fixadora de N, M-C3n=macrófita aquática C3 fixadora de N, D=decapoda, I-C3=insetos C3, I-C3/C4=insetos C3/C4 e I-C4=insetos C4).

## 10. DISCUSSÃO

Os produtores primários são à base das cadeias alimentares conhecidas nos ecossistemas. Independente do nível trófico que ocupam, os animais dependem direta ou indiretamente do carbono originado das plantas, que por sua vez disponibilizam os nutrientes para os demais níveis da cadeia alimentar. Assim o trabalho pioneiro de Fry & Sherr (1984) que utiliza isótopos estáveis como traçadores da matéria orgânica, enfatiza a importância dos diversos grupos de plantas como fonte de alimento para consumidores, contudo a existência de uma grande variação no sinal isotópico das plantas aquáticas obscurece resultados mais precisos quanto às fontes primárias de carbono dos consumidores.

Para o lago Grande as fontes basais de energia são as plantas C<sub>3</sub> (arbóreas da floresta alagada e macrófitas C<sub>3</sub>) plantas C<sub>4</sub>, fitoplâncton e perifiton, que estão distribuídas nos ambientes de acordo com sua disponibilidade independente dos períodos hidrológicos, de seca e cheia. Somente as macrófitas C<sub>3</sub> são isotopicamente diferentes entre os períodos, onde a paisagem é distinta. Estudos anteriores também estabeleceram estas mesmas fontes como sendo à base das cadeias alimentares para as áreas alagadas da Amazônia (Araújo-Lima *et al*, 1986; Forsberg *et al*, 1993; Benedito-Cecílio *et al*, 2000; Benedito-Cecílio & Araújo-Lima, 2002, Leite *et al*, 2002, Oliveira, 2003 e Oliveira *et al*, 2006). Entretanto foram os trabalhos de Araújo-Lima *et al*, (1986) e Forsberg *et al*, (1993) que indicaram que os frutos e sementes também são importantes fontes de energia para peixes de vários lagos da Amazônia, embora a maior parte do carbono orgânico se origine do fitoplâncton.

De um modo geral as fontes primárias de carbono do lago Grande estão isotopicamente próximas as de outros ambientes estudados na Amazônia (Padovani, 1992; Forsberg *et al*, 1993; Benedito-Cecílio *et al*, 2000; Oliveira *et al*, 2006). Porém, o valor de  $\delta^{13}\text{C}$  do perifiton na seca, é diferente. No lago Grande é menos enriquecido em torno de 3‰ em relação ao obtido por Forsberg *et al* (1993) para diversos locais (próximo a Manaus, Rio

Purus, Rio Juruá, planície de inundação de Codajás, Anori, Madeira, rio Jutai e Nhamundá e lago Tefé) ao longo do rio Solimões/Amazonas e enriquecido em torno de 6‰ em relação ao resultado de Benedito-Cecílio & Araújo Lima (2002) para os rios Limão e Amazonas. Portanto a composição isotópica do perifiton pode caracterizar a especificidade de cada ambiente.

As fontes secundárias do lago Grande apontam uma grande faixa de variação nos valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  justificada pela riqueza de invertebrados. Somente os camarões representados pelo grupo Decapoda, mostraram-se isotopicamente diferentes entre os períodos. Oliveira *et al* (2006) obteve um valor de  $\delta^{13}\text{C}$  para camarão mais empobrecido em relação aos valores do lago Grande, entretanto o  $\delta^{15}\text{N}$  deste grupo foi similar.

Dentre as fontes secundárias, os invertebrados, de modo geral, representados na sua grande maioria pelos insetos foram caracterizados isotopicamente como um grupo variado, e que utilizam as diferentes fontes basais de carbono. Resultados semelhantes foram reportados para ilha da Marchantaria no rio Solimões/Amazonas próximo a Manaus, onde espécies de gafanhotos obtêm suas fontes de energia tanto das macrófitas  $\text{C}_4$ , como das plantas  $\text{C}_3$  (Adis & Victoria 2001). No lago Grande os valores médios dos insetos  $\text{C}_3$  e  $\text{C}_4$  são similares aos apontados para o lago Camaleão (Oliveira *et al*, 2006), embora o n amostral para o grupo insetos  $\text{C}_3$  tenha sido muito menor. No caso dos aracnídeos, os dados do lago Grande apontam valores semelhantes aos relatados para riachos da bacia do rio Corumbataí com floresta ripária e vegetação mista no período de seca (Ferreira, 2008).

Ao contrário do observado para as fontes alimentares, as espécies de peixes que compõem a ictiofauna do lago Grande não apresentaram diferentes composições isotópicas para os períodos de seca e cheia. Resultados que corroboram os de Oliveira (2003) para a espécie *Colossoma macropomum* nos períodos de seca e cheia.

Os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  dos peixes variaram de -36,8 a -27,90 ‰. E, uma faixa menor de variação foi relatada por Araújo-Lima *et al*, (1986) para Characiformes detritívoros de vários lagos do sistema Amazonas, entre -34,2 a -32,5 ‰. Esta pequena faixa de variação pode ser justificada pelas espécies serem todas da mesma guilda trófica. Forsberg *et al*, (1993) ao caracterizar isotopicamente a ictiofauna de vários locais da planície de inundação central do rio Solimões/Amazonas, obteve uma faixa maior para  $\delta^{13}\text{C}$  entre - 37,0 a - 19,8 ‰, com valores de  $\delta^{13}\text{C}$  próximos aos das plantas  $\text{C}_3$ , sugerindo assim a predominância de fitoplâncton como fonte de carbono para estes peixes. Entretanto Souza (2005) investigou a composição isotópica de C de peixes bentônicos e grandes bagres predadores do canal principal do médio rio Negro, onde encontrou uma faixa de valores de  $\delta^{13}\text{C}$  próxima a do perifiton e floresta de igapó (- 38,71 e - 26,35 ‰ respectivamente), exceto para os peixes da família Auchenipteridae. Oliveira *et al* (2006) estudando as fontes de carbono de peixes do lago Camaleão obtiveram uma faixa de variação para o  $\delta^{13}\text{C}$  entre - 28,8 a - 18,6 ‰, menos enriquecida que a faixa apresentada pelos peixes do lago Grande. Porém, a faixa de  $\delta^{13}\text{C}$  encontrada por Hamilton *et al*, (1992) para peixes dos lagos Orsinera, Tineo, Fundación, e Tasajeras da planície de inundação do rio Orinoco variou entre - 35 a - 27 ‰, sendo a mais próxima da encontrada para o lago Grande. Portanto a faixa de valores de  $\delta^{13}\text{C}$  demonstra que os peixes do lago Grande são mais parecidos com os peixes dos lagos da planície de inundação do rio Orinoco, ou seja, ambos refletem o consumo de fontes empobrecidas em  $^{13}\text{C}$ .

O valor de  $\delta^{15}\text{N}$  como mensurador de posicionamento trófico caracterizou a ictiofauna do lago Grande numa pequena faixa de variação de 4,2 a 11,6 ‰, entretanto as maiores frequências do  $\delta^{15}\text{N}$  estão entre 8 a 10 ‰. Esta faixa de variação de  $\delta^{15}\text{N}$  foi maior que a de Oliveira *et al* (2006) que variou de 7,3 a 11,0 ‰, para seis espécies de peixes do lago Camaleão, das quais cinco também ocorrem no lago Grande. Mas Hamilton *et al* (1992)

encontrou pouca variação para o  $\delta^{15}\text{N}$ , numa faixa que variou de 5 a 11 ‰, muito próxima à obtida para os peixes do lago Grande, confirmando sua similaridade aos lagos da planície de inundação do rio Orinoco. Também uma pequena variação para o  $\delta^{15}\text{N}$  foi encontrada para o subsistema do rio Baía na planície de inundação do rio Paraná para as espécies *Loricariichthys platymetopon* (detritívoro) e *Leporinus friderici* (onívoro) (Manetta *et al*, 2003). Os autores atribuem à pequena variação para o  $\delta^{15}\text{N}$  à baixa plasticidade alimentar destas espécies se comparadas às outras espécies.

A grande amplitude de variação para os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  demonstra utilização diversificada de fontes primárias de carbono pela ictiofauna, enquanto que a pequena amplitude de variação para o  $\delta^{15}\text{N}$  demonstra estreita faixa entre os níveis tróficos da cadeia trófica do lago Grande. Os resultados de  $\delta^{15}\text{N}$  dos peixes possibilitou a estruturação trófica da ictiofauna em três níveis acima dos produtores primários: 2º Nível, 3º Nível e 4º Nível. O 3º Nível com o maior número de espécies caracterizou a metade das espécies como onívoras. Resultado que corrobora os de Santos & Ferreira (1999), ao afirmar que a elevada inter-relação entre ambientes aquáticos e terrestres provê uma grande variedade de itens alimentares e promove um alto nível de onivoria. Um similar número de níveis tróficos tem sido encontrado em muito outros estudos em que o  $\delta^{15}\text{N}$  foi usado como indicador de nível (Gu *et al*, 1996; Vander Zanden *et al*, 1997; Vander Zanden & Rasmussen, 1999; Fry *et al*, 1999; Leite *et al*, 2000; Vander Zanden & Fetzer, 2007). Entretanto estudos clássicos de teias alimentares reportam o comprimento de cadeia alimentar variando de seis até nove níveis tróficos (Sprules & Bowerman, 1989; Schoener, 1989), indicando que o  $\delta^{15}\text{N}$  pode subestimar o papel de importantes elos tróficos de uma cadeia, como é o caso das bactérias, que podem ser incorporadas ao sedimento ou provavelmente transferidas a níveis tróficos mais altos por meios de organismos bacterívoros (Waichman, 1996). Segundo Jepsen & Winemiller (2002) cadeias alimentares marinhas são mais longas do que as de córregos e lagos se os mamíferos

forem incluídos, quando comparadas às estimativas que usam peixe marinho como predador de topo. Isto é algo que pode ocorrer nas cadeias alimentares de lagos de várzea da Amazônia se consideramos como predadores de topo os botos. A inclusão da onivoria nos modelos de determinação de posição trófica segundo Vander Zanden *et al* (1997) resulta em cadeias alimentares mais curtas quando comparadas às cadeias de estudos clássicos.

Assim a biomassa dos peixes do lago Grande pode ser caracterizada isotopicamente por organismos consumidores primários, secundários e terciários que na sua maioria dependem de fontes empobrecidas em  $\delta^{13}\text{C}$  e que tem um alto grau de onivoria. Essa constatação está baseada nos resultados das maiores frequências das espécies com  $\delta^{13}\text{C}$  entre -32 a -30 ‰ e  $\delta^{15}\text{N}$  entre 8 a 10 ‰ estarem representando a maioria das espécies do 3º nível trófico, o qual demonstra as fortes relações de onivoria, este mesmo padrão quanto à prevalência de onivoria foi obtido por Cabana & Rasmussen (1996) para peixes de sistemas pelágicos. A onivoria é uma estratégia de forrageamento comum em peixes de ambientes tropicais, que surge como uma resposta adaptativa às fortes flutuações sazonais nos níveis da água, sendo menos comum em ambientes estáveis (Jepsen & Winemiller, 2002), o que não é caso dos lagos de várzea da Amazônia que estão sujeitos a estas flutuações sazonais e são caracterizados como ambientes instáveis.

Os valores médios de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  dos peixes dos níveis tróficos no período de seca em relação aos níveis tróficos no período de cheia não foram diferentes, contudo a grande variação de  $\delta^{13}\text{C}$  observada em cada nível trófico indica a existência de várias fontes para os peixes de um mesmo nível.

Jepsen & Winemiller (2002) pesquisando a estrutura de teias alimentares tropicais usando o  $\delta^{15}\text{N}$ , agruparam os peixes em quatro guildas tróficas (herbívoros, detritívoros, onívoros e piscívoros) e, concluíram que embora fontes basais sejam suficientemente distintas em  $\delta^{13}\text{C}$  para dividir muitos consumidores primários, o grande espectro alimentar de muitos

peixes em níveis tróficos intermediários obscurecem muitos links herbívoros/piscívoros, que no lago Grande fica evidente para os peixes do 3<sup>o</sup> nível trófico. Portanto análises de dados isotópicos que usam guildas menos agregadas poderiam melhorar a resolução estrutural de uma teia alimentar, particularmente no caso dos peixes onívoros. No lago Grande a partir da literatura de análise de conteúdo estomacal foram caracterizadas seis guildas tróficas: herbivoria, detritivoria, onivoria, planctivoria, insetivoria e piscivoria.

A ictiofauna do lago Grande esta sujeita à mudança sazonal no nível da água, podendo influenciar o comprimento da cadeia alimentar, pois o período de cheia disponibiliza uma grande oferta de itens alimentares, favorecendo as relações de onivoria, sendo que na seca é o contrário e favorece a carnivoria. A grande oferta alimentar na cheia leva algumas espécies a mudar o nível trófico ocupado no período de seca, embora os resultados de composição isotópica neste trabalho não tenham sido diferentes nos períodos analisados. A ampla plasticidade trófica das espécies do nível intermediário (3<sup>o</sup> nível trófico), que caracteriza a onivoria, é evidente no lago Grande e segundo Vander Zanden *et al*, (1997) pode causar o encurtamento da cadeia alimentar.

Entretanto, vários estudos têm analisado outros fatores que podem ou não influenciar o comprimento da cadeia alimentar em ecossistemas naturais, dentre os quais estão à produtividade, o tamanho do ecossistema, a riqueza de espécies e etc. (Vander Zanden *et al*, 1999; Post *et al*, 2000; Lake *et al*, 2001; Post, 2002; Vander Zanden & Fetzer, 2007). Assim Vander Zanden *et al* (1999) utilizando a técnica dos isótopos estáveis demonstraram que 69% da variabilidade do comprimento da cadeia alimentar foram explicados pela riqueza de espécies, mas não encontraram assim como Post *et al* (2000) e Pereira (2005) correlação entre o comprimento da cadeia e a disponibilidade de recursos por área, mostrando que a produtividade é um pobre preditor e com limitado papel no controle do comprimento da cadeia alimentar, enfraquecendo a teoria que prediz que o comprimento da cadeia alimentar

aumenta em função da produtividade total do ecossistema. Para Pereira (2005) que investigou os fatores que determinam o comprimento da cadeia alimentar em reservatórios neotropicais, dentre estes a estabilidade, capacidade de desenvolvimento de cada reservatório, foi a que melhor explicou a variabilidade no comprimento da cadeia e as relações de onivoria e detritivoria.

A transferência de energia, representada pelas posições tróficas dos peixes, para o lago Grande variou de 1,78 a 4,52 onde as espécies com a mesma posição trófica são agrupadas em níveis tróficos. Resultados próximos para posições tróficas foram encontrados por Leite *et al* (2002) para larvas de peixes variando de 2,0 a 4,1. Resultados estes que indicam que a maioria das larvas em algum estágio larval são consumidoras herbívoras ou carnívoras e que a cadeia trófica que sustenta esta produção larval é curta, pois a energia fixada pelas plantas é repassada quase diretamente as larvas. Assim os dados de  $\delta^{15}\text{N}$  indicam e determinam a posição trófica de uma espécie, que nem sempre pode representar esta mesma espécie em outro ambiente ou local, pois Vander Zanden *et al*, (1997) encontrou espécies de peixes que mudam suas posições tróficas de um lago para outro, o que pode ser consequência da presença de um predador particular de um lago para outro. Entretanto a correção dos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  dos consumidores dos mais altos níveis tróficos por um organismo “linha de base”, para o cálculo da posição trófica, fornece uma medida de comprimento de cadeia relacionada à transferência de massa da base para o topo da cadeia, que pode ser usada para comparação entre lagos (Cabana & Rasmussen, 1996).

Os valores médios de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  dos peixes de cada nível trófico e suas fontes alimentares evidenciaram por diagramação as principais fontes primárias de carbono e o nível em que elas são consumidas. A composição isotópica em  $^{13}\text{C}$  e  $^{15}\text{N}$  da ictiofauna não foi influenciada pelos períodos hidrológicos de seca e cheia e os valores isotópicos da ictiofauna refletem a composição isotópica da maioria das fontes alimentares. Assim os resultados

apresentados apontam as plantas C<sub>3</sub> e o fitoplâncton como às fontes primárias de maior importância para a biomassa da ictiofauna do lago Grande. Esses resultados se aproximam dos apresentados por Oliveira *et al* (2006) para peixes do lago Camaleão, onde as plantas C<sub>3</sub> constituem a principal fonte de carbono em ambos os períodos hidrológicos, mas não descartam a importância do fitoplâncton e ainda indicam uma pequena participação das plantas C<sub>4</sub>. Por outro lado neste trabalho, as macrófitas C<sub>4</sub>, grupo fotossintético que responde por mais de 50% da produtividade primária nas várzeas da Amazônia (Junk, 1985), apresentam valores isotópicos não relacionados com os peixes, evidenciando pouca importância dessa fonte para a biomassa da ictiofauna. Portanto a participação dessa fonte para a biomassa dos peixes pode ocorrer indiretamente pelo consumo de invertebrados, principalmente os insetos, padrão este também encontrado por Oliveira (2003). As plantas C<sub>3</sub> também foram indicadas como importantes fontes de carbono para peixes em outros trabalhos (Benedito-Cecilio *et al*, 2000; Manneta *et al*, 2003; Lopes *et al*, 2007). Outros estudos em áreas inundáveis apontam as algas como principal fonte de energia para as cadeias alimentares nesses ambientes (Araújo-Lima *et al*, 1986; Hamilton *et al*, 1992, Forsberg *et al*, 1993; Benedito-Cecilio *et al*, 2000).

Em ambos os períodos as plantas C<sub>3</sub> fixadoras de N<sub>2</sub> também apresentaram valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  que evidenciam pouca ou nenhuma relação como fonte primária de carbono para a biomassa dos peixes do lago Grande, com exceção da espécie *Piaractus brachypomus*, para a qual foi registrado um valor médio para  $\delta^{15}\text{N}$  de 4,17 ‰, o qual foi influenciado por valores em torno de 2,5 ‰, considerados “outliers”. Esse baixo valor em  $\delta^{15}\text{N}$  pode estar relacionado ao consumo de fontes empobrecidas como é o caso das arbóreas da floresta alagada C<sub>3</sub> Fixadoras de N<sub>2</sub> e macrófitas C<sub>3</sub> Fixadoras de N<sub>2</sub>.

## 11. CONCLUSÃO

A estruturação trófica da ictiofauna baseada no  $\delta^{15}\text{N}$  possibilitou a visualização de três níveis acima dos produtores primários, classificando os peixes em consumidores primários, secundários e terciários, além de demonstrar que cadeia alimentar do lago Grande é relativamente curta. A onivoria evidente para a metade das espécies do 3º nível trófico influencia o tamanho da cadeia alimentar deste lago. Finalmente, a análise de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  dos peixes e suas fontes alimentares permitem sugerir a importância das plantas  $\text{C}_3$  para biomassa dos peixes deste lago.

## 12. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADIS, J.; VICTORIA, L. C<sub>3</sub> or C<sub>4</sub> macrophytes: a specific carbon source for the development of semi-aquatic and terrestrial arthropods in central Amazonian river-floodplains according to  $\delta^{13}\text{C}$  values. **Isotopes Environment Health Studies**, 37: 193-198, 2001.

ALMEIDA, R. G. 1980. Aspectos taxonômicos e hábitos alimentares de três espécies de *Triplotheus* (Pisces: Characoidei, Characidae) do lago Castanho, Amazonas. Dissertação apresentado ao Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia, Fundação Universidade do Amazonas.

ALVIM, M. C. C. 1999. Composição e alimentação da ictiofauna em um trecho do alto rio São Francisco Município de Três Marias – MG. Dissertação apresentada a Universidade Federal de São Carlos, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde.

ARAÚJO LIMA, C. A. R. M.; GOULDING, M, Os frutos do tambaqui: ecologia, conservação e cultivo na Amazônia. Brasília: Sociedade Civil Mamirauá, 186p, 1998.

ARAÚJO LIMA, C. A. R. M.; FORSBERG, B. R.; VICTÓRIA, R.; MARTINELLI, L. A. Energy sources for detritivorous fishes in the Amazon. **Science**, 234: 256-1258, 1986.

BAYLEY, P. B. Aquatic Biodiversity and Fisheries Management in the Amazon. Desk study, FAO, 55 p, 1998.

BENEDITO-CECÍLIO, E.; ARAÚJO-LIMA, C. A. R, M.; FORSBERG, B. R.; BITTENCOURT, M. M.; MARTINELLI, L. A. C. Carbon sources of Amazonian fisheries. **Fisheries Management and Ecology**, 7: 1-10, 2000.

BENEDITO-CECILIO, E.; ARAÚJO-LIMA, C. A. R. M. 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, 2002.

BOUTTON, T. W. Stable carbon isotope ratios of natural materials: II, Atmospheric, terrestrial, marine, and freshwater environments. In: COLEMAN, D, C.; FRY, B. (Ed.) Carbon Isotope Techniques, New York: Academic Press, p. 173-185, 1991.

CABANA, G.; RASMUSSEN, J. B. Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. **Nature**, 372: 255 – 257, 1994.

CABANA, G. ; RASMUSSEN, J. B. Comparing aquatic food chains using nitrogen isotopes. **Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.A.**, 93: 10 844 -10 847, 1996.

CALHEIROS, D. F. Influência do pulso de inundação na composição isotópica ( $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ ) das fontes primárias de energia na planície de inundação do rio Paraguai (Pantanal - MS). 2003. Tese apresentada ao Centro de Energia Nuclear na Agricultura/CENA/USP.

CARVALHO, M. L. Alimentação do tambaqui jovem e sua relação com a comunidade zooplancônica do lago Grande - Manaquiri, Solimões-AM. 1981. Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Fundação Universidade do Amazonas.

CARVALHO, L. N.; FERNANDES, C. H. V.; MOREIRA, V. S. S. Alimentação de *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Osteichthyes, Erythrinidae) no rio Vermelho, Pantanal Sul Mato-Grossense. **Rev, bras, Zoociências**, Juiz de Fora, 4 (2): 227- 236, 2002.

CLARO JR, L.; FERREIRA, E.; ZUANON, J. O efeito da floresta alagada na alimentação de três espécies de peixes onívoros em lagos de várzea da Amazônia Central, Brasil. **Acta Amazonica**, 34(1):133 -137, 2004.

DENIRO, M.; EPSTEIN, S. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. **Geochim, Cosmochim, Acta**, Kidlington, 42: 495-506, 1978.

DENIRO, M. J.; EPSTEIN, S. Influence of the diet on the distribution of nitrogen isotopes in animais. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, 42: 495-506, 1981.

FAUTH, J. E.; J. BERNARDO, M. CAMARA, W. J. RESETARITS, JR., J. VAN BUSKIRK, S. A. MCCOLLUM. Simplifying the Jargon of Community Ecology: A Conceptual Approach. **The American Naturalist**, Vol. 147: ( 2) 282-286, 1996.

FERNANDEZ, J. M. Fontes autotróficas de energia em juvenis de jaraqui, *Semaprochilodus insignis* (Schomburgk, 1841) e curimatã, *Prochilodus nigricans* (Agassiz, 1829) (Pisces: Prochilodontidae) da Amazônia Central. 1993. Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia, Fundação Universidade do Amazonas.

FERREIRA, E. J. G. A ictiofauna do rio Trombetas na área de influencia da futura usina hidrelétrica de cachoeira Porteira, Pará. 1992. Tese apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Universidade federal do Amazonas.

FERREIRA, E. J. G.; ZUANON, J. A.; SANTOS, G. M. Peixes Comerciais do Médio Amazonas: Região de Santarém, Pará, Brasília: Edições IBAMA, 1998.

FERREIRA, A. Relações tróficas e isotópicas entre duas espécies de caracídeos e a cobertura do solo em córregos da bacia do rio Corumbataí, SP. 2008. Tese apresentada ao Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo.

FORSBERG, B. R.; ARAUJO LIMA, C. A. R. M.; MARTINELLI, L. A.; VICTÓRIA, R. L.; BONASSI, J. A. Autotrophic carbon sources for fish of the Central Amazon. **Ecology**, 74: 643 – 652, 1993.

FRANCE, R. L. Critical examination of stable isotope analysis as a means for tracing carbon pathways in stream ecosystems. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, 52: 651-656, 1995.

FRY, B.; MUMFORD, P. L.; TAM, F.; FOX, D. D.; WARREN, G. L.; HAVENS, K. E.; STEINMAN, A. D. Trophic position and individual feeding histories of fish from Lake Okeechobee, Florida. **Can. J. Aquat. Sci.**, 56: 590 - 600, 1999.

FRY, B. & SHERR, E. B.  $\delta^{13}\text{C}$  measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. **Contributions in Marine Science**, 27: 13-47, 1984.

FRY, B. Food web structure on Georges bank from stable C, N, and S isotopic compositions. **Limnol. Oceanogr.**, Waco, 33 (5): 1182-1190, 1988.

FRY, B. Stable isotope diagrams of freshwater food webs. **Ecology**, 72: 2293-2297, 1991.

GASALLA, M. A.; SOARES, L. S. H. Comentários sobre os estudos tróficos de peixes marinhos no processo histórico da ciência pesqueira e modelagem ecológica. **Boletim do Instituto de Pesca, São Paulo**, 27(2): 243 – 259, 2001.

GERKING, S. D. Feeding ecology of fish. California Academic Press. 1994.

GOULDING, M.; CARVALHO, M. L. Life history and management of the tambaqui (*Colossoma macropomum*, Characidae), an important Amazonian food fish. **Revista Brasileira de Zoologia**, 1: 107-133, 1982.

GOULDING, M. The fishes and the forest explorations in Amazonian natural history, In: Piranhas, University of California Press Berkeley Los Angeles, London, 1980.

GU, B.; SCHELSKE, C. L.; HOYER, M. V. 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: 1233 – 1243, 1996.

HAMILTON, S. K.; LEWIS, W. M. Jr.; SIPPEL, S. J. Energy sources for aquatic animals in the Orinoco River floodplain: evidence from stable isotopes. **Oecologia**, 89: 324-330, 1992.

HONDA, E. M. S. Contribuição ao conhecimento da biologia de peixes do Amazonas, II Alimentação do tambaqui, *Colossoma bidens* (Spix). 1974. **Acta Amazônica**, 4: 47-53.

ILYASHUK, B. P. Littoral oligochaete (Annelida: Oligochaeta) communities in neutral and acidic lakes in the Republic of Karelia, Russia. **Boreal Environment Research**, 4: 277–284, 1999.

JEPSEN, D. B.; WINEMILLER, K. O. Structure of tropical river food webs revealed by stable isotope ratios. **Oikos**, 96: 46–55, 2002.

JUNK, W. J.; BAYLEY, P. B.; SPARKS, R. E. The flood Pulse Concept in River - Floodplain System, 1989.

JUNK, W. J. Temporary fat storage, an adaptation of some fish species to the water level fluctuations and related environmental changes of the Amazon river. **Amazoniana**, 9(3): 315-352, 1985.

KLING, G. W.; FRY, R.; O'Hrien, W. J. Stable isotopes and planktonic trophic structure in arctic lakes. **Ecology**, 73: 561- 566, 1992.

LAKE, J. L.; MCKINNEY, R. A.; OSTERMAN, F. A.; PRUELI, R. J. ; KIDDON, J.; RYBA, S. A.; LIBBY, A. D. Stable nitrogen isotopes as indicators of anthropogenic activities in small freshwater systems. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, 58: 870-878, 2001.

LEITE, R. G. Fontes de energia utilizadas pelas larvas de peixes no rio Solimões/Amazonas e suas áreas inundáveis. 2000. Tese de Doutorado, Universidade do Amazonas, Manaus.

LEITE, R. G.; ARAÚJO-LIMA, C. A. R. M.; VICTORIA, R. L.; MARTINELLI, L. A. Stable isotope analysis of energy sources for larvae of eight fish species from the Amazon floodplain. **Ecology of Freshwater Fish**, 11: 56 – 63, 2002.

LOPES, C. A.; BENEDITO CECILIO, E.; MARTINELLI, L. A. Variability in the carbon isotope signature of *Prochilodus lineatus* (Prochilodontidae, Characiformes) a bottom-feeding fish of the Neotropical region. **Journal of Fish Biology**, 70:1649-1659, 2007.

LUCAS, C. M. Within Flood Season Variation in Fruit Consumption and Seed Dispersal by Two Characin Fishes of the Amazon. **Biotropica**, 40(5): 581– 589, 2008.

MANETTA, G. I.; BENEDITO CECILIO, E.; MARTINELLI, M. Carbon sources and trophic position of the main species of fishes of Baía River, Paraná River floodplain. **Brasil. Braz. J. Biol.**, 63 (2): 283-290, 2003.

MANETTA, G. I.; BENEDITO CECÍLIO, E. Aplicação da técnica de isótopos estáveis na estimativa da taxa de *turnover* em estudos ecológicos: uma síntese. **Maringá**, 25, (1): 121-129, 2003.

MARTINELLI, L. A.; VICTÓRIA, R. L.; MATSUI, E.; FORSBERG, B. R.; MOZETO, A. A. Utilização das variações naturais de  $\delta^{13}\text{C}$  no estudo de cadeias alimentares em ambientes aquáticos: princípios e perspectivas. **Acta Limnológica Brasileira**, 11: 859 - 882, 1988.

MÉRONA, B.; RANKIN, J. M. Food resource partitioning in a fish community of the Central Amazon floodplain. **Neotropical Ichthyology**, 2(2):75-84, 2004.

MINAGAWA, M.; WADA, E. Stepwise enrichment of  $^{15}\text{N}$  along food chains: further evidence and the relation between  $\delta^{15}\text{N}$  and animal age. **Geochim, Cosmochim, Acta**, 48: 1135 – 1140, 1984.

MOREIRA, S. S. Relações entre o ciclo hidrológico, atividade alimentar e táticas reprodutivas de quatro espécies de na área do Catalão, Amazônia Central. 2004. Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia, Fundação Universidade do Amazonas.

OLIVEIRA, A. C. B. Isótopos estáveis de C e N como indicadores qualitativo e quantitativo da dieta do tambaqui (*Colossoma macropomum*) da Amazônia Central. 2003. Tese apresentada ao Centro de Energia Nuclear na Agricultura/CENA/USP.

OLIVEIRA, A. C. B.; SOARES, M. G. M.; MARTINELLI, L. A.; MOREIRA, M. Z. Carbon sources of fish in an Amazonian floodplain lake. **Aquat, Sci**, 68: 229 – 238, 2006.

OVERBECK, J. Conceitos de Ecossistema. *In*: S, E, JORGENSEN & R, A, VOLLEN WEIDER (eds.) Diretrizes para o gerenciamento de lagos, Volume 1: Princípios para o gerenciamento de lagos, 2000.

PADOVANI, C. R. Determinação das fontes autotróficas de carbono para camarões em um lago de várzea da Amazônia Central, utilizando isótopos estáveis de carbono. 1992. Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia, Fundação Universidade do Amazonas.

PAIXÃO, I. M. P. Estudo da alimentação e reprodução de *Mylossoma duriventre* Cuvier, 1818 (Pisces, Characoidei), do lago Janauacá, AM, Brasil. 1980. Tese apresentada ao Instituto de Pesquisas da Amazônia/ Universidade Federal do Amazonas.

PELEGRI, S. P.; BLACKBURN T. H. Effects of *Tubifex tubifex* (Oligochaeta: Tubificidae) on N-mineralization in freshwater sediments, measured with  $^{15}\text{N}$  isotopes. **Aquatic Microbial Ecology**, 9: 289-294, 1995.

PEREIRA, A. L. Fatores que determinam o comprimento da cadeia alimentar em Reservatórios Neotropicais: Uso dos isótopos estáveis de  $^{13}\text{C}$  e  $^{15}\text{N}$ . 2005. Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais da Universidade Estadual de Maringá.

PIZARRO, M. C. A. Dieta e reprodução da piranha-preta (*Serrasalmus rhombeus*, Linnaeus, 1766) na represa Hidrelétrica de Balbina, Amazonas, Brasil. 1998. Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais do convênio Instituto de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas.

POLIS, G. A.; STRONG, D. R. Food web complexity and community dynamics. **American Naturalist**, 147:813-846, 1996.

POST, D.M.; PACE, M. L.; HAIRSTON Jr., N. G. Ecosystem size determines food-chain length in lakes. **Nature**, 405: 1047-1049, 2000.

POST, D. M. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, Methods, and assumptions. **Ecology**, 83 (3): 703 – 718, 2002.

REZENDE, C. F.; CARAMASCHI, E. M. P.; MAZZONI, R. Fluxo de energia em comunidades aquáticas, com ênfase em ecossistemas lóticos. **Oecol. Bras.**, 12(4): 626-639, 2008.

SANTOS, G. M. Estudos de alimentação e hábitos alimentares de *Schizodon fasciatus*, Agassiz, 1829, *Rhytiodus microlepis*, Kner, 1859, e *R. argenteofuscus*, Kner, 1859, do lago Janauacá, AM. (Osteichthyes, Characoidei, Anostomidae). *Acta Amazonica*, 11: 267-283, 1981.

SANTOS, G. M. Caracterização, hábitos alimentares e reprodutivos de quatro espécies de “aracus” e considerações ecológicas sobre o grupo no lago Janauacá - AM. (Osteichthyes, Characoidei, Anostomidae). *Acta Amazônica*, 12(4): 713 – 739, 1982.

SANTOS, G. M.; Ferreira, E.; Zuanon, J. Ecologia de peixes da Amazônia. *In: Adalberto Val et al* (Org.), Bases científicas para estratégias de preservação e desenvolvimento da Amazônia: fatos e perspectivas, Manaus: imprensa Universitária, 1: 263 - 280, 1991.

SCHOENER, T. W. Food webs from the small to the large. *Ecology*, 69: 1559-1589, 1989.

SOARES, M. G. M.; ALMEIDA, R. G.; JUNK, W. J. The trophic status of the fish fauna in Lago Camaleão a macrophyte dominated floodplain lake in the middle Amazon. *Amazoniana*, 9(4): 511-526, 1986.

SOARES, M. G. M.; JUNK, W. J. Commercial Fishery of the State of Amazonas: Status and Perspectives. *In: Junk, W. J.; Ohly, J.; Piedade, M. T. F.; Soares, M.G. (eds.): The Central Amazon Floodplain: Actual Use and Options for a Sustainable Management,-* Netherlands: Backhuys Publishers, Leiden, 2000.

SOUZA, M. J. F. T. 2005. Fontes autotróficas de energia para peixes do canal principal e quelônios ao longo da bacia do médio rio Negro, Amazônia – Brasil. Tese apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia, Universidade Federal do Amazonas.

SPRULES, W. G.; BOWERMAN, J. E. Omnivory and food chain length in zooplankton food webs. *Ecology*, 69: 418 – 425, 1988.

VANDER ZANDEN, M. J.; RASMUSSEN, J. B. A trophic position model of pelagic food webs: impact on contaminant biomagnifications in lake trout. *Ecol. Monogr.*, 66 (4): 451 – 477, 1996.

VANDER ZANDEN, M. J.; CABANA, G.; RASMUSSEN, J. B. 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, 1997.

VANDER ZANDEN, M. J.; CABANA, G.; RASMUSSEN, J. B. Primary Consumer  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  the trophic position of aquatic consumers. **Ecology**, 80(4): 395 – 1404, 1999.

VANDER ZANDEN, M. J.; RASMUSSEN, J. B. Variation in  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. **Limnol. Oceanogr.**, 46(8): 2061-2066, 2001.

VANDER ZANDEN, M. J.; FETZER W. W. Global patterns of aquatic food chain length. **Oikos**, 116: 1378 -1388, 2007.

VANDERKLIFT, M. A.; PONSARD, S. Sources of variation in consumer-diet  $\delta^{15}\text{N}$  enrichment: a meta-analysis. **Oecologia**, 136:169–182, 2003.

WAICHMAN, A. V. Autotrophic carbon sources for heterotrophic bacterioplankton in a floodplain lake of central Amazon. **Hydrobiologia**, 341: 27-36, 1996.

YAMAMOTO, K. C.; SOARES, M. G. M.; FREITAS, C. E. C. Alimentação de *Triportheus angulatus* (Spix & Agassiz, 1829) no lago Camaleão, Manaus, AM, Brasil. **Acta Amazonica**, 34(4): 653 – 659, 2004.