

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA-INPA

**Estrutura populacional, táticas reprodutivas e alocação
de energia em peixes de igarapé da Reserva Ducke,
Amazônia Central brasileira**

Daniela De Fex Wolf

Dissertação apresentada ao programa de Pós-graduação em Biologia de Água Doce e Pesca Interior – PPG-BADPI/INPA, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração: Ecologia.

Manaus – AM

Maio 2014

DANIELA DE FEX WOLF

**Estrutura populacional, táticas reprodutivas e
alocação de energia em peixes de igarapé da Reserva
Ducke, Amazônia Central brasileira**

ORIENTADORA: Dra. SIDINÉIA A. AMADIO

CO-ORIENTADOR: Dr. JANSEN ZUANON

Dissertação apresentada ao programa de Pós-graduação em Biologia de Água Doce e Pesca Interior – PPG-BADPI/INPA, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração: Ecologia.

Manaus – AM

Maió 2014

ATA DA DEFESA PÚBLICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA DE ÁGUA DOCE E PESCA INTERIOR

No dia 06 de Maio de 2014, às 09:30 horas, no Auditório do PPG BADPI, Campus Aleixo II – INPA, reuniu-se a Banca Julgadora da **DEFESA PÚBLICA de MESTRADO**, composta pelos seguintes membros titulares: Dra. Evanilde Benedito, Dra. Claudia Pereira de Deus e o Dr. Efreim Jorge Gondim Ferreira; tendo como membros suplentes: Dr. Fabrício Baccaro e a Dra. Flávia Kelly Siqueira de Souza, a fim de proceder a arguição pública da **DISSERTAÇÃO** da discente **DANIELA DE FEX WOLF**, intitulada: **Estratégias reprodutivas e alocação de energia em peixes de igarapé da Reserva Ducke, Amazônia Central Brasileira**. O estudo foi conduzido sob a orientação da Dra. Sidinéia Aparecida Amadio.

Após a exposição da aula, dentro do tempo regulamentar, (o)a discente foi arguido(a) oralmente pelos membros da Banca Julgadora, tendo recebido o conceito final:

- () **Aprovada**
() **Aprovada com “Distinção”**
() **Aprovada com “Distinção e Louvor”**
() **Reprovada**

Foi lavrada a ata e assinada pelos membros presentes da Banca Julgadora.

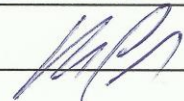
Dra. Evanilde Benedito



Dra. Claudia Pereira de Deus



Dr. Efreim Jorge Gondim Ferreira



Dr. Fabrício Baccaro

Dra. Flávia Kelly Siqueira de Souza



Dra. Sidinéia Aparecida Amadio
Coordenadora do PPG BADPI
PO- 514/2012 – INPA/MCT-PR

FICHA CATALOGRÁFICA

W853

Wolf, Daniela de Fex

Estrutura populacional, táticas reprodutivas e alocação de energia em peixes de igarapé da Reserva Ducke, Amazônia Central brasileira / Daniela de Fex Wolf. --- Manaus: [s.n], 2014.

xvii, 100 f. : il. color.

Dissertação (Mestrado) --- INPA, Manaus, 2014.

Orientador : Sidinéia Amadio.

Coorientador : Jansen Zuanon.

Área de concentração : Biologia de Água Doce e Pesca Interior.

1. Ecologia Energética. 2. Peixe - Igarapé. 3. Reserva Ducke. I. Título.

CDD 597.0929

Sinopse:

Nesse estudo foi analisada a alocação de energia para a reprodução e sua relação com estratégias de vida em *Rivulus micropus*, *Pyrrhulina cf. brevis*, *Crenuchus spilurus*, *Aequidens pallidus*, *Bryconops giacopinii* e *Hyphessobrycon aff. melazonatus* em igarapés de terra firme na Amazônia Central. Para descrever estes padrões foi avaliada a densidade calórica em músculo e gordura cavitária dos exemplares. Além disso, foram determinados a estrutura populacional e os parâmetros reprodutivos das espécies ao longo de um ciclo hidrológico.

Palavras-chave: Reprodução, energia, peixes, igarapés

Key words: Reproduction, energy, fishes, Amazonian streams.

A minha família, meu porto seguro, por todo o amor e compressão

A minha abuela

AGRADECIMENTOS

Aos meus orientadores, Dra. Sidinéia Amadio e Dr. Jansen Zuanon, por seu apoio, atenção, paciência, boas ideias, tranquilidade, disposição e por todo carinho.

Ao programa PEC-PG e ao CNPq pela minha bolsa de mestrado.

Ao corpo docente do PPG- Biologia de Água Doce e Pesca Interior, pela formação.

À Carminha Arruda, por toda sua ajuda e cordialidade mesmo antes de iniciar o mestrado.

À Maria Inês, do laboratório de Nutrição de Peixes, e Geangelo, laboratório de Sementes, pela liofilização das amostras.

Aos integrantes do Laboratório de Dinâmica de Populações de Peixes, por me receber e por tudo o que aprendi com vocês, especialmente a Sr. Raimundo, Dani Campos, Cris Röpke, Thaty Farago e Nati Wagner.

Ao meu amigo João Rocha, pela valiosa ajuda em campo e pelas risadas sempre frequentes dentro e fora da Ducke.

À minha turma de mestrado BADPI 2012, especialmente a Paulinho, Murilo, Jefferson, Moemita, pelo apoio, amizade, discussões e bons momentos.

Às minhas amigas Paulita e Morenita, obrigada muito e sempre por todo carinho, alegrias, companhia e momentos bonitos.

Aos meus amigos/família em Manaus: Ximbinha, Leo, Helo, Ducka, Marinita e Paulo. Sou imensamente afortunada por ter vocês na minha vida, obrigadíssima por fazer deste lugar meu novo lar.

Aos meus amigos na Colômbia, pela amizade sincera e forte, especialmente a Laura Flórez, Dani Yepes, Angie Jaramillo, Marilú Gómez e Daniel Aristizábal.

À Lina Brand, minha melhor e mais antiga amiga, por estar sempre presente e às vezes chegar em forma de carta, de outro continente, obrigadíssima pela força, respaldo e amizade.

À minha família, muito obrigada por me apoiar sempre, acreditar em mim, entender minha ausência, por fazer de meus sonhos seus sonhos, e por todo seu infinito amor. Especialmente a minhas irmãs, Aleja e Marce, minha motivação para ser sempre melhor, e a meus pais, Gilda e Jorge, pelo apoio e amor sem limites.

Ao João H. Amaral, meu bombom/meu amor, obrigadíssima pela compressão, cumplicidade, alegrias, aprendizagens, por todo teu amor, por me fazer tão feliz, por tudo!

A Deus e todos seus coleguinhas.

A todos os que fizeram possível este trabalho, muito obrigada!

Resumo

O ciclo reprodutivo dos peixes de água doce tropicais responde às variações no pulso de inundação, mas pouco se sabe sobre os padrões reprodutivos das espécies de peixes de igarapés, que sofrem mudanças drásticas em função das chuvas locais. O presente estudo considerou a estratégia de vida e os padrões de alocação de energia em seis espécies de pequeno porte oriundas de igarapés de terra firme da Reserva Adolpho Ducke, Amazônia Central. As amostras foram obtidas mensalmente, de janeiro a dezembro de 2013, utilizando redinhas, puçás e malhadeiras pequenas. Para cada espécie foram analisados: estrutura em comprimento, relações comprimento padrão-peso total, proporção sexual, índice gonadossomático, índice de gordura cavitária, fator de condição, época reprodutiva e sua relação com os níveis de precipitação e densidade calórica em músculo; os mesmos foram associados às estratégias reprodutivas de cada espécie. Os resultados mostraram que *Rivulus micropus*, *Pyrrhulina cf. brevis* e *Hyphessobrycon melazonatus* são espécies oportunistas sendo que as duas primeiras utilizam energia proveniente do músculo para o desenvolvimento das gônadas e a terceira utiliza energia de outras fontes; *Aequidens pallidus* e *Crenuchus spilurus* são espécies com tendência à estratégia equilíbrio e não utilizam energia proveniente do músculo para a maturação gonadal; e *Bryconops giacopinii* é uma espécie com tendência sazonal que não utiliza energia do músculo para o desenvolvimento gonadal. Nossos resultados indicam que algumas táticas hipoteticamente associadas aos diferentes tipos de estratégias reprodutivas não constituem respostas fixas e necessariamente interdependentes, mas, ao contrário, podem ser combinadas de diferentes formas em resposta às características e dinâmica do meio onde vivem.

Abstract

The reproductive cycle of freshwater tropical fish respond to changes in flood pulse, but little is known about the reproductive patterns of fish species in streams that undergo drastic changes depending on local rainfall. This study considered life strategy and patterns of energy allocation in six small fish species from small streams of Reserva Adolpho Ducke, Central Amazonia. Samplings were carried out monthly from January to December/2013, using small seine nets, dip nets and small gill nets. Size structure, length-weight relationship, sex ratio, gonadossomatic index, cavity fat index, body condition, breeding season and its relation to rainfall levels and caloric density in muscle were considered for each species, which were associated with life-history strategies of each species. The results showed that *Rivulus micropus*, *Pyrrhulina cf. brevis* and *Hyphessobrycon aff. melazonatus* fit into opportunistic strategy but the

first two uses energy from the muscle to the development of the gonads and the third one uses energy from other sources; *Aequidens pallidus* and *Crenuchus spilurus* are prone to equilibrium strategy and do not use energy from muscle to gonad maturation; *Bryconops giacopinii* is a seasonal species that does not use muscle energy for gonadal development. Our results indicate that some tactics hypothetically associated with different reproductive strategies may not necessarily be fixed and interdependent, but rather, can be combined in different ways in response to the characteristics and dynamics of the environment where they live.

SUMARIO

I. INTRODUÇÃO	1
II. OBJETIVOS	4
Geral.....	4
Específicos	4
III. MATERIAIS E MÉTODOS	5
Área de estudo	5
Espécies selecionadas para o estudo	7
COLETA DE DADOS	9
Obtenção dos exemplares de peixes.....	9
Obtenção dos dados biológicos	9
ANÁLISE DOS DADOS	11
Estrutura populacional em tamanho.....	11
Proporção sexual	11
Período reprodutivo e relação com a pluviosidade	11
Relação peso/comprimento e fator de condição (K)	12
Variação temporal do conteúdo calórico e do índice de gordura cavitária	12
Relação entre acúmulo de energia e nível pluviométrico.	13
IV. RESULTADOS	13
Estrutura populacional	13
Relação entre período reprodutivo e pluviosidade.....	16
Relação Peso/Comprimento e Fator de condição (K).....	19
Variação temporal do conteúdo calórico e do índice de gordura cavitária.....	20
Relação entre a acumulação de energia e precipitação pluviométrica.....	25
V. DISCUSSÃO	28
VI. BIBLIOGRAFIA	32

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Número de exemplares coletados por sexo, amplitude de variação, mínimo e máximo, média e desvio-padrão dos valores médios de comprimento padrão (Cp, mm) e peso total (Pt, g) das espécies de igarapés da Reserva Ducke amostrados em 2013. Nap determinados corresponde a indivíduos cujo sexo não foi determinado.	14
Tabela 2. Resultado do teste de Kolmogorov-Smirnov para normalidade, referente à distribuição dos comprimentos padrão para as espécies dos igarapés da Reserva Ducke durante janeiro a dezembro 2013. n.s. = não significativo.	16
Tabela 3. Frequência absoluta e relativa de fêmeas e machos para cada espécie analisada em igarapés da Reserva Ducke durante janeiro a dezembro de 2013 (G: teste G; * p<0,05)	16
Tabela 4. Valores de correlação de Spearman (ρ) entre precipitação e índice gonadossomático (IGS) para as espécies estudadas em igarapés da Reserva Ducke entre janeiro e dezembro 2013. *Correlação significativa para p<0,05.	17
Tabela 5. Valores médios do fator de condição (K) para as espécies coletadas em igarapés da Reserva Ducke de janeiro a dezembro de 2013. ^a Valores significativamente diferentes entre os meses (em negrito).	20
Tabela 6. Valor médio mensal do Índice de Gordura Cavitária (IGC) para as espécies coletadas na Reserva Ducke entre janeiro e dezembro 2013. - Ausência de exemplares.	24
Tabela 7. Estratégia de vida de seis espécies de peixes amostradas em igarapés da Reserva Ducke durante o ano de 2013.	27

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Localização da Reserva Ducke (quadrado branco) na área do município de Manaus, Amazonas (S 02°53', W 59°58') (Imagem tomada de: http://peld.inpa.gov.br/sitios/ducke).	6
Figura 2. Variação média mensal de precipitação de 2013 para a Reserva Florestal Adolpho Ducke (Fonte: Coordenação de Dinâmica Ambiental do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia)	6
Figura 3. Distribuição de frequência de ocorrência por classe de comprimento padrão de exemplares das espécies coletadas em igarapés da Reserva Ducke, em 2013.	15
Figura 4. Distribuição mensal dos valores de IGS (linha) e frequência de exemplares maduros de machos e fêmeas (barras) das espécies coletadas em igarapés da Reserva Ducke entre janeiro e dezembro de 2013.	18

Figura 5. Diagrama de dispersão de valores de peso total e comprimento padrão das espécies coletadas em igarapés da Reserva Ducke de janeiro a dezembro de 2013 com respectivos coeficientes de correlação e equação.....	19
Figura 6. Variação mensal da densidade calórica em músculo de exemplares das espécies coletadas em igarapés da Reserva Ducke de janeiro a dezembro de 2013.....	23
Figura 7. Variação mensal da densidade calórica em vísceras de <i>Pyrrhulina</i> cf. <i>brevis</i> coletadas em igarapés da Reserva Ducke ao longo do ano de 2013. *Valores significativamente diferentes.....	23
Figura 8. Valores médios de densidade calórica em músculo, por estágio de desenvolvimento gonadal (EM), para exemplares de <i>P.</i> cf. <i>brevis</i> e <i>B. giacopinii</i> coletados em igarapés da Reserva Ducke de janeiro a dezembro de 2013. *Valores significativamente diferentes.....	24
Figura 9. Densidade calórica (calorias/g de peso seco) em músculo de <i>Crenuchus spilurus</i> e <i>Hyphessobrycon</i> aff. <i>melazonatus</i> nas estações chuvosa e seca em 2013 na Reserva Ducke..	25

ANEXO

Tabela 8. Número de exemplares coletados por mês das seis espécies estudadas.	40
---	----

ESTRUTURA POPULACIONAL, TÁTICAS REPRODUTIVAS E ALOCAÇÃO DE ENERGIA EM PEIXES DE IGARAPÉ DA RESERVA DUCKE, AMAZÔNIA CENTRAL BRASILEIRA

I. INTRODUÇÃO

A reprodução é um processo pelo qual uma espécie se perpetua, transmitindo a seus descendentes as características de seu genoma (Vazzoler, 1996). Este processo depende fortemente da capacidade das espécies de se reproduzir no ambiente que ocupam e produzir populações viáveis (Wootton, 1989; Pough *et al.*, 2003).

O processo reprodutivo é desencadeado por mecanismos internos e por fatores abióticos, uma vez que mudanças no ambiente podem delimitar o período e sucesso reprodutivo dos organismos (Rottmann *et al.*, 1991; Vazzoler, 1996; Silva-Ribeiro e Guimarães-Moreira, 2012). Nos ambientes tropicais dulcícolas, um fator abiótico que se destaca são as flutuações pluviométricas, que promovem a expansão dos ecossistemas aquáticos, aumentam a disponibilidade de alimento e criam ambientes adequados para a desova, resultando condições favoráveis para a sobrevivência da progênie e para o recrutamento de indivíduos para a população (Agostinho e Júlio, 1999; Lowe-McConnel, 1999; Montreuil *et al.*, 2001).

Um dos sistemas tropicais de referência, não só pela sua grande área (sete milhões de km²), mas também pela imensa diversidade de ambientes aquáticos que contém, é a bacia Amazônica (Junk, 1983; Ferreira e Santos, 1999). Nesse sistema, as características bióticas e abióticas do meio aquático variam de forma drástica e sazonal (Junk *et al.*, 1989; Goulding *et al.*, 2003), e os organismos se adaptam às mudanças por meio de mecanismos que lhes permitem completar seu ciclo de vida (Santos *et al.*, 1991). Entretanto, na Amazônia também ocorrem outros ambientes aquáticos distintos dos rios de grande porte, como é o caso da rede de igarapés de terra firme, que correspondem a corpos de água que dependem estrutural e energeticamente da floresta circundante.

A água dos igarapés é geralmente clara ou preta, o substrato é predominantemente composto por bancos de areia e de liteira submersa, e a temperatura da água é relativamente baixa, em torno de 25°C (Santos e Ferreira, 1999; Mendonça *et al.*, 2005). O dossel da floresta sobre o canal do igarapé dificulta a penetração dos raios solares até a superfície da

água, tornando o sistema aquático fortemente heterotrófico e oligotrófico. Assim, ao depender do aporte externo de nutrientes, a manutenção da cadeia trófica aquática baseia-se fortemente na produção biológica da floresta ripária (Vannote *et al.*, 1980; Walker, 1986).

A determinação do equilíbrio entre o aporte de energia proveniente da dieta e a demanda energética dos organismos, além da avaliação dos processos fisiológicos pelos quais a energia transita no interior dos organismos vivos, constituem objetos de estudo da Ecologia Energética (Lucas, 1996; Young-Cho e Bureau, 1998). De toda a energia incorporada como alimento pelos organismos, uma parte se destina aos processos anabólicos e/ou catabólicos, outra é alocada para a manutenção das funções celulares e motoras e formação de novos elementos celulares (Jobling, 1994), e parte pode ser armazenada em forma de gordura, principalmente quando o animal atinge a maturidade sexual (Kleiber, 1975).

Os peixes desenvolveram diferentes formas de alocar sua energia por meio de uma gama de estratégias, e transformá-la em crescimento somático ou prole, garantindo assim a perpetuação da espécie (Vazzoler, 1996; Encina e Granado-Lorencio, 1997; Vismara *et al.*, 2004). Porém, pode haver diferença na forma de obtenção, acúmulo e utilização dessas reservas (Bennemann *et al.*, 1996; Huntingford *et al.*, 2001) e nos padrões de alocação de energia, que variam ao longo da vida (Wootton, 1989).

A forma como a energia é transferida do ambiente para os organismos, e dentro dos organismos, é influenciada por mudanças nas condições abióticas (concentração de oxigênio dissolvido, salinidade, temperatura, sazonalidade, disponibilidade de recursos alimentares) e bióticas (tamanho corporal, idade e sexo, predação e parasitismo, maturação das gônadas e atividade reprodutiva). Esses fatores interferem na capacidade do peixe em regular a alocação de energia para sua manutenção orgânica, ritmo de atividade e alimentação, interações comportamentais com outros organismos e crescimento (Fry, 1979; Dourado e Benedito-Cecilio, 2005). Neste sentido, diversos fatores ambientais podem representar diferentes formas de pressão seletiva sobre os peixes, o que significa que as táticas de vida podem variar dependendo do lugar e das condições ambientais onde as espécies se encontram (Barbieri *et al.*, 2000).

Para explicar a relação entre a história de vida das espécies e as características dos ambientes onde elas vivem, Winemiller (1989) e Winemiller e Rose (1992) propõem uma classificação baseada principalmente nas estratégias reprodutivas. Nesse contexto, as diferentes táticas reprodutivas que os peixes utilizam podem auxiliar a inferir como são utilizadas as reservas energéticas do organismo para que o processo reprodutivo tenha

sucesso. Assim, considerando diversas táticas reprodutivas (tipo de desova, migração, fecundidade, cuidado parental, duração do período reprodutivo, etc.), esses autores distinguem três estratégias reprodutivas principais, que são: os peixes sazonais, oportunistas e em equilíbrio.

Os peixes sazonais apresentam comportamento migratório, ausência de cuidado parental, taxas de crescimento e de mortalidade natural altas. A primeira maturação é tardia, com ovócitos de tamanho pequeno, fecundidade alta, período reprodutivo curto e sincronizado com a época de maior oferta de alimentos para a prole. Peixes em equilíbrio têm taxas de crescimento e de mortalidade natural baixa, longevidade relativamente alta, primeira maturação tardia, tamanho do ovócito grande, fecundidade baixa e período reprodutivo longo. Podem apresentar complexo comportamento de cuidado parental, são geralmente sedentários e podem exibir comportamento territorial, constroem ninhos e vivem em ambientes relativamente estáveis. A estratégia oportunista é marcada pela maturação sexual rápida, pequeno tamanho corporal, baixa fecundidade, reprodução parcelada, pouco ou nenhum cuidado parental, e por habitar ambientes marcados por variações temporais pouco previsíveis (Winemiller, 1992).

Nos grandes rios tropicais, as espécies ictícas são submetidas a variações ambientais regulares e previsíveis ao longo do tempo, portanto a maioria delas são estrategistas sazonais (Winemiller, 1992). Entretanto, nos pequenos igarapés de floresta de terra firme, que sofrem variações drásticas de volume de curta duração (horas ou poucos dias) como produto de chuvas locais, os peixes devem apresentar estratégias que favoreçam a sobrevivência e garantam o sucesso reprodutivo, para que suas populações persistam naquele ambiente (Zanatta *et al.*, 2013). Neste sentido, é razoável esperar que uma grande parte das espécies apresente estratégia reprodutiva do tipo oportunista.

Existem poucos estudos sobre biologia reprodutiva e alimentar de peixes em igarapé. Alguns estudos tem demonstrado que muitas espécies desovam durante a estiagem (Lowe-McConnell, 1979; Townshend e Wootton, 1984), o que pode sugerir uma adaptação para impedir que as larvas e jovens sejam arrastados para fora do canal durante as enchentes. Outras espécies sincronizam seus períodos reprodutivos com a temporada de chuvas, o que sugere dependência de processos de expansão do ambiente aquático para o seu sucesso reprodutivo. Mendonça-Cardoso (2012) estudando espécies de peixes de igarapés da Reserva Florestal Adolpho Ducke identificou que as maiores frequências de fêmeas em atividade reprodutiva coincidem com os períodos de maior nível d'águas, o que, possivelmente, está

relacionado com uma maior disponibilidade de microhabitats para desova. Isto sugere que os ambientes de igarapés, que, devido a sua alta sensibilidade ambiental, sofrem mudanças frequentes em suas características bióticas e abióticas, e apresentam baixa produtividade primária autóctone, permitem o desenvolvimento de uma ampla variedade de estratégias e adaptações que organismos aquáticos devem apresentar para persistir nesses ambientes (Blanck *et al.*, 2007).

De maneira geral, qualquer estratégia reprodutiva empregada pelos peixes nesses ambientes dependerá da quantidade de energia armazenada e disponibilizada para os processos reprodutivos (Flores-Lopes e Malabarba, 2007). Portanto, identificar os padrões de alocação da energia nos peixes e sua relação com o ciclo reprodutivo permitirá uma melhor compreensão da história de vida das espécies e sua sincronização com as condições ambientais predominantes nos pequenos igarapés de terra firme da Amazônia Central brasileira.

A pergunta de pesquisa do presente trabalho foi: Qual a relação entre as estratégias de vida das espécies de peixes de pequeno porte e a maneira como transferem a energia para a reprodução?

II. OBJETIVOS

Geral

Determinar as relações entre as táticas reprodutivas e os padrões de alocação de energia de espécies de peixes de pequeno porte em igarapés de terra firme da Reserva Florestal Adolpho Ducke, na Amazônia Central brasileira.

Específicos

- 1.** Descrever a estrutura populacional em tamanho e proporção sexual das espécies de peixes de igarapés de terra firme.
- 2.** Determinar o período reprodutivo e possíveis relações com a variação pluviométrica para espécies de peixes de igarapés de terra firme.
- 3.** Determinar a relação peso/comprimento e a condição corpórea (K) para as espécies de peixes de igarapés de terra firme.
- 4.** Identificar possível variação temporal do conteúdo calórico e sua relação com o índice gonadossomático e índice de gordura cavitária em espécies de peixes de igarapés de terra firme.

5. Determinar a relação entre o acúmulo de energia e nível pluviométrico para espécies de peixes de igarapés de terra firme.

6. Descrever as variações temporais na alocação de energia de acordo com as estratégias reprodutivas das espécies estudadas.

III. MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

A Reserva Florestal Adolpho Ducke -RFAD- (S 02°53', W 59°58') é uma área de floresta tropical de terra firme de cerca de 10.000 ha, de propriedade do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). A Reserva (Figura 1) possui nascentes e pequenos riachos (igarapés) tributários de duas bacias hidrográficas: 1) a bacia da porção ocidental drena para o igarapé Tarumã, que desagua no rio Negro, enquanto que 2) os igarapés da porção oriental drenam para o rio Puraquequara, e este desagua no rio Amazonas (Araujo, 1967; Mendonça, 2001). O clima da reserva é classificado como tropical úmido, com umidade relativa do ar de 75-86%; a temperatura média anual é de 26°C, com variação anual baixa (3°C) e variação diária mais alta (8°C) (Espírito-Santo, 2007). A precipitação anual varia de 1.750 a 2.500 mm, sendo que a época de maior precipitação ocorre entre novembro e maio, com picos de chuvas em março e abril. De junho a outubro ocorre a época seca, o geralmente setembro é o mês mais seco (Espírito-Santo, 2007) (Figura 2). Toda a reserva está coberta por floresta tropical úmida de baixa altitude, com dossel fechado e sub-bosque com pouca luminosidade (Oliveira *et al.*, 2008).

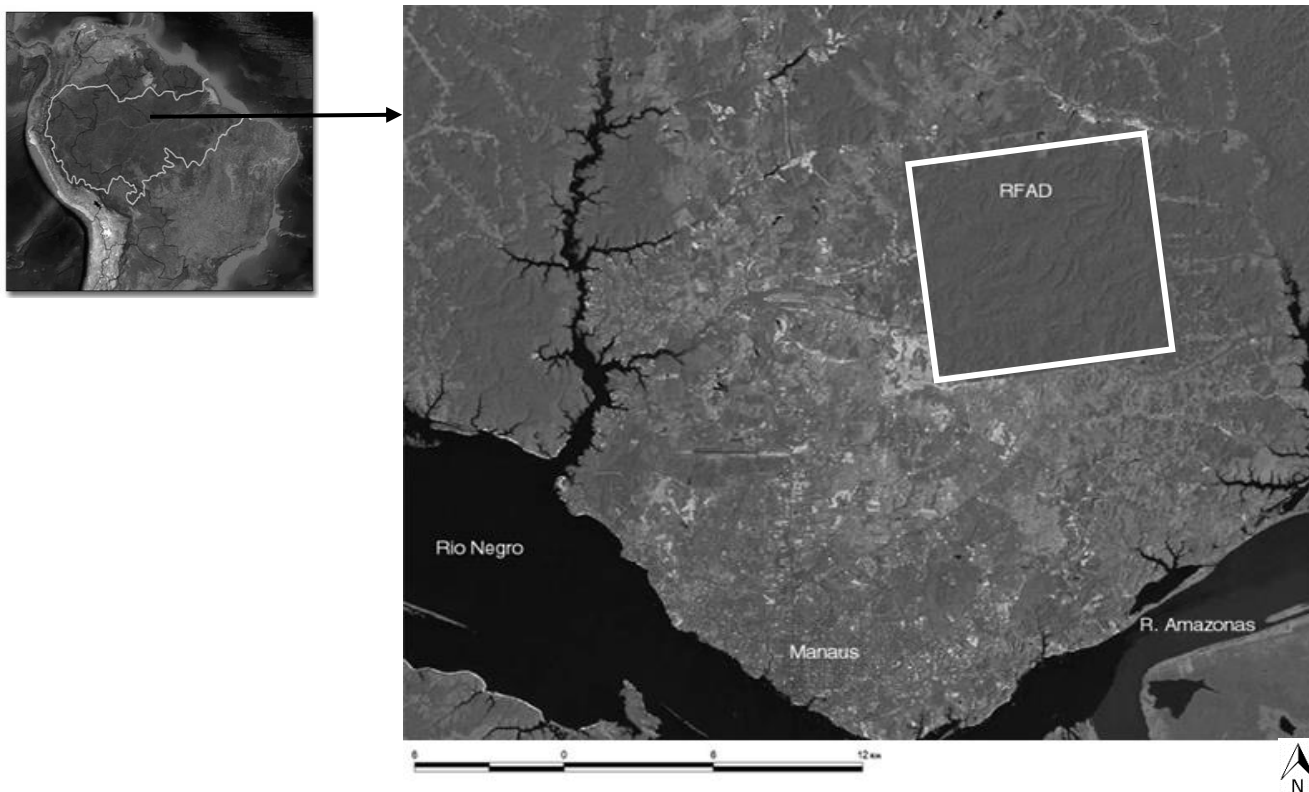


Figura 1. Localização da Reserva Ducke (quadrado branco) na área do município de Manaus, Amazonas (S 02°53', W 59°58') (Imagem tomada de: <http://peld.inpa.gov.br/sitios/ducke>).

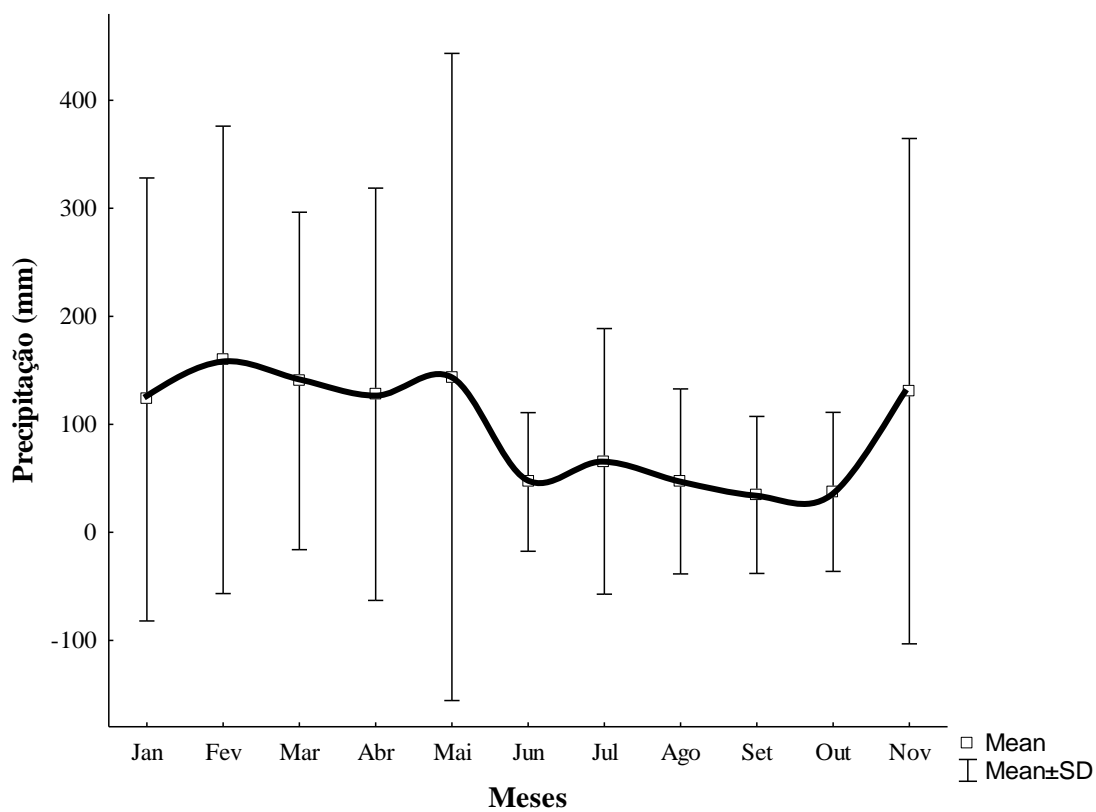


Figura 2. Variação média mensal de precipitação de 2013 para a Reserva Florestal Adolpho Ducke (Fonte: Coordenação de Dinâmica Ambiental do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia)

Espécies selecionadas para o estudo

A partir do estudo realizado por Mendonça-Cardoso (2012) sobre a biologia reprodutiva de espécies de peixes de igarapés na Reserva Ducke, foram selecionadas espécies que representassem as diferentes estratégias reprodutivas identificadas para o ambiente. Além disso, buscou-se selecionar espécies que fossem frequentes e relativamente abundantes nos igarapés durante um ciclo sazonal completo, de forma a permitir análises sobre as variações mensais nos parâmetros reprodutivos e no conteúdo energético dos peixes. Com base nesses critérios, foram selecionadas seis espécies:

***Aequidens pallidus* (Heckel, 1840)**

Ordem: Perciformes. Família: Cichlidae.

Espécie com até 140 mm de comprimento padrão, sua fecundidade é baixa (871 ovócitos), apresenta cuidado parental e é territorial (Winemiller, 1989; Espírito-Santo *et al.*, 2013). Habita lugares com pH variando de 6,5 a 7,5, ocorrendo na América do Sul, na bacia do Rio Amazonas (Kullander e Ferreira, 1990). Apresenta estratégia reprodutiva do tipo Equilíbrio (Mendonça-Cardoso, 2012).

Lote de referência na Coleção de Peixes do INPA: INPA 42294

***Crenuchus spilurus* (Günther, 1863)**

Ordem: Characiformes. Família: Crenuchidae.

Atinge 40 mm de comprimento padrão. Apresenta forte dimorfismo sexual, com machos maiores, apresentando nadadeiras dorsal e anal mais longas e coloridas do que das fêmeas. Ocorre em igarapés de pequeno porte e de reduzida vazão, sendo encontrado também em poças laterais aos igarapés. Apresenta alimentação variada, ingerindo tanto insetos alóctones quanto autóctones. Fecundidade baixa (174 ovócitos), ovócitos grandes (1,41 mm) e cuidado parental, o que a aproxima de uma estratégia reprodutiva do tipo Equilíbrio (Mendonça-Cardoso, 2012; Pires, 2012).

***Pyrrhulina cf. brevis* Steindachner, 1876**

Ordem: Characiformes. Família: Lebiasinidae

Vive em pequenos grupos associados à vegetação nas margens dos igarapés, em locais de menor velocidade de correnteza. Apresenta pequeno porte (60 mm), possui fecundação externa e não apresenta cuidado parental prolongado. Deposita seus ovos no substrato de

folhas dos igarapés. Também é encontrada em poças temporárias adjacentes aos igarapés (Zuanon *et al.*, *in prep*). Se aproxima a estrategista do tipo oportunista (Mendonça-Cardoso, 2012).

Lote de referência na Coleção de Peixes do INPA: INPA 42296

Rivulus micropus (Steindachner, 1863)

Ordem: Cyprinodontiformes. Família: Rivulidae.

De pequeno porte (40 mm de comprimento padrão), fecundação externa, com produção de poucos (24 ovócitos) e grandes (1,49mm) ovos, que são depositados em poças temporárias marginais aos igarapés ao longo do período chuvoso, mas sem cuidado parental (Zuanon *et al.*, *in prep*). Se aproxima a estrategista do tipo oportunista (Mendonça-Cardoso, 2012).

Lote de referência na Coleção de Peixes do INPA: INPA 43395

Bryconops giacopinii (Fernández-Yépez, 1950)

Ordem: Characiformes. Família: Characidae

Bastante comum e conspícuo, formando grupos nos igarapés maiores e em trechos mais profundos de igarapés pequenos. Atinge pelo menos 125 mm de comprimento padrão e apresenta fecundidade relativamente alta (2858 ovócitos) (Mérigoux *et al.*, 2001). Nada à meia água e captura rapidamente os invertebrados que caem na superfície. Aproxima-se a uma estrategista do tipo Sazonal, com desovas durante quase todos os meses do ano (Mendonça-Cardoso, 2012).

Hyphessobrycon aff. melazonatus Durbin in Eigenmann, 1908

Ordem: Characiformes. Família: Characidae

Atinge pequeno tamanho (81mm de comprimento padrão) e é encontrado em igarapés de primeiros ordens, onde ocupa ambientes de canal e, eventualmente, áreas alagadas e poças. Alimenta-se principalmente de insetos de origem alóctone e tem hábitos nectobentônicos. Resiliência elevada, com tempo mínimo para duplicação da população menor que 15 meses e baixa fecundidade (882 ovócitos) (Zuanon *et al.*, *in prep*).

Lote de referência na Coleção de Peixes do INPA: INPA 42297

COLETA DE DADOS

Obtenção dos exemplares de peixes

Exemplares das espécies selecionadas foram coletados, mensalmente, em igarapés da Reserva Ducke entre janeiro e dezembro de 2013, utilizando rapichés (puças) e malhadeiras com tamanho de malha de 20 mm (Anexo I). Para evitar interferência na composição e abundância local pela retirada de muitos indivíduos de um mesmo igarapé, as amostragens mensais foram realizadas em dois igarapés alternados e de tamanhos similares (Espírito-Santo, 2007; Espírito-Santo *et al.*, 2009). Dentro de um mesmo igarapé foram amostrados diferentes habitats, incluindo bancos de folhiço submerso, vegetação submersa e emergente, e na coluna de água, em trechos com águas correntes e remansos.

Após a captura, os exemplares foram acondicionados em sacos plásticos, etiquetados com as informações do local de amostragem, data e horário de coleta, sacrificados com uma dose letal do anestésico Eugenol (AVMA, 2013), e mantidos em caixa de isopor com gelo, sendo posteriormente transportados para o Laboratório de Dinâmica de Populações de Peixes da Coordenação de Biodiversidade no Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/INPA, Manaus, para o processamento.

Obtenção dos dados biológicos

De cada exemplar foram registrados:

- Comprimento padrão (CP; mm): medida horizontal, da ponta do focinho até a última vértebra; Peso total (Pt; g); Peso do fígado (Pf; g); Peso das gônadas (Pg; g); Peso da gordura cavitária (Pgc; g)

- Sexo e estágio de desenvolvimento gonadal: por meio de uma incisão abdominal, as gônadas foram expostas e, mediante observações macroscópicas foram identificados o sexo e o estágio de maturação gonadal. Exemplares muito pequenos ($CP \leq 15\text{mm}$) ou apresentavam gônadas danificadas, comprometendo a identificação correta, foram classificados como “Não determinados”. O estágio de desenvolvimento gonadal foi determinado seguindo a classificação geral de Brown-Petersen *et al.* (2011), com adaptações:

I. Imaturo: Ovários muito pequenos, filamentosos, translúcidos, sem sinais de vascularização. Os testículos são delgados, com diâmetro muito reduzido.

II. Em maturação: Ovários maiores, intensamente vascularizados, observam-se ovócitos opacos e pequenos. Os machos têm as gônadas de cor rosada a avermelhada e de aspecto mais firme.

III. Maduro: Ovários apresentam-se túrgidos, com ovócitos grandes. Os testículos apresentam-se como túbulos mais grandes e firmes, de cor branca.

IV. Esvaziado: Os ovários estão flácidos, de tamanho relativamente grande, mas não volumosos, com zonas hemorrágicas. Os machos apresentam flacidez nos testículos e zonas de vascularização conspícua.

V. Regeneração: Ovários de tamanho reduzido, mas maiores que os imaturos. São translúcidos e com pouca vascularização, sem ovócitos. Os machos têm gônadas delgadas, translúcidas e flácidas.

Determinação da densidade calórica nos diferentes órgãos e tecidos

De cada exemplar coletado foram extraídas e armazenadas em freezer, porções de músculo, fígado, gônadas, conteúdo estomacal e gordura cavitária. Posteriormente, essas amostras foram liofilizadas com o objetivo de extrair toda a umidade, melhorar a conservação dos tecidos e padronizar as condições das amostras para a análise (Pitombo, 1989). Uma vez liofilizadas, as amostras foram maceradas com uso de um moinho e armazenadas em sacos plásticos estanques (tipo ziplock). As amostras foram colocadas para queima em uma bomba calorimétrica (Parr Instruments 6100), onde o oxigênio é utilizado como agente oxidante e a quantidade de calor liberado pela queima da amostra representa a quantidade de energia da amostra, em valores de calorias por grama (Grodzinski *et al.*, 1975). O peso seco mínimo exigido para a queima direta na bomba calorimétrica foi de 0,6g; para as amostras pesando entre 0,4 e 0,6g, foi empregado um composto auxiliar com conteúdo calórico conhecido. Os compostos mais comuns são o ácido benzóico ($6318,4 \text{ calg}^{-1}$) e o óleo mineral marca LAPON ($11038,945 \text{ calg}^{-1}$), e este último foi utilizado neste estudo devido à fácil manipulação e baixo custo. Amostras com peso seco abaixo de 0,4g foram grupadas por espécie para o mesmo sexo e fase de desenvolvimento gonadal, por mês de coleta.

ANÁLISE DOS DADOS

Estrutura populacional em tamanho

A estrutura da população em tamanho para cada espécie foi determinada por meio da distribuição da frequência de ocorrência de exemplares por classe de comprimento padrão. O número de classes de comprimento foi definido de acordo com o método de Sturges (1926):

$$K = 1 + 3,3 \log n, \text{ onde}$$

K: Número de classes de tamanho

n: Número de indivíduos.

A análise da normalidade dos dados foi feita aplicando-se o teste de Kolmogorov-Smirnov (Zar, 1996).

Proporção sexual

A proporção sexual foi calculada a partir das frequências absolutas de machos e de fêmeas para o conjunto completo de exemplares coletados durante o ano. As possíveis diferenças da proporção esperada de 1:1 foram testadas por meio do teste G (Zar, 1996):

$$G = 2 * \sum (Fo * Ln Fo/Fe), \text{ onde:}$$

Fo: Frequência absoluta observada

Fe: Frequência absoluta esperada

Ln: Logaritmo neperiano

Foram consideradas significativas as situações cujo valor calculado de G foi maior que 3,84 (GL=1).

Período reprodutivo e relação com a pluviosidade

A época da desova foi determinada para sexos separados, na ausência de diferença significativa, o cálculo foi feito para sexos grupados, por meio da distribuição temporal da frequência de ocorrência de exemplares maduros e do Índice Gonadossomático (IGS). Para isto, os valores de IGS foram calculados individualmente, segundo a expressão apresentada por Vazzoler (1996):

$$IGS = Po / Pt \times 100, \text{ onde}$$

Po: Peso do ovário (g),

Pt: Peso total do peixe (g)

Para identificar possíveis diferenças significativas no índice gonadossomático entre os meses do ano, para cada espécie analisada, foi utilizado o teste não paramétrico para amostras independentes de Kruskal-Wallis. Para as espécies nas quais foram detectadas diferenças significativas no IGS, foi aplicado o teste *a posteriori* de Tuckey.

Viando investigar possíveis correlações entre período reprodutivo e pluviosidade utilizou-se uma medida de associação (correlação de Spearman) entre os níveis de precipitação acumulada no mês (mm) e o índice gonadossomático médio para cada espécie.

Relação peso/comprimento e fator de condição (K)

A relação entre peso total (g) e comprimento padrão (mm) foi calculado para os exemplares de cada espécie, separadamente. Os dados logaritmizados de peso e comprimento foram submetidos a uma regressão linear simples para o cálculo dos coeficientes linear (*a*) e angular (*b*). Posteriormente, foi obtida a função potência $Pt = a * Cp^b$ (Huxley, 1924), para descrever a relação entre as variáveis consideradas. Para determinar o tipo de crescimento da espécie, que pode ser isométrico ($b=3$) ou alométrico ($b \neq 3$) (Jobling, 2002) foram aplicados testes t de Student (Zar, 1999).

A condição individual foi obtida por meio da expressão:

$$K = Pt/Cp^b, \text{ (Le Cren, 1951), onde}$$

Pt: Peso total do peixe (g).

Cp: Comprimento padrão do peixe (mm).

b: Coeficiente angular entre Pt/Cp.

Para verificar diferenças significativas nos valores de K entre os meses do ano, para cada espécie analisada, foi utilizado o teste não paramétrico para amostras independentes de Kruskal-Wallis. Para as espécies nas quais foram detectadas diferenças significativas no IGS, foi aplicado o teste *a posteriori* de Tuckey.

Variação temporal do conteúdo calórico e do índice de gordura cavitária

Considerando que os dados de conteúdo energético das amostras não atenderam às premissas de normalidade e homocedasticidade (testes de Lvene e Shapiro Wilk), foi utilizado o teste de Kruskal-Wallis para investigar possíveis diferenças no conteúdo calórico médio das espécies ao longo do ano. Nos casos de existência de diferenças significativas, foi aplicado o teste de Tukey *a posteriori*. A densidade calórica de músculo foi analisada para todas as espécies, entretanto o teor calórico em vísceras foi analisado somente para *Pyrrhulina* cf.

brevis, uma vez que não foi possível conseguir material suficiente para as demais espécies, mesmo agrupando material de mesmo sexo, fase de desenvolvimento gonadal e mês de coleta. Pela mesma razão não foi possível utilizar os valores calóricos de fígado, conteúdo estomacal e gônadas.

Índice de gordura cavitária (IGC): toda gordura cavitária foi retirada e pesada, a quantificação foi feita pelo cálculo do IGC, segundo Santos (1982), expresso por:

$$\text{IGC} = \text{Pgc}/\text{Pt} \times 100, \text{ onde}$$

Pgc: Peso da gordura cavitária;

Pt: Peso total do peixe.

Relação entre acúmulo de energia e nível pluviométrico.

Para essa análise, foram estabelecidos dois períodos sazonais de acordo com a intensidade de chuvas ao longo dos meses na Reserva Ducke (cf. Baccaro *et al.*, 2008): estação chuvosa (novembro a maio) e seca (junho a outubro).

Para esta análise foram utilizadas as densidades calorimétricas de músculo para todas as espécies, e das vísceras para somente duas espécies (*Pyrrhulina* cf. *brevis* e *Aequidens pallidus*), uma vez que não foi possível conseguir material suficiente para todas as espécies. Os valores médios da densidade calorimétrica foram comparados para as duas estações do ano (chuvosa e seca) por meio do teste de Mann-Whitney, uma vez que os dados não apresentaram distribuição normal.

Para todos os testes estatísticos realizados assumiu-se um nível de significância de 5% ($\alpha=0,05$). As análises foram realizadas por meio do programa *STATISTICA 8.0*.

IV. RESULTADOS

Estrutura populacional

Foram capturados 591 exemplares de peixes ao longo do período de coleta. Destes, 53 exemplares eram de *Aequidens pallidus*, 29 de *Bryconops giacopinii*, 63 de *Crenuchus spilurus*, 118 de *Hyphessobrycon* aff. *melazonatus*, 108 de *Pyrrhulina* cf. *brevis* e 220 de *Rivulus micropus*. As amplitudes de variação e valores médios de comprimento e peso são apresentadas na Tabela 1. Exemplares de *A. pallidus* e *B. giacopinii* atingiram os maiores tamanhos médios e apresentaram as maiores amplitudes de variação em comprimento e peso.

Tabela 1. Número de exemplares coletados por sexo, amplitude de variação, mínimo e máximo, média e desvio-padrão dos valores médios de comprimento padrão (Cp, mm) e peso total (Pt, g) das espécies de igarapés da Reserva Ducke amostrados em 2013. Nap determinados corresponde a indivíduos cujo sexo não foi determinado.

		<i>A.</i> <i>pallidus</i>	<i>B.</i> <i>giacopinii</i>	<i>C.</i> <i>spilurus</i>	<i>H. aff.</i> <i>melazonatus</i>	<i>P.</i> <i>cf. brevis</i>	<i>R.</i> <i>micropus</i>
Fêmeas	n	7	12	35	63	41	52
	Cp (Amplitude)	20,0 – 97,0	62,0- 118,0	29,0- 44,0	26,0- 41,0	36,0- 63,0	14,0- 48,0
	Cp médio ± dp	78,5 ±27,6	94,0±17,0	36,0 ±4,0	35,0 ±3,0	50,0 ±7,0	27,0 ±10,0
	Pt (Amplitude)	3,0 - 40,0	5,0 - 41,0	0,5 - 2,0	0,5 – 1,7	0,7 - 5,5	0,1 - 41,0
	Pt médio ± dp	27,0 ±15,0	22,0 ±12,0	1,0 ±0,4	1,0 ±0,3	2,5 ± 1,0	0,5 ±0,5
Machos	n	12	7	7	25	26	90
	Cp (Amplitude)	29,0 - 108,0	51,0 - 102,0	33,0 - 41,0	24,0 - 38,0	37,0 - 71,0	14,5 - 33,0
	Cp médio ± dp	62,0 ±22,0	87,0 ±20,0	36,0 ±3,0	32,0 ±3,0	55,0 ±10,0	20,0 ±4,0
	Pt (Amplitude)	1,0 - 63,0	2,5 - 26,0	0,7 - 2,0	0,3 - 1,0	1,0 - 7,0	0,1 - 1,0
	Pt médio ± dp	15,0 ±18,0	17,0 ±9,0	1,0 ±0,4	1,0 ±0,2	3,0 ±2,0	0,2 ±0,1
Não determinados	n	34	10	21	29	41	78
	Cp (Amplitude)	14,0 - 82,5	13,0 - 59,0	22,0 - 45,0	16,0 - 40,0	22,0 - 64,0	14,0 - 43,0
	Cp médio ± dp	42,0 ±14,0	26,0 ±14,0	32,0 ±6,0	29,0 ±5,0	39,0 ±11,0	24,0 ±6,0
	Pt (Amplitude)	0,1 - 23,0	0,1 - 4,0	0,2 - 2,5	0,1 - 1,0	0,2 - 5,0	0,1 – 1,0
	Pt médio ± dp	4,0± 5,0	1,0 ± 2,0	1,0±0,5	0,5 ±0,2	1,0 ±1,0	0,3 ±0,2

As distribuições de tamanho das espécies analisadas, excetuando-se *P. cf. brevis* e *C. spilurus*, não apresentaram distribuição normal (Tabela 2). Neste sentido, 34% da população de *B. giacopinii* e 49% de *H. aff. melazonatus* são compostos por exemplares grandes; Para *C. spilurus* (39%) e *P. cf. brevis* (28%) a população é composta por exemplares de tamanho médio, e 39% dos exemplares de *R. micropus* e 32% de *A. pallidus* foram das classes de comprimentos menores (Figura 3).

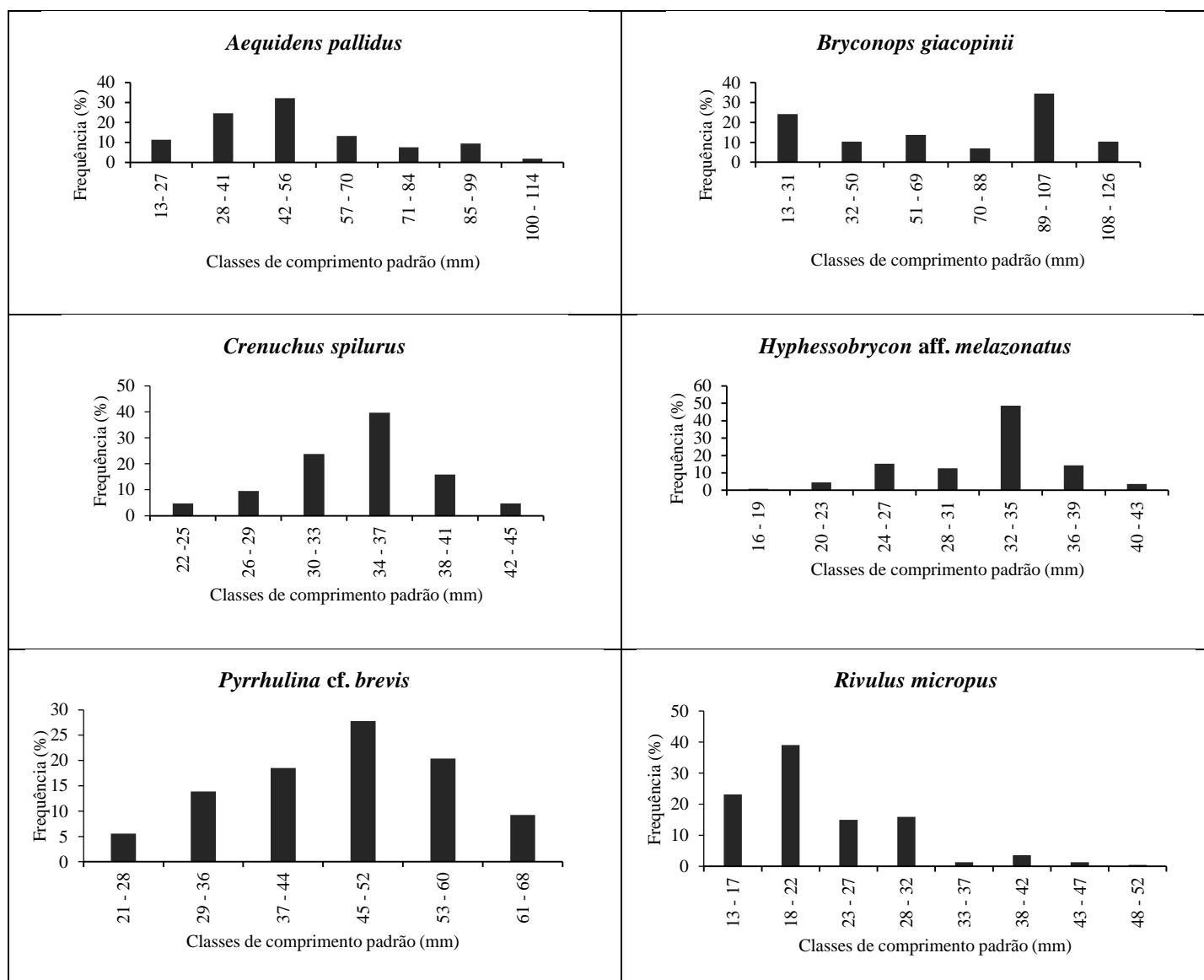


Figura 3. Distribuição de frequência de ocorrência por classe de comprimento padrão de exemplares das espécies coletadas em Igarapé da Reserva Ducke, em 2013.

Tabela 2. Resultado do teste de Kolmogorov-Smirnov para normalidade, referente à distribuição dos comprimentos padrão para as espécies dos igarapés da Reserva Ducke durante janeiro a dezembro 2013. n.s. = não significativo.

Espécie	D	P	Lilliefors p
<i>Aequidens pallidus</i>	0,1555	<0,2	<0,01
<i>Bryconops giacopinii</i>	0,1977	<0,2	<0,01
<i>Crenuchus spilurus</i>	0,0760	n.s.	<1,00
<i>Hyphessobrycon</i> aff. <i>melazonatus</i>	0,1162	<0,1	<0,01
<i>Pyrrhulina</i> cf. <i>brevis</i>	0,0696	n.s.	<1,00
<i>Rivulus micropus</i>	0,1677	<0,01	<0,01

Apenas *C. spilurus* e *H. aff. melazonatus* apresentaram predomínio significativo de fêmeas, enquanto *R. micropus* exibiu predominância de machos (Tabela 3).

Tabela 3. Frequência absoluta e relativa de fêmeas e machos para cada espécie analisada em igarapés da Reserva Ducke durante janeiro a dezembro de 2013 (G: teste G; * p<0,05)

Espécie	Frequência absoluta (n)		Frequência relativa (%)		G	Proporção Sexual Fêmeas: Machos
	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos		
<i>Aequidens pallidus</i>	7	12	37	63	1,33	0,6 : 1
<i>Bryconops giacopinii</i>	12	7	63	37	1,33	1,7 : 1
<i>Crenuchus spilurus</i>	35	7	83	17	20,38*	5 : 1
<i>Hyphessobrycon</i> aff. <i>melazonatus</i>	63	25	72	28	16,96*	2,5 : 1
<i>Pyrrhulina</i> cf. <i>brevis</i>	41	26	61	39	3,39	1,6 : 1
<i>Rivulus micropus</i>	52	90	24	76	10,29*	0,6 : 1
Total	210	245				

Relação entre período reprodutivo e pluviosidade

A determinação do período reprodutivo para todas as espécies foi realizada utilizando os sexos grupados, uma vez que não houve diferença de época de reprodução entre machos e fêmeas.

A distribuição temporal dos valores médios de IGS foi significativamente diferente (H, p<0,05) para *A. pallidus* em setembro de 2013 (50% dos exemplares analisados estavam maduros), para *P. cf. brevis* em março (54% de indivíduos maduros) e para *H. aff.*

melazonatus em fevereiro e junho (entre 40 e 50% dos indivíduos estavam maduros) (Figura 4).

Crenuchus spilurus, *R. micropus* e *B. giacopinii* não apresentaram diferenças significativas nos valores de IGS durante 2013, embora seja possível observar alterações do índice ao longo do ano. Assim, os meses com valores mais altos de IGS e que foram acompanhados pelas maiores porcentagens de ocorrência de indivíduos maduros foram interpretados como a época de desova das referidas espécies. Com base nessas informações, fevereiro foi considerado como o principal mês de desova de *C. spilurus*, fevereiro e março para *R. micropus*, e janeiro e setembro para *B. giacopinii* (Figura 4).

De forma geral, as espécies apresentaram os maiores valores de IGS nos meses correspondentes à maior precipitação pluviométrica (novembro a maio) (Figura 2). Entretanto, a correlação de Spearman (ρ) entre as variáveis analisadas foi significativa e positiva somente para *R. micropus*, indicando que o IGS aumenta com o incremento da pluviosidade mensal (Tabela 4).

Tabela 4. Valores de correlação de Spearman (ρ) entre precipitação e índice gonadossomático (IGS) para as espécies estudadas em igarapés da Reserva Ducke entre janeiro e dezembro 2013. *Correlação significativa para $p < 0,05$.

Espécie	ρ
<i>Aequidens pallidus</i>	-0,47
<i>Bryconops giacopinii</i>	-0,05
<i>Crenuchus spilurus</i>	0,43
<i>Hyphessobrycon aff. melazonatus</i>	0,53
<i>Pyrrhulina cf. brevis</i>	-0,20
<i>Rivulus micropus</i>	0,76*

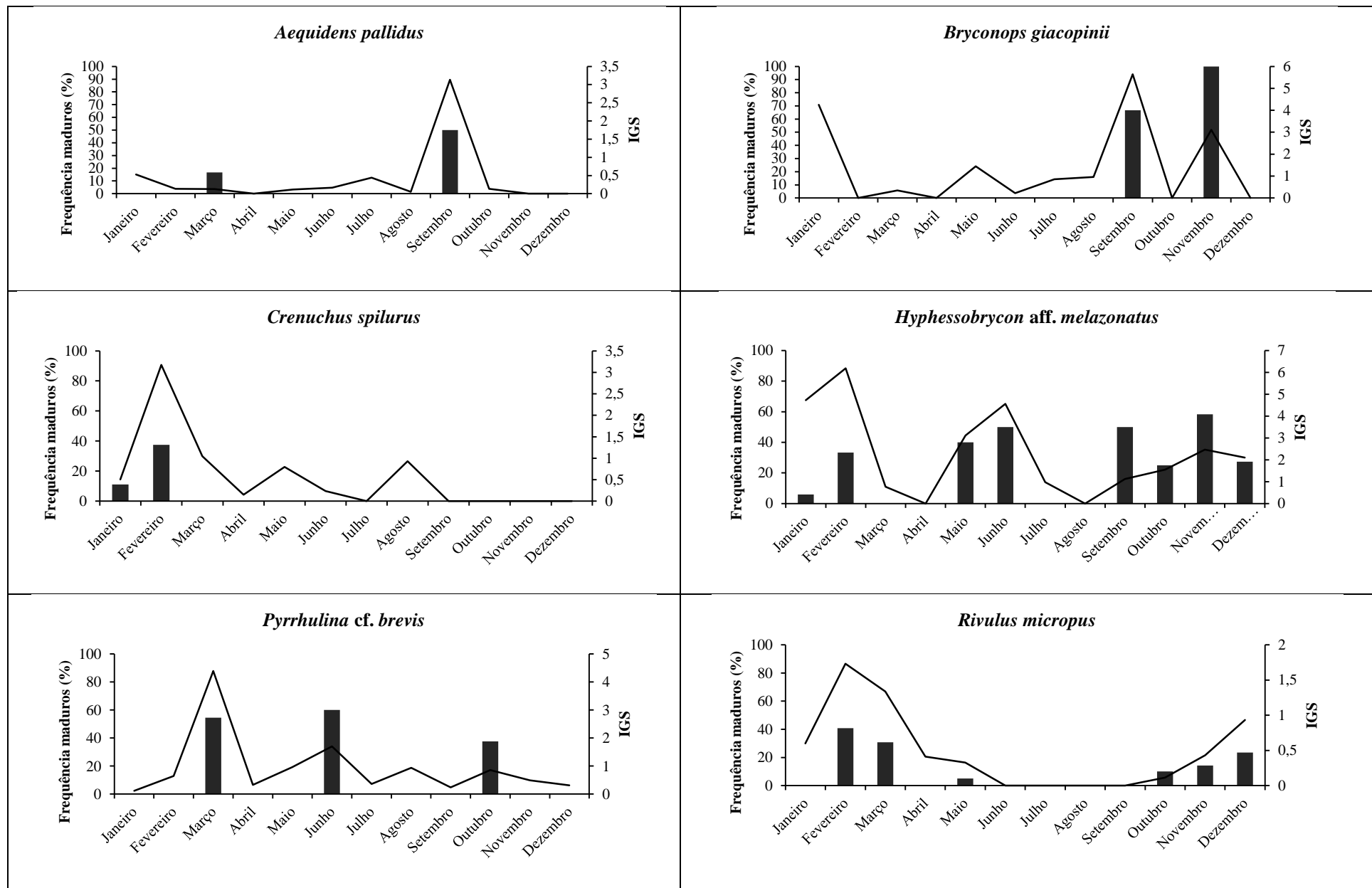


Figura 4. Distribuição mensal dos valores de IGS (linha) e frequência de exemplares maduros de machos e fêmeas (barras) das espécies coletadas em igarapés da Reserva Ducke entre janeiro e dezembro de 2013.

Relação Peso/Comprimento e Fator de condição (K)

As relações peso/comprimento para cada espécie e os respectivos parâmetros da equação encontram-se na Figura 5. Todas as espécies apresentaram crescimento do tipo isométrico, já que os valores de b não foram significativamente diferentes de 3 ($p > 0,05$).

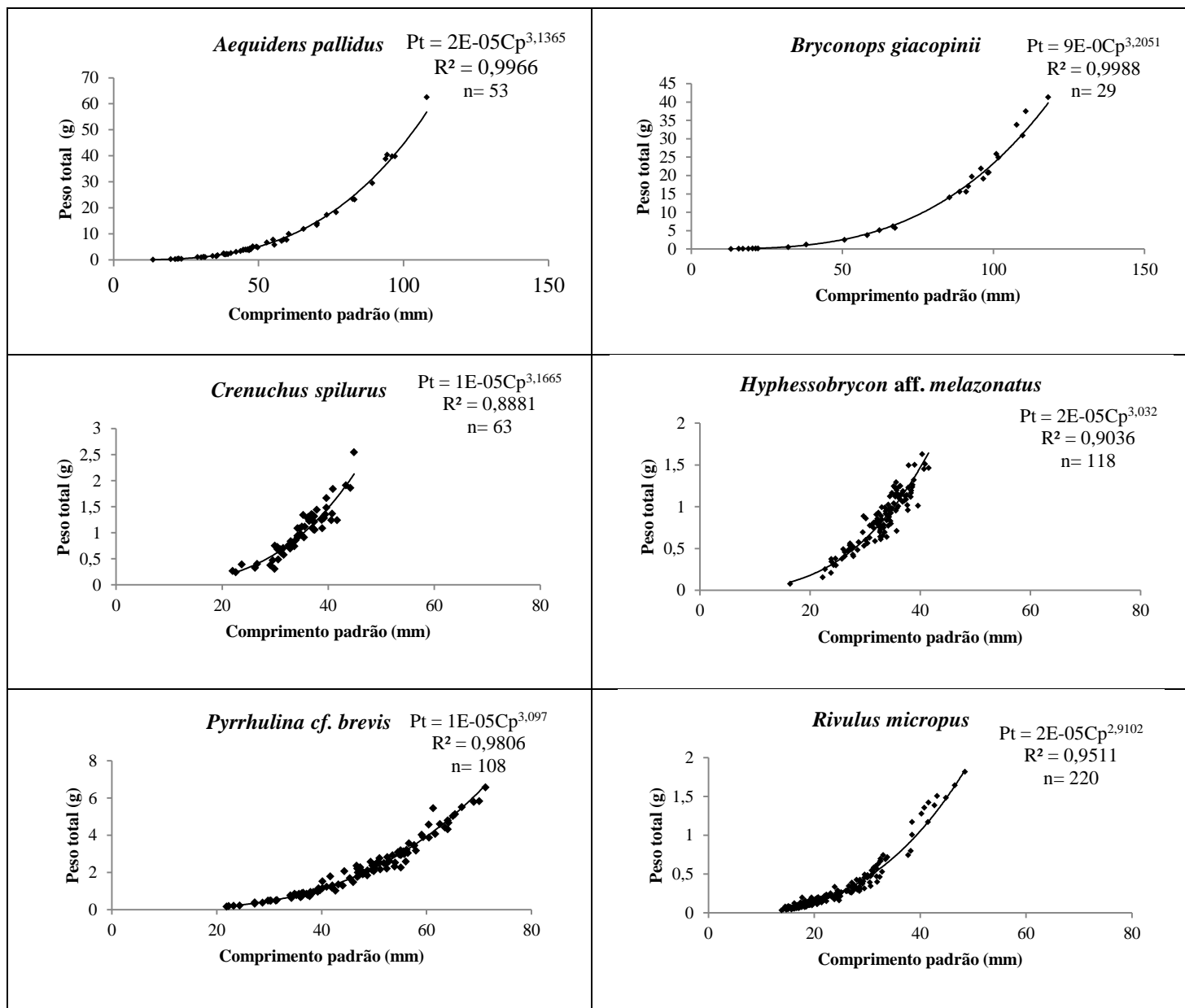


Figura 5. Diagrama de dispersão de valores de peso total e comprimento padrão das espécies coletadas em Igarapés da Reserva Ducke de janeiro a dezembro de 2013 com respectivos coeficientes de correlação e equação.

O fator de condição não apresentou diferenças significativas ao longo do ano para *C. spilurus* e *P. cf. brevis* (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$), entretanto, houve diferença significativa para as demais espécies, sendo que os maiores valores no fator de condição coincidiram com os meses de maior pluviosidade para *B. giacopinii* e *R. micropus*, e de período de seca para *H. aff. melazonatus* (agosto) e *A. pallidus* (setembro) (Tabela 5).

Tabela 5. Valores médios do fator de condição (K) para as espécies coletadas em igarapés da Reserva Ducke de janeiro a dezembro de 2013. ^a Valores significativamente diferentes entre os meses (em negrito).

	<i>Aequidens pallidus</i> K x 10 ³	<i>Bryconops giacopinii</i> K x 10 ³	<i>Crenuchus spilurus</i> K x 10 ⁴	<i>Hyphessobrycon melazonatus</i> K x 10 ⁴	<i>Pyrrhulina cf. brevis</i> K x 10 ⁴	<i>Rivulus micropus</i> K x 10 ⁴
Janeiro	7,21	7,03^a	0,2	0,2	1,1	0,03
Fevereiro	35,7^a		0,2	0,2	1,6	0,002
Março	0,09	0,0003^a	0,2	0,07	0,1	0,006
Abril	0,01		0,1		0,9	0,2^a
Mai	27,2	2,9	0,2	0,2	1,2	0,08
Junho	1,9	1,2	0,25	0,3	0,8	0,03
Julho	3,3	11		0,1	0,7	0,01
Agosto	2,8	0,001	0,05	0,7^a	1,2	0,01
Setembro	66,5^a	24,3^a		0,2	1,3	0,01
Outubro	1,8		0,07	0,2	0,5	0,04
Novembro	0,2	34,6^a		0,2	1,3	0,06
Dezembro	0,3		0,14	0,1	1,1	0,04

Varição temporal do conteúdo calórico e do índice de gordura cavitária

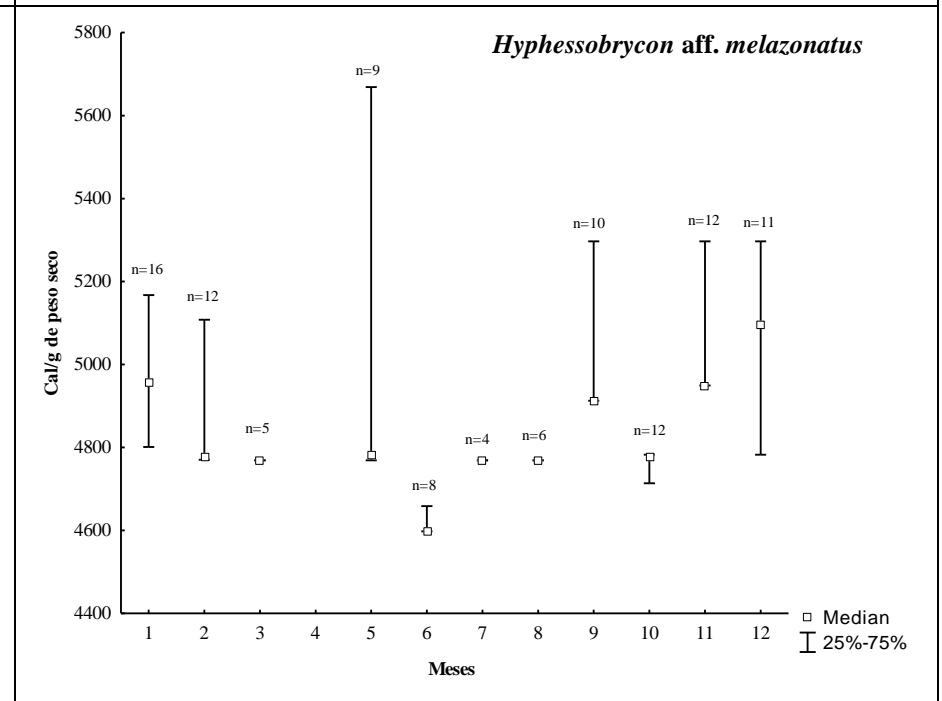
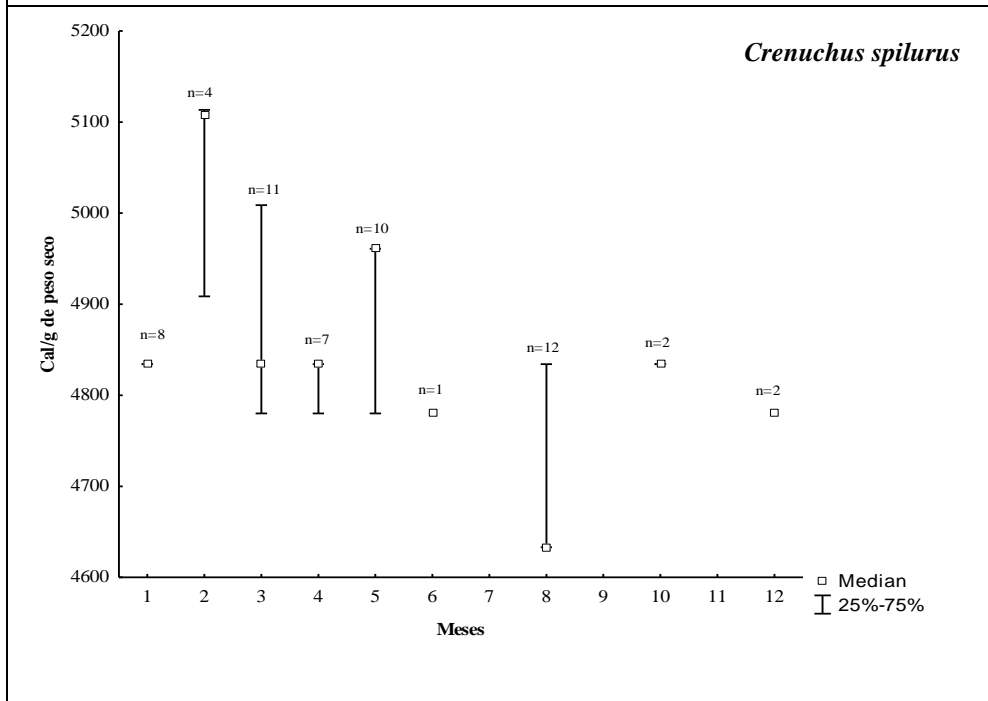
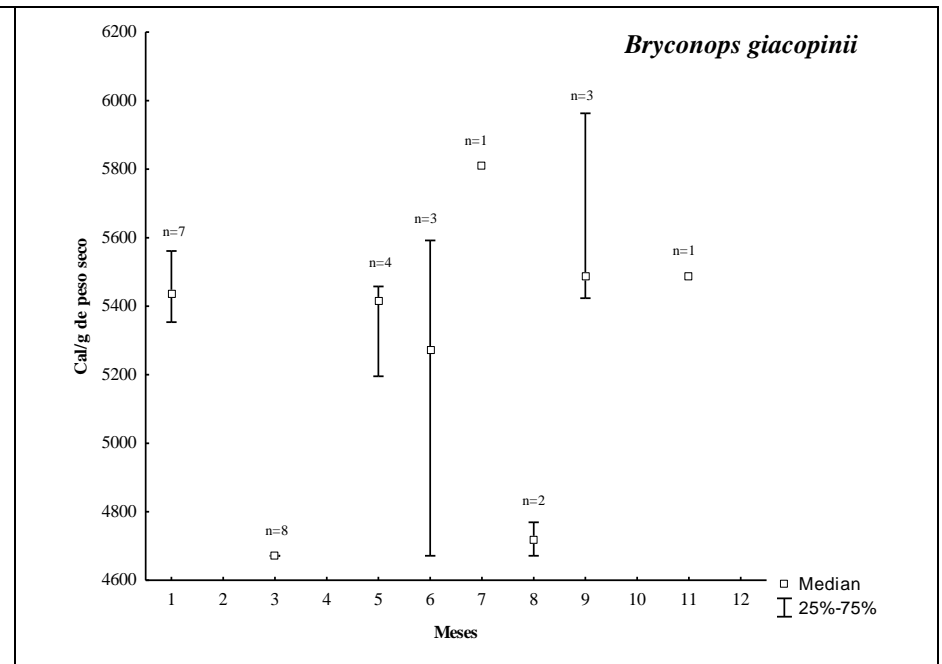
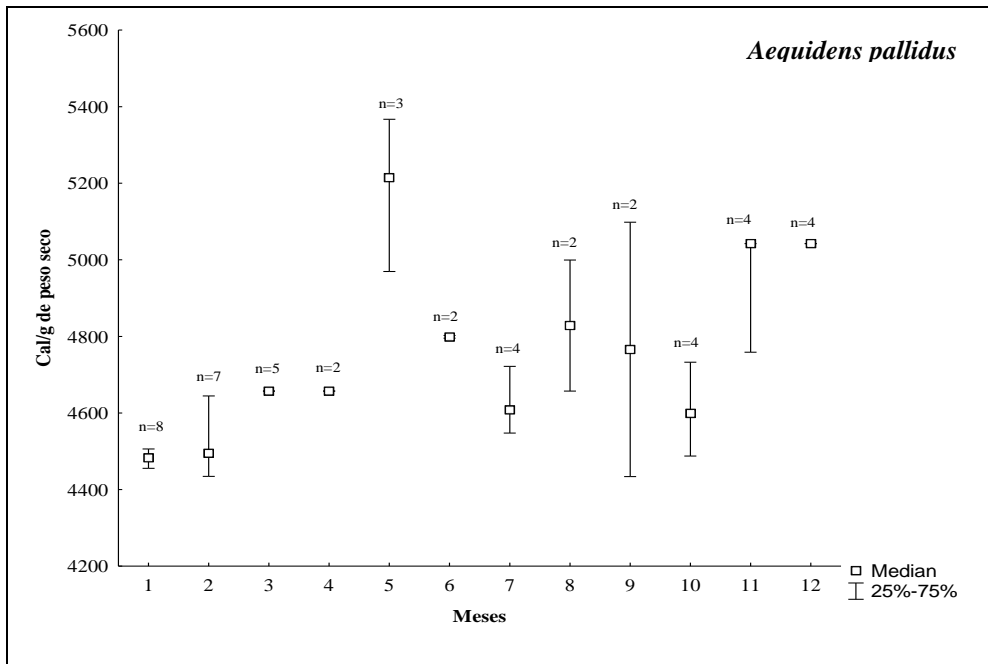
Dentro todas as espécies avaliadas, *Rivulus micropus* (H: 174,55, $p < 0,005$), *Pyrrhulina cf. brevis* (H: 36,48, $p < 0,005$), *Crenuchus spilurus* (H: 17,35, $p < 0,005$), *Bryconops giacopinii* (H: 20,65, $p < 0,005$), *Hyphessobrycon aff. melazonatus* (H: 59,812, $p < 0,005$) e *Aequidens pallidus* (H: 26,758, $p < 0,005$), apresentaram diferenças significativas nos valores na densidade calórica no músculo durante o período de estudos (Figura 6).

Rivulus micropus e *Pyrrhulina cf. brevis* apresentaram diferenças significativas na densidade calórica no músculo ao longo do ano, sendo que os menores valores ocorreram nos primeiros meses do ano. Durante o segundo semestre do ano, correspondente ao período de estiagem, *Crenuchus spilurus*, *Bryconops giacopinii* e *Hyphessobrycon aff. melazonatus* apresentaram valores inferiores a 4800 cal/g no músculo, sendo os menores no mês de agosto para *C. spilurus* e *B. giacopinii*, e em junho e outubro para *H. aff. melazonatus*. *Aequidens*

pallidus mostrou densidades calóricas significativamente maiores no músculo em maio, setembro e novembro (Figura 6). A análise da variação temporal da densidade calórica nas vísceras foi possível somente para *Pyrrhulina* cf. *brevis* que apresentou diferenças significativas (U: 41,9, $p < 0,005$), sendo que os maiores valores ocorreram nos primeiros meses do ano, correspondentes ao período de chuvas (Figura 7).

Em relação à variação temporal da gordura cavitária das espécies, encontrou-se que nenhum exemplar de *Rivulus micropus* apresentou gordura cavitária durante todo o período do estudo. Para *Pyrrhulina* cf. *brevis* somente os exemplares coletados em janeiro e novembro apresentaram gordura na cavidade abdominal; *Crenuchus spilurus* apresentou gordura cavitária em janeiro e março, *Bryconops giacopinii* em janeiro, maio, junho, julho, setembro e novembro, *Hyphessobrycon* aff. *melazonatus* em janeiro e maio e *Aequidens pallidus* teve gordura cavitária em janeiro, maio, agosto e setembro (Tabela 6).

Quando foi avaliada a variação da densidade calórica em músculo em cada fase de desenvolvimento gonadal, foram encontradas diferenças significativas para *Bryconops giacopinii* e *Pyrrhulina* cf. *brevis*. Para *B. giacopinii* os maiores valores na densidade calórica em músculo ocorrem quando a espécie se encontra em maturação (II) ou madura (III), ao contrário do observado para *P. cf. brevis* que o menor valor ocorreu em exemplares maduros (III) (Figura 8).



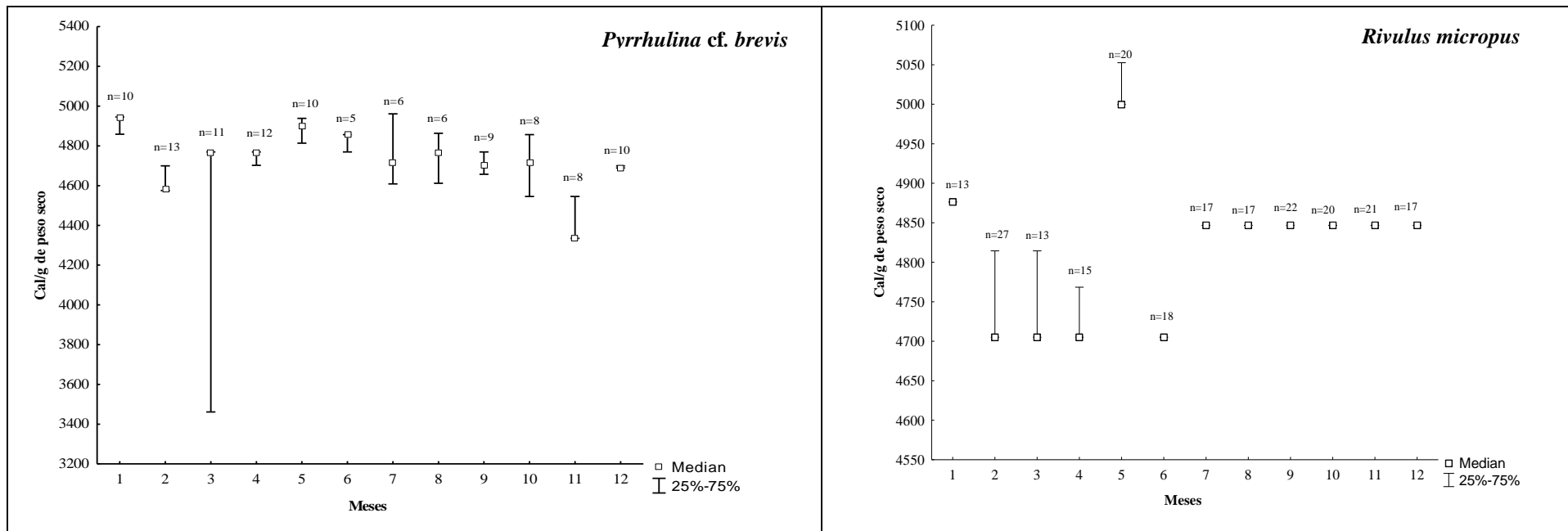


Figura 6. Variação mensal da densidade calórica em músculo de exemplares das espécies coletadas em igarapés da Reserva Ducke de janeiro a dezembro de 2013.

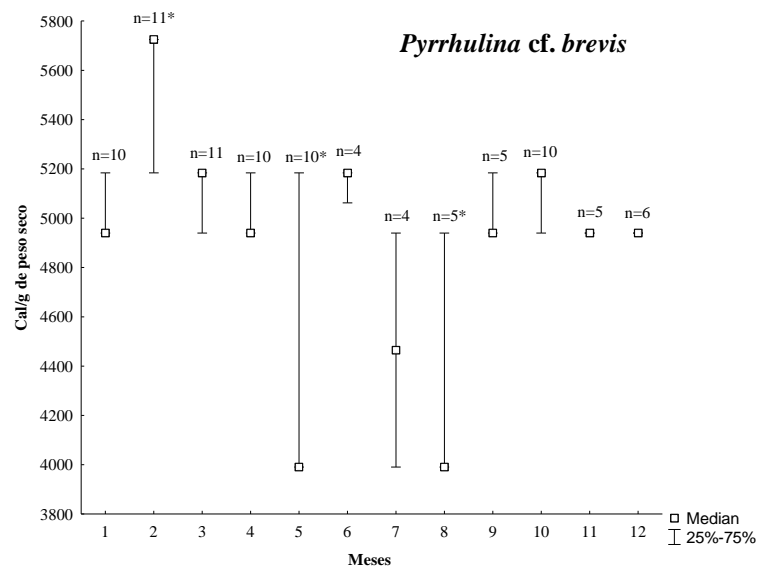


Figura 7. Variação mensal da densidade calórica em vísceras de *Pyrrhulina cf. brevis* coletadas em igarapés da Reserva Ducke ao longo do ano de 2013.

*Valores significativamente diferentes.

Tabela 6. Valor médio mensal do Índice de Gordura Cavitária (IGC) para as espécies coletadas na Reserva Ducke entre janeiro e dezembro 2013. - Ausência de exemplares.

	<i>A. pallidus</i>	<i>B. giacopinii</i>	<i>C. spilurus</i>	<i>H. aff. melazonatus</i>	<i>P. cf. brevis</i>	<i>R. micropus</i>
Janeiro	0,09	0,65	1,51	0,41	0,96	0
Fevereiro	0	0	0,29	0	0	0
Março	0	-	0,98	0	0	0
Abril	0	0	0	-	0	0
Mai	0,66	0,52	0	0,13	0	0
Junho	0	1,47	0	0	0	0
Julho	0	2,19	-	0	0	0
Agosto	0,13	-	0	0	0	0
Setembro	0,33	2,22	-	0	0	0
Outubro	0	-	0	0	0	0
Novembro	0	4,87	-	0	0,24	0
Dezembro	0	0	0	0	0	0

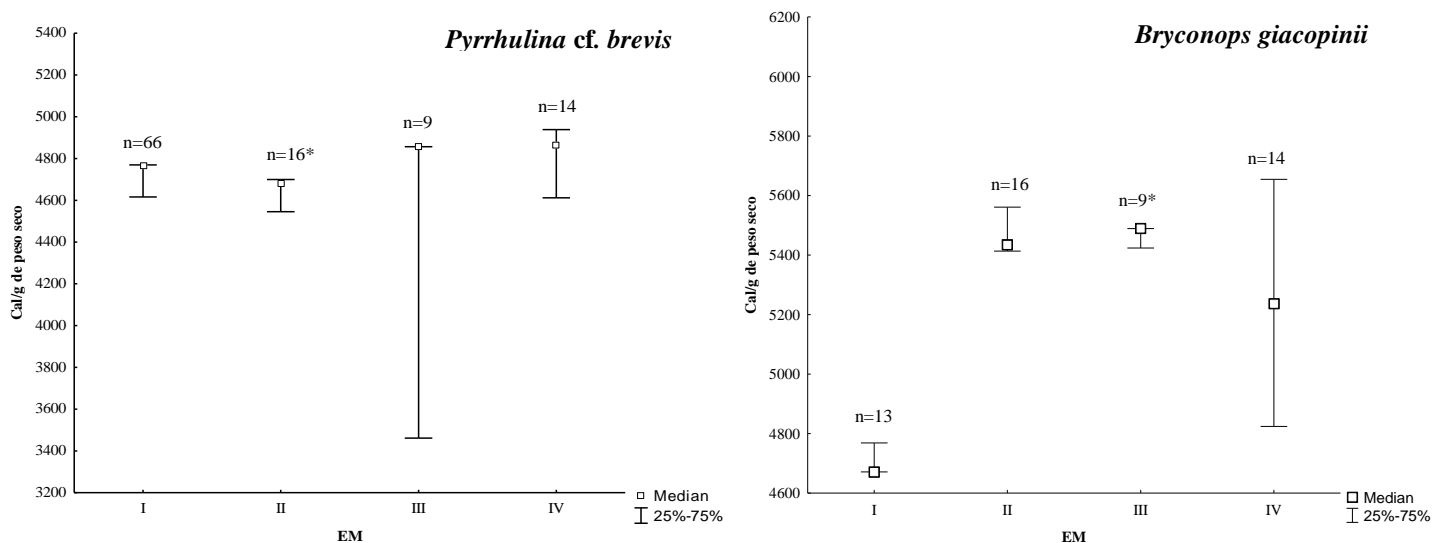


Figura 8. Valores médios de densidade calórica em músculo, por estágio de desenvolvimento gonadal (EM), para exemplares de *P. cf. brevis* e *B. giacopinii* coletados em igarapés da Reserva Ducke de janeiro a dezembro de 2013. *Valores significativamente diferentes.

Relação entre a acumulação de energia e precipitação pluviométrica

Não houve diferença na densidade calórica de músculo entre as estações chuvosa e seca para *Rivulus micropus* ($U= 5198,5$, $p>0,05$), *Pyrrhulina cf. brevis* ($U= 1095,5$, $p>0,05$), *Aequidens pallidus* ($U= 216,5$, $p>0,05$) e *Bryconops giacopinii* ($U= 65,5$, $p>0,05$). Por outro lado, *Crenuchus spilurus* ($U= 148,5$, $p<0,05$) e *Hyphessobrycon aff. melazonatus* ($U= 606,0$, $p<0,05$) apresentaram densidade calórica significativamente maior no músculo durante os meses de maior precipitação pluviométrica (Figura 9).

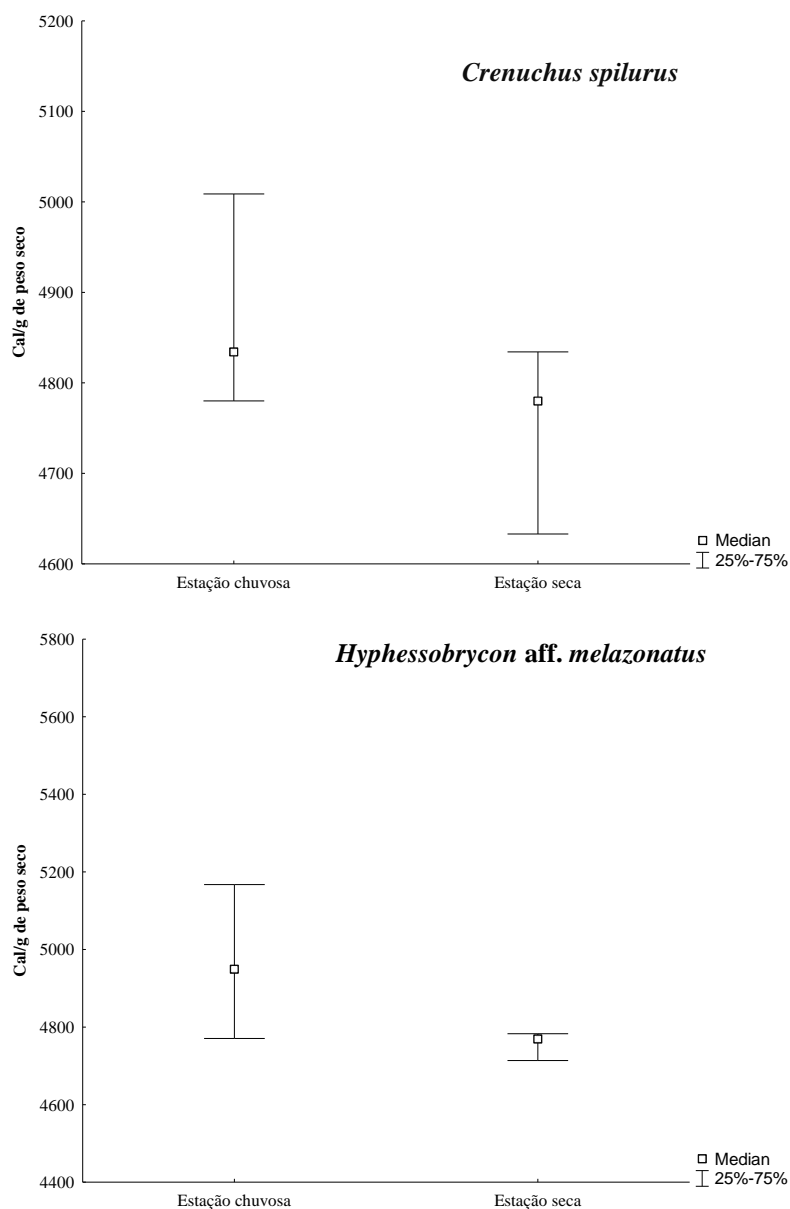


Figura 9. Densidade calórica (calorias/g de peso seco) em músculo de *Crenuchus spilurus* e *Hyphessobrycon aff. melazonatus* nas estações chuvosa e seca em 2013 na Reserva Ducke.

Variações na alocação de energia de acordo com as estratégias reprodutivas das espécies

Foi possível observar quatro padrões diferentes com respeito à forma como as espécies utilizam a energia para a reprodução em sistemas de igarapés e sua relação com as estratégias de vida:

I. Espécies com estratégia reprodutiva do tipo oportunista e que utilizam energia armazenada no músculo para a reprodução. Nesta categoria encontram-se *Rivulus micropus* e *Pyrrhulina* cf. *brevis*, cujas características de história de vida são basicamente do tipo oportunista, mas que apresentam uma certa sincronia dos picos reprodutivos com o período de maior precipitação. São espécies de pequeno porte (20 a 70 mm CP), que têm pouco espaço na cavidade visceral para armazenar gordura cavitária. Além disso, essas espécies possivelmente também não dispõem de tempo (por terem períodos de vida curtos) para construir depósitos grandes de gordura para uso posterior.

II. Espécies com estratégia reprodutiva do tipo oportunista, que não utilizam a energia estocada no músculo para a reprodução. Esta categoria inclui *Hyphessobrycon* aff. *melazonatus*, que apresenta características similares às da categoria I, mas que aparentemente consegue armazenar gordura na cavidade abdominal para posteriormente utilizá-la durante a reprodução.

III. Espécies com estratégia reprodutiva que se aproxima do tipo sazonal e que não utilizam a energia de músculo para a reprodução. Esta categoria inclui *Bryconops giacopinii*, que desova durante o período de maior precipitação, mas que apresenta algumas características de espécies oportunistas, como desova parcelada. Não utilizam a energia de músculo para o desenvolvimento das gônadas, entretanto, a gordura cavitária pode ser a principal fonte para a formação das gônadas.

IV. Espécies com estratégia reprodutiva do tipo equilíbrio, que não utilizam energia de músculo para a reprodução. Esta categoria inclui *Aequidens pallidus* e *Crenuchus spilurus*, que apresentam desova parcelada e sincronizada com o período de menor precipitação (*A. pallidus*) ou maior precipitação (*C. spilurus*). É possível que a tática de desova parcelada, associada ao uso de acúmulos moderados de gordura cavitária, resulte em uma menor dependência das variações sazonais nos igarapés para a reprodução.

Estratégia reprodutiva de cada espécie, de acordo com as táticas utilizadas, encontra-se na Tabela 7.

Tabela 7. Estratégia de vida de seis espécies de peixes amostradas em igarapés da Reserva Ducke durante o ano de 2013.

Táticas	<i>Rivulus micropus</i>	<i>Pyrrhulina cf. brevis</i>	<i>Aequidens pallidus</i>	<i>Crenuchus spilurus</i>	<i>Hyphessobrycon aff. melazonatus</i>	<i>Bryconops giacopinii</i>
Comprimento padrão médio (mm)	23,0 ±6,9	47,3 ±11,4	51,5 ±22,5	34,7 ±4,8	32,8 ±4,6	68,7 ±35,7
Tamanho de ovócito (mm) ^R	1,49 ±0,18	0,76 ±0,06	2,54 ±0,28	1,41 ±0,14	0,55 ±0,05	0,9 ±0,08
Fecundidade média ^R	24	333,5	285	174	469,2	3541,66
Duração período reprodutivo	Dois meses alternados	Um mês	Um mês	Um mês	Dois meses alternados	Dois meses alternados
Primeira maturação ^R	Precoce ^O	Precoce ^O	Precoce ^O	Precoce ^O	Precoce ^O	Precoce ^O
Cuidado parental ^R	Ausente ^{O/S}	Ausente ^{O/S}	Presente ^E	Presente ^E	Ausente ^{O/S}	Ausente ^{O/S}
Tipo de desova ^R	Parcelada ^O	Parcelada ^O	Parcelada ^O	Parcelada ^O	Total ^S	Total ^S
Meses com atividade reprodutiva (>IGS)	Fevereiro Março	Março	Setembro	Fevereiro	Fevereiro Junho	Janeiro Setembro
Utiliza energia de músculo para reprodução?	Sim	Sim	Não	Não	Não	Não
Sincroniza a reprodução com períodos de maior precipitação?	Sim	Sim	Não	Sim	Sim	Sim
Estratégia*	E O S	E O S	E O S	E O S	E O S	E O S

Estratégia reprodutiva: S = sazonal; O = oportunista; E = equilíbrio.

*O gradiente de cor (preto a branco) indica o tipo de estratégia reprodutiva que mais se aproxima para cada espécie, com base no conjunto de táticas analisadas, onde o preto indica maior afinidade e branco menor afinidade.

^R= fonte bibliográfica: Espírito-Santo *et al.*, 2013 e Mendonça-Cardoso, G.H. 2012

V. DISCUSSÃO

Organismos que habitam os igarapés de terra firme não sofrem influência direta do pulso de inundação, mas são afetados diretamente pelas chuvas sazonais e seus efeitos imediatos e de curto prazo. Como ocorre nos grandes rios, parte das espécies que ocupam este tipo de ambientes também respondem ao regime de chuvas, sincronizando os eventos reprodutivos com os períodos de maior pluviosidade; por outro lado, outras espécies podem reproduzir-se durante o período de menor pluviosidade, possivelmente respondendo à maior estabilidade ambiental durante essa fase do ciclo sazonal. Essas respostas constituem diferentes estratégias reprodutivas que permitem otimizar as condições do meio em face às limitações próprias da espécie (eg. tamanho corporal, tipo de desova, fecundidade, etc.), além de criar padrões na alocação e armazenamento de energia segundo as demandas energéticas de cada etapa do ciclo de vida, em especial a que se refere à reprodução.

No presente estudo, todas as espécies consideradas, exceto *Aequidens pallidus*, apresentaram indicativos de atividade reprodutiva coincidindo com as épocas de maior precipitação. Isto possivelmente representa uma resposta direta às mudanças provocadas pelo acúmulo de chuvas, que causam o transbordamento periódico dos igarapés e promovem a expansão lateral do ambiente aquático. O progressivo encharcamento do solo ao longo do período chuvoso tem como consequência a criação de um sistema de poças laterais aos igarapés, que podem representar ambientes ótimos para alimentação, abrigo da prole e refúgio contra a predação, de forma similar às planícies de inundação de grandes rios (Sioli, 1985; Winemiller e Jepsen, 1998; Silvano *et al.*, 2003; Andrade e Braga, 2005; Martins-Queiroz *et al.*, 2008; Costa e Mateus, 2009; Santos *et al.*, 2010; Oliveira *et al.*, 2010; Espírito-Santo *et al.*, 2013). É possível que o incremento no contato entre os ambientes aquático e terrestre resulte em uma maior abundância e diversidade de fontes alóctones de alimento. Além disso, a maior intensidade dos processos de decomposição, que disponibilizam maior quantidade de nutrientes ao corpo de água (Merten *et al.*, 2010), propiciam os fatores estimulantes à reprodução e, conseqüentemente, a sincronização dos ciclos reprodutivos dos peixes às épocas chuvosas. Esta dinâmica é corroborada com os resultados obtidos por Mendonça-Cardoso (2012), na mesma área de estudo, onde o autor registrou que, de maneira geral, existe uma relação positiva e significativa entre o nível médio mensal da água nos igarapés e a frequência de fêmeas em atividade reprodutiva.

Aequidens pallidus foi a única espécie analisada que não apresentou maior atividade reprodutiva durante as chuvas. Esta espécie, como ocorre com os ciclídeos em geral, apresenta cuidado parental (Espírito-Santo *et al.*, 2013), e a temporada de chuvas pode representar um período no qual o sucesso reprodutivo é reduzido, devido ao aumento na vazão que pode forçar a movimentação da prole e assim aumentar o risco de predação. Assim, sincronizar a reprodução com o período de estiagem – e maior estabilidade dos igarapés- pode resultar em maior sucesso no investimento reprodutivo (J. Zuanon, *comunicação pessoal*).

De forma geral, as espécies incluídas neste estudo apresentam fecundidade baixa, ovócitos grandes (maior que 0,5 mm) e primeira maturação precoce (Mendonça-Cardoso, 2012). Estas características são descritas para espécies que habitam ambientes instáveis ou pouco previsíveis, onde alguns organismos respondem produzindo ovócitos grandes e baixa fecundidade, aumentando a quantidade de energia depositada nos ovócitos, o que pode amortecer a variabilidade ambiental (Kerrigan, 1996; van Dijk *et al.*, 2005) e incrementar a sobrevivência da prole (Einum *et al.*, 2010). Além disso, o rápido crescimento e maturidade precoce, associados a períodos de desova longos, são características frequentes em espécies de ambientes tropicais, pois as quentes e relativamente constantes temperaturas estimulam o metabolismo (Beverton e Holt, 1959).

Para a realização da reprodução e das atividades relacionadas a ela, por exemplo, migração ou proteção à prole, as espécies gastam grande quantidade de energia (Vazzoler, 1996; Monteiro *et al.*, 2007). Em algumas espécies de grandes rios tropicais, as fontes de energia para a reprodução provém de reservas energéticas acumuladas graças ao consumo de grandes quantidades de alimentos durante os períodos mais favoráveis (Araujo-Lima e Goulding, 1997; Dourado e Benedito-Cecilio, 2005). Algumas espécies utilizam energia estocada nos músculos, outras utilizam gordura acumulada na cavidade celomática, e outras, ainda, utilizam ambas as fontes de energia. Isso foi constatado em estudos realizados em território brasileiro por Santos *et al.* (2010) em espécies de peixes do Lago Catalão, Amazonas, por Dória e Andrian (1997) na planície de inundação do alto rio Paraná, e por Encina e Granado-Lorencio (1997) no rio Guadalete, Espanha.

Entretanto, as características biológicas das espécies de peixes de igarapés, bem como as condições ambientais predominantes nesses sistemas, constituem condicionantes ecológicas diferentes daquelas vivenciadas pela ictiofauna dos sistemas de grandes rios-planícies de

inundação tropicais. Os pequenos igarapés de terra firme amazônicos constituem-se em ambientes fortemente heterotróficos e oligotróficos, onde a maior parte da energia provém da vegetação ripária, na forma de invertebrados e fragmentos vegetais que caem na água (Anjos, 2014). Embora haja uma grande interface água-terra nesses sistemas, a qualidade e quantidade de alimentos que chegam ao ambiente aquático, bem como o momento em que estarão disponíveis, são pouco previsíveis. As espécies estudadas têm como fonte principal de alimento insetos e outros invertebrados (Anjos, 2005). Estes itens alimentares encontram-se presentes durante todo o ano em igarapés de terra firme da Amazônia Central brasileira (Anjos, 2005), portanto, as fontes de energia não são restritas a determinados períodos do ano, embora a sua abundância seja variável (Irmiler, 1981; Lopes, 2005). Neste sentido, o ciclo reprodutivo das espécies de peixes estudadas nos igarapés da Reserva Ducke aparentemente não tem relação direta com a presença sazonal de certos itens alimentares, mas pode estar sendo influenciado por uma maior abundância deles em certos períodos do ano.

Nas espécies de peixes consideradas neste estudo, foi possível identificar dois padrões principais de alocação energética para a reprodução:

I) Espécies que utilizam energia acumulada na musculatura para a formação dos produtos gonadais. Essa estratégia inclui as espécies que apresentaram os menores valores de densidade calórica em músculo de exemplares maduros ou durante os meses nos quais a espécie apresentava maior atividade reprodutiva, e foi observada nas espécies *Pyrrhulina cf. brevis* e *Rivulus micropus*.

II) Espécies que não utilizam energia acumulada na musculatura para a reprodução, representadas por *Aequidens pallidus*, *Crenuchus spilurus*, *Bryconops giacopinii* e *Hyphessobrycon aff. melazonatus*. Essas espécies não apresentaram diferenças nos níveis de teor calórico nos músculos para os diversos estádios de maturidade gonadal ou exibiram maiores concentrações de energia nos músculos durante o período reprodutivo. Embora não tenha sido possível identificar as outras fontes de gordura que pudessem estar relacionadas com a reprodução de todas as espécies, foi possível observar que exemplares de *C. spilurus* e *B. giacopinii* têm capacidade de armazenar reservas de gordura cavitária como fonte de energia alternativa.

Os dois padrões descritos representam o resultado de uma combinação de diversas táticas reprodutivas das espécies e da capacidade dos organismos em armazenar ou não energia em

diferentes partes do corpo, o que pode ser limitado pelo tamanho corporal dos peixes. Assim, peixes de pequeno porte não parecem ter possibilidade corpórea para acumular reservas suficientes de energia na forma de gordura cavitária, o que os obriga a acumular gordura no músculo ou em outro órgão do corpo ou fazer uso direto da energia obtida por meio da alimentação, de maneira constante.

A análise da densidade calórica no músculo entre os períodos de maior e menor precipitação revelou que *B. giacopinii*, *R. micropus*, *P. cf. brevis* e *A. pallidus* não apresentaram diferenças sazonais significativas, enquanto que *H. aff. melazonatus* e *C. spilurus* tiveram maior conteúdo calórico em músculo durante o período de chuvas. Estes resultados sugerem que o primeiro grupo de espécies faz uso de fontes alimentares disponíveis durante todo o ano, permitindo manter um estoque constante de energia ao longo do tempo. Por outro lado, as espécies que apresentaram diferenças significativas na quantidade de energia no músculo devem ter maior acesso às fontes de energia durante o período chuvoso, permitindo acumular energia no músculo (e eventualmente em forma de gordura cavitária), a qual será utilizada para a reprodução.

Considerando as táticas reprodutivas e a forma como as espécies possivelmente utilizam (ou não) a energia armazenada no músculo para a reprodução, encontrou-se que a maioria das espécies incluídas neste estudo exibem ao menos algumas características típicas de uma estratégia oportunista, que incluem pequeno tamanho corporal adulto, maturação sexual precoce, mais de um evento reprodutivo por ciclo sazonal, e certa independência de padrões gerais de sazonalidade. Este resultado reflete as características ambientais predominantes nos sistemas de pequenos igarapés de terra firme, onde as variações ambientais são pouco previsíveis e predominantemente de curta duração. Nessas condições as espécies devem apresentar características de história de vida que lhes permitam reproduzir, crescer rapidamente, e colonizar novos habitats. Esse conjunto de características deve incrementar a probabilidade de sobrevivência desses organismos nos igarapés, e é um pré-requisito para o início do ciclo reprodutivo (Peterson e Wroblewski, 1984; Miller *et al.*, 1988; Hoey e McCormick, 2004).

Os resultados obtidos no presente estudo indicam que algumas táticas hipoteticamente associadas aos diferentes tipos de estratégias reprodutivas não constituem respostas fixas e necessariamente interdependentes (síndromes), mas, ao contrário, podem ser combinadas de diferentes formas em resposta às características e dinâmica do meio onde vivem. Considerando

que a história de vida é formada por um conjunto de características que foram selecionadas como respostas a diferentes pressões seletivas (Stearns, 1992), e que esses “problemas ecológicos” variam dentro e entre ambientes. Neste sentido, as espécies devem encontrar mecanismos que lhes permitam completar o seu ciclo de vida naquele ambiente, combinando características e gerando estratégias intermediárias, que evidenciam a flexibilidade das espécies para ocupar a grande diversidade de habitats disponíveis para colonização (Blanck *et al.*, 2007; Fonseca e Cabral, 2007; Espírito-Santo *et al.*, 2013).

VI. BIBLIOGRAFIA

- Agostinho, A.A.; Júlio Jr., H.F. 1999. Peixes Da Bacia Do Alto Rio Paraná. In: Lowe-McConnell, H. (Ed.) *Estudos Ecológicos De Comunidades De Peixes Tropicais*. São Paulo, Edusp: 374-400.
- Andrade, P.M.; Braga, F.M.S. 2005. Reproductive seasonality of fishes from a lotic stretch of the Grande River, High Paraná River Basin, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 65(3):387-394.
- Anjos, M.B.D. 2005. *Estrutura de comunidades de peixes de igarapés de terra firme na Amazônia Central: composição, distribuição e características tróficas*. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas. 81pp.
- Anjos, M.B.D. 2014. *Fontes autoróficas de energia para ictiofauna de riachos de floresta de terra-firme pertencentes a bacia de drenagem do rio Preto da Eva, Amazonas, Brasil*. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas.
- Araujo, V.C. de. 1967. A Reserva Florestal Ducke (Manaus): características e principais elementos florísticos e faunísticos protegidos. *Atas do simpósio sobre a Biota Amazônica*, 7: 57-68.
- Araujo-Lima, C.A.R.M.; Goulding, M. 1997. *So Fruitful a Fish. Ecology, Conservation and Aquaculture of the Amazon's Tambaqui*. New York: Columbia. University Press.
- American Veterinary Medical Association (AVMA). 2013. AVMA Guidelines for the Euthanasia of Animals. 102 pp.

- Baccaro, F.B.; Drucker, D.P.; Vale, J.; Oliveira, M.L.; Magalhães, C.; Lepsch-Cunha, N.; Magnusson, W.E. 2008. *A Reserva Ducke In Reserva Ducke - a biodiversidade amazônica através de uma grade* (org. M.L. Oliveira; F.B. Baccaro; R. Braga-Neto; W.E. Magnusson). Manaus: Áttema Design Editorial. ISBN: 978-85-99387-06-1
- Barbieri, G.; Salles, F.A.; Cestarolli, M.A. 2000. Influência de fatores abióticos na reprodução do dourado *Salminus maxillosus* e do curimatá *Prochilodus lineatus* do Rio Mogi Guaçu (Cachoeira das Emas, Pirassununga/SP). *Acta Limnologica Brasiliensia*, 12 (2): 85-91.
- Bennemann, S. T.; Orsi, M. L.; Shibatta, O. A. 1996. Atividade alimentar de espécies de peixe do rio Tibagi, relacionada com o desenvolvimento de gordura e das gônadas. *Revista Brasileira de Zoologia*, 13(2): 501-512.
- Beverton, R.H.J; Holt, S.J. 1959. A review of the life spans and natural mortality rates of fish in nature and their relation to growth and other physiological characteristics. In: Wolstenholme, G.E.W.; O'Connor, M (Eds). *CIBA Colloquium on Ageing*, 5: 142–180.
- Blanck, A.; Tedesco, P.A.; Lamouroux, N. 2007. Relationships between life- history strategies of European freshwater fish species and their habitat preferences. *Freshwater biology*, 52(5): 843-859.
- Brown-Peterson, N.J.; Wyanski, D.M.; Saborido-Rey, F.; Macewicz, B.J.; Lowerre-Barbieri, S.K. 2011. A standardized terminology for describing reproductive development in fishes. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science*, 3: 52–70
- Costa, R.M.R.; Mateus, L.A.F. 2009. Reproductive biology of pacu *Piaractus mesopotamicus* (Holmberg, 1887) (Teleostei:Characidae) in the Cuiabá River Basin, Mato Grosso, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 7(3):447-458.
- Dória, C.R.C.; Andrian, I.F. 1997. Variation in energy content of somatic and reproductive, tissues related to the reproductive cycle and feeding of female *Pimelodus maculatus* Lacépède, 1803 (Siluriformes, Pimelodidae) and *Schizodon borellii* Boulenger, 1895 (Characiformes, Anostomidae). *Revista Unimar*, 19(2): 421-437.
- Dourado, E. C. S.; Benedito-Cecílio, E. 2005. *Ecologia energética de peixes: influência de fatores bióticos e abióticos*. Maringá: UEM, Coleção Fundamentum, 16. 53p.
- Einum, S.; Hendry, A.P.; Fleming, I.A. 2002. Egg-size evolution in aquatic environments: does oxygen availability constrain size? *Proc. R. Soc. Lond*, 269: 2325-2330

- Encina L.; Granado-Lorencio, C. 1997. Seasonal changes in condition, nutrition, gonad maturation and energy content in barbel, *Barbus sclateri*, inhabiting a fluctuating river. *Environmental Biology of Fishes*, 50: 75-84.
- Espírito-Santo, H.M.V. 2007. *Variação temporal da ictiofauna em igarapés de terra-firme, Reserva Ducke, Manaus, Amazonas*. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, Amazonas. 41 pp.
- Espírito-Santo, H.M.V.; Magnusson, W.E.; Zuanon, J.; Mendonça, F.P.; Lemes-Landeiro, V. 2009. Seasonal variation in the composition of fish assemblages in small Amazonian forest streams: Evidence for predictable changes. *Freshwater Biology*, 54: 536-548.
- Espírito-Santo, H.M.V.; Rodriguez, M.A.; Zuanon, J. 2013. Reproductive strategies of Amazonian stream fishes and their fine scale use of habitat are ordered along a hydrological gradient. *Freshwater Biology*, 58: 2494-2504.
- Ferreira, E.J.; Santos, G. 1999. Peixes da Bacia Amazônica. In: Lowe-McConnell. Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais. São Paulo: EDUSP: 345-354.
- Flores-Lopes, F.; Malabarba, L.R. 2007. Revisão de alguns aspectos da assembleia de peixes utilizados em programas de monitoramento ambiental. *Vittalle*, 19 (1): 45-58.
- Fonseca, V.F.; Cabral, H.N. 2007. Are fish early growth and condition patterns related to life-history strategies? *Rev. Fish Biol. Fisheries*, 17: 545-564.
- Franken, W.; Leopoldo, P.R. 1984. Hydrology of catchment areas of Central – Amazonian forest streams. In: Sioli, H. (Ed.). *The Amazon: Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. p. 501-519.
- Fry, F.E.J. 1979. The effect of environmental factors on the physiology of fish. In: Hoar, W.S.; Randall, D.J (Ed). New York: Academic Press. *Fish Physiology*, 6: 1-98.
- Goulding, M.; Barthem, R.; Ferreira, E. 2003. The Smithsonian: atlas of the Amazon. Smithsonian Hong Kong, 253 p. History. University of California Press, Berkeley, USA, 280 pp.
- Grodzinski, W *et al.* 1975. *Methods for ecological bioenergetics*. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 367 pp.
- Hoey, A.S.; McCormick, M.I. 2004. Selective predation for low body condition at the larval-juvenile transition of a coral reef fish. *Oecologia*, 139: 23–29.

- Huntingford, F. A.; Chellappa, S.; Taylor, A. C.; Strang, R. H. 2001. Energy reserves and reproductive investment in male three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Ecology of Freshwater Fish*, 10: 111-117.
- Huxley, J. S. 1924. Constant differential growth-ratios and their significance. *Nature*, 114: 895-896.
- Irmiler, U. 1981. Überlebensstrategien von Tierenimsaisonalüber fluteten Amazonischen Überschwemmungswald. *Zool. Anz. Jena*, 2061/2: 26-38.
- Jobling, M. 1994. *Fish bioenergetics*. Londres, Inglaterra: Chapman & Hall. 309 pp.
- Junk, W.J. 1983. Aquatics in habitats in Amazonian. *Environmentalist*, 3(5):24-34.
- Junk, WJ; Bayley, PB; Sparks, RE. 1989. The flood pulse concept in river– floodplain ecosystems. In *Proceedings of the International Large River Symposium* (Dodge, D. P., ed.), pp. 110–127. Ottawa: Canadian Special Publication in Fisheries and Aquaculture Science 106.
- Kerrigan, B.A. 1996. Temporal patterns in the size and condition of settlement in two tropical reef fishes (Pomacentridae: *Pomacentrus amboinensis* and *P. nagasakiensis*). *Mar Ecol Prog Ser*, 135: 27–41.
- Kleiber, M. 1975. *The fire of life*. New York, EEUU: Robert E. Kleiber Publishing Co., New York. 453 pp.
- Kullander, S.O.; Ferreira, E.J.G. 1990. A new *Aequidens* species from the Rio Trombetas, Brasil, and redescription of *Aequidens pallidus* (Teleostei, Cichidae). *Zoologica Scripta*, 19(4): 425-433.
- Le Cren, E. D. 1951. The length-weight and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *Journal Animal Ecology*, 20: 201 – 219.
- Lopes, M.J.N. 2005. Composição da entomofauna aquática em igarapés da Reserva de Desenvolvimento Sustentável Tupé, Manaus, AM. In: Nelson, E; Marques, F; Vizoni, V; Melo, S (Eds.). *Biotupé: Meio Físico, Diversidade Biológica e Sociocultural do Baixo Rio Negro, Amazônia Central*. Editora INPA, Manaus. p. 169-180.
- Lowe-McConnell, RH.1979. Ecological aspects of seasonality in fishes of tropical waters. *Symp. Zool. Soc. Lond*, 44: 219-241.

- Lowe-McConnell, R.H. 1999. *Estudos Ecológicos de Comunidades de Peixes tropicais*. (Trad: Vazzoler, A.E.A. de M.; Agostinho, A.A.; Cunhingham, P.T.M.). São Paulo: EDUSP. 534 pp.
- Lucas, A. 1996. *Bioenergetics of Aquatic Animals*. Taylor & Francis, Ltd. 169 pp.
- Martins-Queiroz, M.F.; Mateus, L.A.F.; Garutti, V.; Venere, P.C. 2008. Reproductive biology of *Triportheus trifurcatus* (Castelnaud, 1855) (Characiformes: Characidae) in the middle rio Araguaia, MT, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 6(2):231-236.
- Mendonça, F. P. de. 2001. Ictiofauna de igarapés de terra firme: estrutura das comunidades de duas bacias hidrográficas, Reserva Florestal Ducke, Amazônia Central. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia / Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, Amazonas. 43pp.
- Mendonça, F.P; Magnusson, W.E; Zuanon, J. 2005. Relationships between Habitat Characteristics and Fish Assemblages in Small Streams of Central Amazonia. *Copeia*, 4: 750-763.
- Mendonça-Cardoso, G.H. 2012. *Ecologia reprodutiva de peixes de riachos da Reserva Florestal Adolpho Ducke, Amazônia Brasileira*. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas. 72 pp.
- Merigoux, S.; Doledec S.; Stanzner, B. 2001. Species traits in relation to habitat variability and state: neotropical juvenile fish in floodplain creeks. *Freshwater Biology*, 46: 1251–1267.
- Merten, E. C.; Hemstad, N. A.; Eggert, S. L.; Johnson, L. B.; Kolka, R. K.; Newman, R. M.; Vondracek, B. 2010. Relations between fish abundances, summer temperatures, and forest harvest in a northern Minnesota stream system from 1997 to 2007. *Ecology of Freshwater Fish*, 19 (1): 63-73.
- Miller, T.J.; Crowder, L.B.; Rice, J.A.; Marschall, E.A. 1988. Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45: 1657–1670
- Monteiro, V; Benedito-Cecílio, E; Marques Domingues, W. 2007. Efeito da estratégia de vida sobre as variações no conteúdo de energia de duas espécies de peixes (*Brycon hilarii* e *Hypophthalmus edentatus*), durante o ciclo reprodutivo. *Acta Sci. Biol. Sci*, 29 (2): 151-159
- Montreuil, V; García, A; Rodríguez, R. 2001. Biología reproductiva de “Boquichico” *Prochilodus nigricans*, en la Amazonía Peruana. *Folia Amazónica*, 12: 1-2.

- Oliveira, M.L.; Baccaro, F.B.; Braga-Neto, R.; Magnusson, W.E. 2008. *Reserva Ducke: A biodiversidade Amazônica através de uma grade*. Áttema Design Editorial, Manaus. 170 pp.
- Oliveira, C.L.C. 2010. Reproductive period, fecundity and histology of gonads of two cheirodontines (Ostariophysi: Characidae) with different reproductive strategies - insemination and external fertilization. *Neotropical Ichthyology*, 8(2):351-360.
- Peterson, I.; Wroblewski, J.S. 1984. Mortality rate of fishes in the pelagic ecosystem. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, (41): 1117–1120.
- Pires, T.H.S. 2012. *O papel da seleção sexual na baixa taxa de diversificação: evidências baseadas no comportamento e ecologia de Crenuchus spilurus Günther, 1863 (Characiformes: Crenuchidae)*. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas.
- Pitombo, R.N.M. 1989. A liofilização como técnica de conservação de material de pesquisa. *Ciência e Cultura (SBPC)*, São Paulo, 41 (5): 427-431.
- Pough F.H.; Janis C.M.; Heiser J.B. 2003. *A Vida dos Vertebrados*. Atheneu, São Paulo. 596 pp.
- Rottman, RW; Shireman, JV; Chapman, FA. 1991. *Hormonal Control of Reproduction in Fish for Induced Spawning*. Southern Regional Aquaculture center. Publication No. 424.
- Santos, G. M. 1982. 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.
- Santos, D.M.; Ferreira, E.; Zuanon, J.A.S. 1991. Ecologia de peixes da Amazônia. In: Val, A.L.; Figliuolo, R.; Feldberg, E. (Org). *Bases Científicas para Estratégias de Preservação e Desenvolvimento da Amazônia: Fatos e Perspectivas*. Manaus, AM: INPA. pp. 263-280.
- Santos, G. M.; Ferreira, E. J. G.; 1999. Peixes da bacia Amazônica In: Lowe-McConnell, R. H. (Ed). *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais*. Tradução: A. E. A. de M. Vazzoler, A. A. Agostinho, P. T. M. Cunhingham. EDUSP: São Paulo. p. 345-373.
- Santos, R.N.A.; Amadio, S.; Ferreira, E.J.G. 2010. Patterns of energy allocation to reproduction in three Amazonian fish species. *Neotropical Ichthyology*, 8(1):155-161.
- Silvano, J.; Oliveira, C.L.C.; Fialho, C.B.; Gurgel, H.C.B. 2003. Reproductive period and fecundity of *Serrapinnus piaba* (Characidae: Cheirodntinae) from the rio Ceará Mirim, Rio Grande do Norte, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 1(1):61-66.

- Silva-Ribeiro, C.; Guimaraes-Moreira, R. 2012. Fatores ambientais e reprodução dos peixes. *Revista da Biologia*, 8: 58-61.
- Sioli, H. 1985. *Amazônia. Fundamentos da ecologia da maior região de florestas tropicais*. Tradução de Johann Becker. Vozes. 69pp.
- Stearns, S.C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, New York.
- Sturges, H. 1926. The choice of a class-interval. *J. Amer. Statist. Assoc.*, 21: 65–66
- Townshend, TJ; Wootton, RJ. 1984. Effects of food supply on the reproduction of the convict cichlid, *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Journal of Fish Biology*, 24: 91-104.
- Van Dijk, P.L.M.; Hardewig, I.; Holker, F. 2005. Energy reserves during food deprivation and compensatory growth in juvenile roach: the importance of season and temperature. *J Fish Biol*, 66: 167-181
- Vannote, RL; Minshall, WG; Cummins, KW; Sedell, JR; Cushing, CE. 1980. The river continuum concept. *Canadian of Fisheries and Aquatic Science*, 37: 130-137.
- Vazzoler, A. E. A. M. 1996. *Biologia e reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. Maringá: EDUEM. São Paulo: SBI, 169pp.
- Vismara, M. R; Benedito-Cecilio, E; Faria, A. C. E. A. de. 2004. Efeito da maturação gonadal sobre o conteúdo calórico e condição geral de peixes da planície de inundação do alto rio Paraná. *Acta Scientiarum*, 26(2): 189-199.
- Walker, I. 1986. Sobre a Ecologia e Biologia da Decomposição da Matéria Orgânica em Águas Amazônicas. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 1: 557-573.
- Winemiller, K.O. 1989. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*, 81: 225-241.
- Winemiller, K.O.; Rose, K.A.1992. Patterns of life history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49(10): 2196-2218
- Winemiller, K.O.; Jepsen, D.B. 1998. Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *Journal of Fish Biology*, 53 (A): 267-296.
- Wootton, RJ. 1989. *Ecology of teleost fishes*. Chapman & Hall. 403p.
- Young-Cho, C; Bureau, D.P. 1998. *Bioenergética en la formulación de dietas y estándares de alimentación para la acuicultura del salmón: Principios, métodos y aplicaciones*. Nueva León, México: Universidad Autónoma de Nueva León. Facultad de Ciencias Biológicas. Programa Maricultura. pp. 33-64

- Zanatta, N.; de Mello Cionek, V.; Benedito-Cecilio, E. 2013. Reproductive strategies of fish populations from three Neotropical streams. *Acta Scientiarum Biol. Sciences*, 35 (2): 185-194.
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Englewood Cliffs. 3a edição. 662 pp.
- Zuanon, J.; Mendonça, F.P.; Espírito-Santo, H.M.V; Dias, M.S.; Galuch, A.V.; Akama, A. (*in prep*). *Guia de Peixes da Reserva Adolpho Ducke*. Áttema Design Editorial, Manaus. 316 pp.

ANEXO I

Tabela 8. Número de exemplares coletados por mês das seis espécies estudadas.

MÊS 2013 /SPP	<i>Aequidens pallidus</i>	<i>Bryconops giacopinii</i>	<i>Crenuchus spilurus</i>	<i>Hyphessobrycon melazonatus</i>	<i>Pyrrhulina cf. brevis</i>	<i>Rivulus micropus</i>	Total por mês
Janeiro	9	7	9	17	10	13	65
Fevereiro	7	0	8	13	13	27	68
Março	6	8	11	7	11	13	56
Abril	3	0	7	0	12	15	37
Maiο	3	4	10	10	10	20	57
Junho	5	3	1	10	5	18	42
Julho	4	1	0	10	6	17	38
Agosto	2	2	13	6	6	17	46
Setembro	2	3	0	10	9	22	46
Outubro	4	0	2	12	8	20	46
Novembro	4	1	0	12	8	21	46
Dezembro	4	0	2	11	10	17	44
TOTAL 2013	53	29	63	118	108	220	591