

**UNIVERSIDADE DO AMAZONAS - UA  
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA**

**ALIMENTAÇÃO E FONTES AUTOTRÓFICAS DE  
ENERGIA DAS LARVAS DE PEIXES NO RIO  
SOLIMÕES / AMAZONAS E SUAS ÁREAS  
INUNDÁVEIS**

**ROSSEVAL GALDINO LEITE**

**Manaus – AM**

**2000**

UNIVERSIDADE DO AMAZONAS - UA  
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA

ALIMENTAÇÃO E FONTES AUTOTRÓFICAS DE ENERGIA DAS  
LARVAS DE PEIXES DO RIO SOLIMÕES/AMAZONAS E SUAS  
ÁREAS INUNDÁVEIS

ROSSEVAL GALDINO LEITE

**BIBLIOTECA DO INPA**

ORIENTADOR: DR. CARLOS A. R. M. ARAUJO LIMA - MCT/INPA

Financiamento: MCT/INPA (PPI 3270)

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais do convênio INPA/UA, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas, no curso de Biologia de Água Doce e Pesca Interior.

MANAUS - AM

2000

T  
597.013  
L533a  
v. 2

## FICHA CATALOGRÁFICA

LEITE, Rosseval Galdino

Fontes de energia utilizadas pelas larvas de peixes no rio Solimões/Amazonas e suas áreas inundáveis.

Manaus: INPA/UA. 2000.

118p.

Tese de Doutorado

1.Peixe 2. Alimentação 3.Larva 4.Amazônia 5. Isótopos estáveis

I – Título

CDD \_\_\_\_

CDU \_\_\_\_

## SINOPSE

Foram investigados o conteúdo estomacal e a composição isotópica de larvas de 10 espécies de peixes do rio Solimões/Amazonas e sua área inundável, do município de Tefé-AM ao município de Santarém-PA, para determinar a sua dieta e as fontes autotróficas de energia para a sua produção.

1.Peixe 2. Alimentação 3.Larva 4.Amazônia 5. Isótopos estáveis

**Dedico este trabalho aos meus filhos  
Cícero, Mariana, Manuela e aos meus  
pais.**

"Viver é não ter a vergonha de ser feliz, e cantar, na certeza de ser um eterno aprendiz" (Gonzaguinha).

## AGRADECIMENTOS

Agradeço profundamente ao Dr. Carlos Araujo Lima, por orientar-me neste trabalho. Seu dinamismo e competência são duas qualidades importantes que o incluem no rol dos melhores professores e orientadores do Curso de Pós-graduação do INPA.

Aproveito a oportunidade para agradecer também à Marcilene Gomes Paes, mãe de meus filhos Cícero e Mariana – por ter participado da minha vida, tanto pessoal quanto profissional, e por ser um dos meus maiores exemplos de como deve ser um profissional competente.

Agradeço à Sandra Beltrán Pedreros, mãe de minha filha Manuela, pela força que me deu para seguir adiante com este trabalho, pedindo a Deus que sempre lhe proteja.

Ao Sr. José Vágner Valente, meu companheiro de trabalho, quero aproveitar para registrar o meu “muito obrigado” por tudo.

Agradeço à Dra. Emiko K. Resende, minha orientadora no mestrado, pelo fato de me acolher como seu aluno quando aqui cheguei.

É importante agradecer a todos os pescadores da CPBA, bons professores e companheiros, especialmente os Srs. Antônio Adalberto “Sassarico”, Luis Cosmo, Jurandir Pina e Roberval Pinto. Quero lembrar também o José Fernandes “Curari”, que já partiu.

Agradeço aos amigos e colegas Cláudia de Deus, Efrem Ferreira, Eliana Feldberg, Elizabeth Leão, Jansen Zuanon, Jorge Porto, Maria Mercedes Bittencourt,

Edinaldo Néelson e Sidinéia Aparecida Amadio, pelas palavras de conforto nas horas difíceis.

Aos colegas do laboratório de Ecologia de Peixes II. Edinbergh Oliveira, Hermógenes Rabelo, Jorge Sánchez, Levy Gomes, Martha Yossa e também à Dra. Evanilde, minha amiga.

Agradeço finalmente, aos funcionários da Secretaria de Pós-graduação e do Curso de Biologia de Água Doce e Pesca Interior e também, ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia que nos acolhe.

Este trabalho foi financiado pelo MCT/INPA, projeto PPI n.º 3270 -“Subsídios para o manejo dos recursos pesqueiros da Amazônia Central”.

## ÍNDICE

	Página
APRESENTAÇÃO.....	1
<b>CAPÍTULO 1</b>	
Alimentação das larvas de peixes do rio Solimões/Amazonas e sua planície de inundação.	
INTRODUÇÃO.....	4
<b>MATERIAL E MÉTODOS</b>	
Coleta de dados.....	9
Métodos.....	10
<b>RESULTADOS</b>	
1. Locais de alimentação das larvas	
a) Larvas de espécies que se reproduzem na calha do rio no início da enchente.....	16
b) Larvas de espécies que desovam principalmente no início da enchente em ninhos e cuidam da prole.....	17
c) Larvas de espécies que desovam nos lagos, principalmente durante a vazante.....	17
2. Composição da dieta	
a) Larvas de espécies que se reproduzem na calha do rio no início da enchente .....	20
b) Larvas de espécies que desovam no início da enchente em ninhos e cuidam da prole.....	33
c) Larvas de espécies que desovam nos lagos, principalmente na vazante.....	38
3. Tamanho da boca das larvas e o diâmetro/largura e tamanho das presas.	
Limite Teórico de ingestão e o diâmetro das presas.....	42
Tamanho das presas.....	42



DISCUSSÃO	
Locais de alimentação.....	62
Composição da dieta .....	66

## **CAPÍTULO 2**

Principais fontes autotróficas de energia para as larvas de peixes do rio Solimões/Amazonas

INTRODUÇÃO.....	76
Uso de isótopos estáveis em análises de cadeias tróficas.....	78
MATERIAIS E MÉTODOS.....	82
RESULTADOS.....	85
1. Isótopos de Carbono.....	85
2. Isótopos de Nitrogênio e Nível Trófico.....	85
3. Fontes de Energia .....	89
DISCUSSÃO.....	93
BIBLIOGRAFIA CITADA.....	97

## LISTA DE FIGURAS

Página

- Figura 1 - Locais de amostragem das larvas de peixes do rio Solimões/ Amazonas. J – Lago Jacaré (Tefé), JM – Lago Janauacá (Manaquiri) e Camaleão, na ilha da Marchantaria (Iranduba), R – Lago do Rei, na ilha do Rei (Careiro da várzea) e A – Lago Arapemã (Santarém) O círculo indica a localização de Manaus..... 14
- Figura 2 - Níveis médios mensais do rio Solimões/Amazonas, baseados em dados coletados no Porto de Manaus (Portobrás-AM), entre Janeiro de 1988 e Dezembro de 1998. Dados cedidos pelo Dr. Nunes de Melo..... 15
- Figura 3 - Proporção dos itens alimentares (%) em relação ao comprimento padrão (mm) das larvas de *M. aureum* em cinco lagos do rio Solimões/ Amazonas. Cb – cladóceros bentônicos, Ch - quironomídeos, Cp – cladóceros planctônicos, Cy –copépodos ciclopóidos, Ou - outros alimentos..... 28
- Figura 4 - Proporção dos itens alimentares (%) em relação ao comprimento padrão (mm) das larvas de *M. duriventre* em quatro lagos do rio Solimões/ Amazonas. Cb – cladóceros bentônicos, Ch - quironomídeos, Cp – cladóceros planctônicos, Cy-copépodos ciclopóidos, Ou - outros alimentos ..... 29
- Figura 5 - Proporção dos itens alimentares (%) em relação ao comprimento padrão (mm) das larvas de *B. cephalus* em quatro lagos do rio Solimões/Amazonas. Cb - cladóceros bentônicos, Ch - quironomídeos, Cp - cladóceros planctônicos, Cy-copépodos ciclopóidos, Ou - outros alimentos, Rt - rotíferos..... 30
- Figura 6 - Proporção dos itens alimentares (%) em relação ao comprimento padrão (mm) das larvas de *T. elongatus* em quatro lagos do rio Solimões/Amazonas. Cb - cladóceros bentônicos, Ch - quironomídeos, Cp -

cladóceros planctônicos, Cy -copéodos ciclopóidos, Ou - outros alimentos, Rt – rotíferos.....	31
Figura 7 - Proporção dos itens alimentares (%) em relação ao comprimento padrão (mm) das larvas de <i>S. insignis</i> em cinco lagos do rio Solimões/Amazonas. Cb - cladóceros bentônicos, Ch - quironomídeos, Cp - cladóceros planctônicos, Cy -copéodos ciclopóidos, Ou - outros alimentos, Rt rotíferos.....	32
Figura 8 - Proporção dos itens alimentares (%) em relação ao comprimento padrão (mm) das larvas de <i>H. littorale</i> em dois lagos do rio Solimões/Amazonas. Cb - cladóceros bentônicos, Ch - quironomídeos, Cp -cladóceros planctônicos, Cy -copéodos ciclopóidos. Ou - outros alimentos, Rt– rotíferos.....	36
Figura 9 - Proporção dos itens alimentares (%) em relação ao comprimento padrão (mm) das larvas de <i>C. monoculus</i> em dois lagos do rio Solimões/Amazonas. Cb - cladóceros bentônicos, Ch - quironomídeos. Cp – cladóceros planctônicos, Cy -copéodos ciclopóidos, Ou - outros alimentos, Rt – rotíferos.....	39
Figura 10 - Proporção dos itens alimentares (%) em relação ao comprimento padrão (mm) das larvas de <i>Plagioscion</i> spp. em três lagos do rio Solimões/Amazonas. Cb – cladóceros bentônicos, Ch – quironomídeos, Cp – cladóceros planctônicos, Cy – copéodos ciclopóidos, Ou – outros alimentos.....	40
Figura 11 - Proporção dos itens alimentares (%) em relação ao comprimento padrão (mm) das larvas de Engraulídeos em dois lagos do rio Solimões/Amazonas. Cb – cladóceros bentônicos, Cp – cladóceros planctônicos, Cy – copéodos ciclopóidos, Cm – Zoea de camarão, Ou – outros alimentos.....	41

Figura 12 - Relações entre o diâmetro/largura das presas (quadrados), e Limite Teórico de Ingestão (LTI) (círculos), com o comprimento padrão (mm) das larvas de <i>M. aureum</i> , ajustados por regressões lineares.....	44
Figura 13 - Relações entre o diâmetro/largura das presas (quadrados), e Limite Teórico de Ingestão (LTI) (círculos), com o comprimento padrão (mm) das larvas de <i>M. duriventre</i> , ajustados por regressões lineares.....	45
Figura 14 - Relações entre o diâmetro/largura das presas (quadrados), e Limite Teórico de Ingestão (LTI) (círculos), com o comprimento padrão (mm) das larvas de <i>B. cephalus</i> , ajustados por regressões lineares.....	46
Figura 15 - Relações entre o diâmetro/largura das presas (quadrados), e Limite Teórico de Ingestão (LTI) (círculos), com o comprimento padrão (mm) das larvas de <i>T. elongatus</i> , ajustados por regressões lineares.....	47
Figura 16 - Relações entre o diâmetro/largura das presas (quadrados), e Limite Teórico de Ingestão (LTI) (círculos), com o comprimento padrão (mm) das larvas de <i>S. insignis</i> , ajustados por regressões lineares.....	48
Figura 17 - Relações entre o diâmetro/largura das presas (quadrados), e Limite Teórico de Ingestão (LTI) (círculos), com o comprimento padrão (mm) das larvas de <i>H. littorale</i> , ajustados por regressões lineares.....	49
Figura 18 - Relações entre o diâmetro/largura das presas (quadrados), e Limite Teórico de Ingestão (LTI) (círculos), com o comprimento padrão (mm) das larvas de <i>C. monoculus</i> , ajustados por regressões lineares.....	50
Figura 19 - Relações entre o diâmetro/largura das presas (quadrados), e Limite Teórico de Ingestão (LTI) (círculos), com o comprimento padrão (mm) das	

larvas de <i>Plagioscion</i> spp., ajustados por regressões lineares.....	51
Figura 20 - Relações entre o diâmetro/largura das presas (quadrados), e Limite Teórico de Ingestão (LTI) (círculos), com o comprimento padrão (mm) das larvas de engraulídeos, ajustados por regressões lineares.....	52
Figura 21 – Comprimento (mm) das presas consumidas pelas larvas de <i>M. aureum</i> , de acordo com o comprimento padrão (mm). (n = 536; NS).....	53
Figura 22 – Comprimento (mm) das presas consumidas pelas larvas de <i>M. duriventre</i> , de acordo com o comprimento padrão (mm). (r = 0,27; n = 580; P < 0,0001).....	54
Figura 23 – Comprimento das presas (mm) consumidas pelas larvas de <i>B. cephalus</i> , de acordo com o comprimento padrão (mm). (r = 0,42; n = 140; P < 0,001).....	55
Figura 24 – Comprimento das presas (mm), consumidas pelas larvas de <i>T. elongatus</i> , de acordo com o comprimento padrão (mm). (r = 0,5; n = 48; P < 0,01).....	56
Figura 25 - Comprimento das presas (mm), consumidas pelas larvas de <i>S. insignis</i> , de acordo com o comprimento padrão (mm). (r = 0,39; n = 112; 0,0001).....	57
Figura 26 – Comprimento das presas (mm), consumidas pelas larvas de <i>H. littorale</i> , de acordo com o comprimento padrão (mm). (r = 0,35; n = 109; P < 0,0001).....	58
Figura 27 - Comprimento das presas (mm), consumidas pelas larvas de <i>C.</i>	

<i>monoculus</i> , de acordo com o comprimento padrão (mm). (r = 0,19; n = 334; P < 0,001).....	59
Figura 28 - Comprimento das presas (mm), consumidas pelas larvas de <i>Plagioscion</i> spp., de acordo com o comprimento padrão (mm). (r = 0,33; n = 70; P < 0,001).....	60
Figura 29 - Comprimento das presas (mm), consumidas pelas larvas de engraulídeos, de acordo com o comprimento padrão (mm). (r = 0,57; n = 16; P < 0,05).....	61
Figura 30 - Distribuição dos valores de $\delta^{15}\text{N}$ e $\delta^{13}\text{C}$ para as larvas de peixes do rio Solimões/Amazponas e amplitude dos produtores primários no período de inundação. As figuras geométricas representam a distribuição dos valores de $\delta^{15}\text{N}$ e $\delta^{13}\text{C}$ das fontes autotróficas. F- fitoplâncton, P – perifíton, Af- Árvores da floresta, C <sub>3</sub> - plantas C <sub>3</sub> e C <sub>4</sub> - plantas C <sub>4</sub> . As abreviaturas referem-se às espécies estudadas. Bc – <i>B. cephalus</i> , En – Engraulídeos, Md – <i>M. duriventre</i> , Lp – <i>L. pardalis</i> , Ps - <i>Plagioscion</i> spp., Si – <i>S. insignis</i> , Te – <i>T. elongatus</i> .....	90

- Tabela 1 - Tabela I - Número de larvas capturadas (N), proporção com alimento no estômago (%) e faixa de comprimento padrão (CP), por espécie e por mesohabitat, no rio Solimões/Amazonas e sua várzea no período de dezembro de 1993 a janeiro de 1996. <sup>(1)</sup> indica as larvas de peixes que reproduzem-se na calha do rio no início da enchente; <sup>(2)</sup> indica as larvas de peixes que desovam principalmente no início da enchente em ninhos e cuidam da prole e <sup>(3)</sup> indica as larvas de peixes que tem pico de reprodução na vazante. CR - canal do rio, MR - margem do rio, CL - canal do lago, ML - meio do lago, PM - próximo às macrófitas e MA - entre macrófitas. Sombreamentos indicam mais de 49% das larvas alimentando-se..... 19
- Tabela 2 - Estatísticas das análises de variância (modelo misturado) da quantidade dos principais itens alimentares por classe de tamanho e lagos, das larvas de peixes no rio Solimões/Amazonas e sua várzea, entre dezembro de 1993 e janeiro de 1996. Partes sombreadas indicam categorias de alimentos na primeira coluna, e resultados significativos ( $p \leq 0,05$ ) na última coluna..... 24
- Tabela 3 - Frequência de Ocorrência dos itens alimentares (%), em relação ao comprimento padrão (mm), das larvas de *L. pardalis* no rio Solimões/Amazonas e suas áreas inundadas..... 35
- Tabela 4 - Resultados da análise de covariância entre as regressões lineares do Limite máximo teórico de ingestão (LTI) e do diâmetro das presas, com o tamanho das larvas de peixes do rio Solimões/Amazonas. EP = erro padrão..... 43
- Tabela 5 - Síntese da contribuição média relativa dos principais alimentos de 10 espécies de peixes do rio Solimões/Amazonas, de acordo com o estágio larval. Como principais alimentos foram considerados os itens que contribuíram com mais de 20% do conteúdo estomacal. Be – *B. cephalus*, Te – *T. elongatus*, Si – *S. insignis*, Ma – *M. aureum*, Md – *M. duriventre*, Ps – *Plagioscion* spp. Cm – *C. monoculus*, En – engraulídeos, Hl – *H. littorale*, Lp – *L. pardalis*. Ca – cop. calanóides, Cb – clad. bentônicos, Ch – quironomídeos, Cp – cladóceros planctônicos, Cy – cop. ciclopidos, Dt – detritos, Li – larvas de insetos, Lp – larvas de peixes, Pt – protozoários, Rt – rotíferos..... 71
- Tabela 6 - Principais alimentos consumidos pelas larvas de peixes de diferentes ambientes, considerando-se principalmente contribuições quantitativas ou semi-quantitativas dos alimentos na dieta..... 73
- Tabela 7 - Valores médios de  $\delta^{13}\text{C}$  e desvio padrão das amostras por estágio de desenvolvimento e por lagos, das larvas de peixes do rio Solimões/Amazonas.

Os números entre parêntesis indicam quantidade de amostras analisadas. Os desvios foram calculados apenas quando o número de réplicas permitiu.....	87
Tabela 8 - Valores de $\delta^{15}\text{N}$ por estágio de desenvolvimento e por lagos das larvas de peixes do rio Solimões/Amazonas. Números entre parêntesis indicam quantidade de amostras examinadas.....	88
Tabela 9 - Comparação entre a posição trófica das larvas de peixes do rio Solimões/Amazonas calculada pelo $\delta^{15}\text{N}$ e pela dieta, conforme Vander Zanden <i>et al.</i> , (1997).....	91
Tabela 10 - Amplitude de contribuição das macrófitas $\text{C}_4$ , após a correção dos valores de $\delta^{13}\text{C}$ de acordo com o nível trófico ocupado pelas larvas das espécies de peixes por estágio larval e por lago no rio Solimões/Amazonas.....	92



## RESUMO

O conhecimento das fontes de energia para as larvas de peixes é essencial para o estudo das suas relações tróficas, incluindo o manejo em condições controladas total ou parcialmente pelo homem. Estas informações ainda não existem para a maioria da ictiofauna amazônica. Assim, foi desenhado um experimento, para avaliar a dieta das larvas e quais os principais produtores primários envolvidos na base de sua cadeia trófica. As amostragens que incluíram 5 lagos de várzea e o rio adjacente, foram feitas entre janeiro de 1993 e janeiro de 1996, usando-se redes de ictioplâncton e de mão. Os principais mesohabitats ocupados pelas larvas foram amostrados e 10 espécies foram estudadas, todas com importância comercial. A dieta das larvas foi avaliada por classe de comprimento e local de captura e testada com ANOVA de dois fatores. A composição isotópica ( $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ ) das larvas, foi determinada para identificar as fontes autotróficas de energia para as mesmas e o seu nível trófico. As larvas alimentaram-se principalmente nas macrófitas, especialmente gramíneas aquáticas e nas áreas abertas dos lagos, apresentando dietas diversificadas que variaram com a espécie, o tamanho e com o lago. Os itens alimentares iniciais foram especialmente micro-crustáceos e rotíferos. As plantas  $\text{C}_3$  formaram a base da cadeia trófica e as gramíneas  $\text{C}_4$  tiveram importância secundária. A análise do  $\delta^{15}\text{N}$  sugere que a maioria das larvas encontra-se entre o segundo e o terceiro nível trófico.

## ABSTRACT

The knowledge of energy sources for fish-larvae is essential for understanding their trophic relations, including the management of total or partial conditions controlled by man. As of yet, this information is not available for the majority of the Amazonian fish fauna. An experiment was designed to evaluate the diets of larvae and to identify the main primary producers involved in their trophic-food base. The samples included 5 varzea-lakes and an adjacent river, and were collected from January 1993 to January 1996, using ictioplankton and hand nets. The main mesohabitats of the larvae were sampled and 10 species were studied, all with commercial importance. Larvae diet was evaluated by length-classes and capture sites, and were tested with two factor ANOVA. Larvae isotopic composition ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ) was defined to identify the autotrophic energy sources used by them and their trophic level. Larvae fed primarily in the macrophytes, especially in aquatic grasses and in the lake open areas, showing diversified diets which varied according to species, size and lake. Favored food items in the earliest stages of life were micro-crustaceans and rotifers. The  $\text{C}_3$  plants are the foodweb base, and the  $\text{C}_4$  grasses held secondary importance. The  $\delta^{15}\text{N}$  analysis suggested that the majority of the larvae are located between in the second to third trophic level.

## APRESENTAÇÃO

O primeiro estágio do ciclo de vida de um peixe é completado com gasto de reservas alimentares provenientes do organismo materno (saco vitelino). Porém, o peixe somente pode viver do seu vitelo por um curto espaço de tempo, seguido por um período igualmente curto de alimentação mista, que vai sendo substituída completamente pelo consumo do alimento externo (Nikolski, 1963). Por outro lado, cada espécie de peixe pode apresentar preferência por determinado tipo de alimento. Este comportamento não permanece constante durante toda a vida, mas altera-se no decorrer do seu desenvolvimento, e é por isso que ocorrem diferenças inter e intra-específicas quanto ao consumo dos alimentos pelos peixes, dependendo dos fatores ambientais e das fases do ciclo vital (Lagler, *et al.*, 1962; Nikolski, 1963).

Pelo fato de consumirem micro-animais ou micro-vegetais, ocupando patamares muito próximos à base da cadeia trófica nesta fase do ciclo de vida, as larvas de peixes tornam-se muito suscetíveis às oscilações na disponibilidade de energia produzida pelos vegetais. Como a produção dessa energia é limitada por fatores físico-químicos e ambientais, estes mesmos fatores influenciam na produção das larvas (Wootton, 1990). Essas limitações naturais torna-as muito vulneráveis, ocorrendo maior mortalidade neste período do que naqueles que o sucedem (Gulland, 1988).

Aos processos envolvidos na transferência da energia das fontes autotróficas de energia para os heterótrofos denomina-se relações tróficas. No rio Solimões/Amazonas os formadores potenciais da base da cadeia trófica dos

heterótrofos em geral seriam: as macrófitas aquáticas ( $C_3$  e  $C_4$ ), as árvores da floresta inundada, o fitoplâncton e o perifíton.

As macrófitas do grupo  $C_3$ , e os capins do grupo  $C_4$ ; *Paspalum fasciculatum*, *P. repens* e *Echinochloa polystachya*, ocupam grande parte das áreas alagadas do rio Solimões/Amazonas (Piedade *et al.*, 1992; Junk & Piedade, 1993). As gramíneas do grupo  $C_4$  são os produtores primários predominantes nas várzeas da Amazônia Central, com uma produção anual estimada em 68 ton/ha/ano. Contudo, elas não têm sido identificadas como a principal fonte que sustenta a biomassa de peixes e nem de camarões (Padovani, 1992; Fernandez, 1993; Forsberg *et al.*, 1993).

Entretanto, foi sugerido que o carbono desses capins seria utilizado pelas larvas de peixes (Fernandez, 1993). Esta autora observou que a contribuição do carbono sintetizado das plantas  $C_4$  aumentava, quando o tamanho dos juvenis das duas espécies detritívoras por ela estudadas diminuía, sugerindo que a contribuição nas larvas seria ainda maior.

O estudo das fontes de energia e a sua utilização direta ou indireta pelas larvas de peixes, de acordo com as suas características morfológicas, no rio Solimões/Amazonas, torna-se importante sob vários aspectos, sobretudo naqueles que dizem respeito à sua produção em condições naturais ou em sistemas controlados total ou parcialmente pelo homem.

Estas informações são básicas para se entender a ecologia dos peixes e para a conservação dos recursos pesqueiros na Amazônia, ao mesmo tempo em que poderão ser utilizadas na prática de criação de peixes. Diante desta importância, é

surpreendente que tão pouca atenção tenha sido dada ao estudo da alimentação das larvas na Amazônia até o presente momento.

Os objetivos principais desta tese foram avaliar quais os elos de ligação entre os produtores e as larvas de peixes do rio Solimões/Amazonas, através do exame da sua dieta e da análise das suas principais fontes autotróficas de energia, bem como de sua posição trófica, utilizando-se os valores dos isótopos estáveis de carbono e nitrogênio respectivamente.

Para tornar a apresentação dos dados mais objetiva e facilitar sua leitura, o trabalho foi dividido em 2 capítulos. No primeiro, foi analisada a dieta das larvas de dez espécies de peixes durante o período larval. No segundo, foi analisada a composição isotópica de carbono e nitrogênio das larvas.

## CAPÍTULO 1

### **Alimentação das larvas de peixes do rio Solimões/Amazonas e sua planície de inundação.**

#### INTRODUÇÃO

O estudo da dieta das larvas de peixes é importante para o entendimento dos eventos que ocorrem neste período crucial de sua vida (Snyder, 1983; Balon, 1984; Houde, 1989; Grosberg & Levitan, 1992). Na fase larval, os peixes são muito suscetíveis às oscilações que ocorrem no meio ambiente e à predação. Todavia, entre os diferentes fatores que influenciam na sobrevivência de peixes jovens, merecem destaque especial: a disponibilidade de alimento (Hartman, 1983; Houde, 1989), a estratégia alimentar e a capacidade de evitar os predadores (Webb & Weihs, 1986). Portanto, um período considerado crítico para a sobrevivência das larvas, é o início da alimentação exógena. Assim, muitas vezes existe uma forte relação entre a época de reprodução dos peixes e a disponibilidade de alimentos adequados para as larvas (Machado-Allison, 1987; Wootton, 1990; Cushing, 1990; Gehrke, 1992).

Muitos peixes de rios com planícies inundáveis apresentam sazonalidade na reprodução e, normalmente, desovam na enchente quando ocorre maior oferta alimentar (Welcomme, 1975; 1985).

Na Amazônia, várias espécies liberam seus ovos nos canais dos rios durante a enchente (Goulding, 1980; Araujo-Lima *et al.*, 1993; Araujo-Lima & Oliveira, 1998), e ao eclodirem, as larvas são transportadas para as áreas de inundação pela correnteza (Petry, 1989; Oliveira & Araujo-Lima, 1998). Nessa mesma época, outras espécies reproduzem-se nas planícies inundadas, usando pequenos buracos no solo, ou utilizando-se da vegetação para construir ninhos e para depositar os seus ovos (Machado-Allison, 1987; Mol, 1995).

Outras espécies se reproduzem durante a vazante e são menos numerosas. Elas liberam seus ovos nos lagos da planície de inundação e, embora apresentem picos reprodutivos na época de vazante, sua reprodução se prolonga até o início da enchente (Annibal, 1983; Araujo-Lima & Oliveira, 1998).

A planície de inundação do rio Solimões/Amazonas é constituída de lagos de várzea, protegidos da forte movimentação da água do rio e de uma vegetação herbácea abundante, formada principalmente por capins aquáticos (Junk & Piedade, 1997). Com a continuação da subida do nível das águas, formam-se, também, grandes áreas de floresta inundada.

Os nutrientes do sistema do rio Solimões/Amazonas são conduzidos horizontalmente entre o rio principal e os lagos. Devido às flutuações de nível da água do rio, há um processo de influxo e efluxo desses nutrientes entre os dois ambientes (Furch, 1984). Estes nutrientes podem ser utilizados pelas macrófitas aquáticas e pela vegetação terrestre. As macrófitas aquáticas tanto utilizam os nutrientes dos lagos de várzea quanto dos solos inundados, e ao mesmo tempo, adicionam matéria orgânica a esses meios (Weber, 1997). Assim como ocorre a deposição dos sedimentos trazidos pelas águas do rio nos lagos e na planície

inundada na enchente, parte da produção dessas áreas também é retornada ao rio na vazante, contribuindo com íons (Ca, Mg, Na e K) e com nutrientes (N, P e C). No período de águas mais baixas a produção nos lagos é concentrada, e com um novo evento de inundação, a planície produz uma enorme quantidade de biomassa autotrófica, que serve como base de sustentação aos consumidores, incluindo larvas, jovens e adultos de peixes (Lowe-McConnell, 1975; Welcomme, 1975; Junk & Robertson, 1997).

Tanto as larvas de peixes que desovam no período da enchente quanto as daquelas que desovam na vazante, poderiam beneficiar-se da oferta de alimentos em função da entrada de nutrientes e da concentração da produção respectivamente. Não se sabe exatamente quais os ambientes explorados pelas larvas no início da alimentação exógena e quais seriam as principais presas no rio Solimões/Amazonas, tendo em vista que as informações disponíveis sobre a alimentação de larvas de peixes referem-se a outros rios tropicais (Winemiller, 1989; Mol, 1995; Méricoux & Ponton, 1998).

A maioria das larvas de peixes alimenta-se do zooplâncton, e foi sugerido que o principal alimento para as larvas de peixes marinhos são os copépodos, enquanto que para as larvas de peixes continentais são os cladóceros (Gerking, 1994). Não se sabe se esta preferência pelos cladóceros aplica-se às larvas da ictiofauna neotropical. As informações disponíveis, indicam micro-crustáceos como os principais alimentos, sem especificar o grupo, e também atribuem às larvas de insetos um papel importante na dieta das larvas de peixes (Machado-Allison, 1987; Méricoux & Ponton, 1998). As larvas de 5 a 10mm de *Colossoma macropomum* e de várias espécies de peixes da Guiana Francesa, consomem principalmente



crustáceos e larvas de insetos (Araujo-Lima & Goulding, 1997; Mérigoux & Ponton, 1998). Nos estágios mais desenvolvidos, estas larvas passam a ingerir sementes, alimentos maiores que micro-crustáceos. Estes autores não registraram a tendência ao consumo de cladóceros, como mencionado por Gerking (1994). É possível que as larvas de peixes de água doce de ambientes neotropicais apresentem uma dieta mais diversificada.

Um fator de grande importância para o predador é a qualidade do alimento (Begon & Mortimer, 1986). O predador escolhe a sua presa e a consome, de acordo com o ganho energético por unidade de tempo que gasta na sua captura (Werner & Hall, 1974; Theilacker & Dorsey, 1980; Hunter, 1981). Para um peixe predador, o conteúdo energético da presa aumenta com o seu tamanho (Gill & Hart, 1994). A quantidade de presas ingeridas pelos predadores também varia com o tamanho das mesmas (Gill & Hart, 1998).

Existem parâmetros morfológicos que influenciam os peixes no processo de seleção das presas. Até o final da década anterior, aceitava-se que essa seleção pelas larvas de peixes, fosse fortemente influenciada pelo tamanho de suas bocas (Lazzaro, 1987). Entretanto, as táticas de forrageamento das larvas variam de espécie para espécie, e essas variações podem ocorrer de acordo com o tamanho da boca, com a amplitude de tamanho do alimento, com o posicionamento no ataque, com a persistência do ataque, com a velocidade de natação e também com as interações sociais (Hyatt, 1979). Por outro lado, recentemente foi sugerido que larvas de várias espécies de peixes não se comportam como os peixes adultos em relação à seleção das partículas alimentares por tamanho (Gerking, 1994). Elas tendem a adquirir presas de tamanho intermediário em relação à sua capacidade de

ingestão, considerando-se que, teoricamente, elas teriam condições de ingerir alimentos com dimensões que não ultrapassassem 50% do seu diâmetro bucal (Shirota, 1970).

Neste trabalho investigou-se as mudanças ontogenéticas na dieta de larvas de peixes do rio Solimões/Amazonas, desde o primeiro estágio de alimentação exógena até o final do período larval, incluindo os principais mesohabitats do rio e da planície de inundação, permitindo assim, uma análise da variação espacial na alimentação ao longo da bacia. Testou-se também as hipóteses de Gerking (1994) sobre a tendência das larvas ao consumo de cladóceros e da eletividade de presas de tamanho intermediário, mesmo sendo virtualmente capazes de comer alimentos maiores com relação ao tamanho das suas bocas. As espécies estudadas foram: *Mylossoma aureum* Agassiz, 1829 e *M. duriventre* Cuvier, 1817 (Serrasalminidae); *Brycon cephalus* Cope 1871 e *Triportheus elongatus* Günther, 1864 (Characidae); e *Semaprochilodus insignis* (Schomburgk in Jardine 1841) (Prochilodontidae), Caraciformes que desovam na calha principal do rio no início da enchente; *Liposarcus pardalis* (de Castelnau, 1855) (Loricariidae); *Hoplosternum littorale* (Hanckock, 1928) (Callichthyidae); e *Cichla monoculus* Spix, 1831 (Cichlidae); espécies que fazem ninhos e desovam na planície de inundação durante a enchente e *Plagioscion* spp. (Sciaenidae) (Perciformes) e engraulídeos (Clupeiformes), que apresentam picos de desova na vazante e reproduzem-se nos lagos.

## MATERIAIS E MÉTODOS

### Coleta de dados

A área amostrada do rio Solimões/Amazonas situa-se entre os meridianos 64° e 55°W, equivalente a uma distância de 1300 km. Nesta seção foram amostrados cinco lagos: lago Janauacá, lago do Rei, lago do Camaleão, lago Arapemã e lago Jacaré e o rio onde eles se ligavam. Os três primeiros lagos situam-se próximos à cidade de Manaus e os dois últimos, nos limites oeste e leste da área de estudo (Fig.1). O nível da água nestes lagos e no rio varia sazonalmente, sendo mínimo em outubro-novembro e máximo em junho-julho (Fig. 2).

Os lagos próximos a Manaus foram amostrados de dezembro de 1993 até dezembro de 1995. As capturas foram mais frequentes entre os meses setembro e abril, pela maior disponibilidade de larvas das espécies estudadas. O lago Jacaré e o lago Arapemã foram visitados uma única vez em novembro de 1995 e em janeiro de 1996, respectivamente. Sete mesohabitats foram amostrados: 1) meio do lago, ambiente lêntico, situado em uma linha intermediária entre as margens dos lagos; 2) canal do lago, ambiente lótico situado entre o rio e os lagos (paraná); 3) canal do rio, ambiente lótico aproximadamente no meio do canal; 4) margem do rio, ambiente lótico situado até três metros da margem; 5) macrófitas aquáticas, ambiente lêntico com vegetação flutuante ou enraizada encontrada nas áreas inundadas; 6) litoral dos lagos a um metro ou menos das macrófitas; 7) floresta inundada, ambiente lêntico situado entre árvores de floresta de várzea.

Cada mesohabitat (exceto macrófitas aquáticas), foi amostrado três vezes por lago e por data de coleta. As larvas foram coletadas com uma rede cônico-cilíndrica

de 2 metros de comprimento e boca de 50 cm de diâmetro. Os arrastos com a rede cônico-cilíndrica foram feitos a uma velocidade de  $1 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  durante cinco minutos.

No mesohabitat macrófitas aquáticas, as amostras foram coletadas com rede de mão (30x20 cm). Cada amostra com este equipamento consistiu de 10 lances por mesohabitat. Foram feitas quatro amostras deste mesohabitat por lago e data de coleta. Após cada lance com a rede de mão, retirava-se todas as larvas capturadas, acondicionando-as imediatamente em solução de formol a 10%.

A rede cônico-cilíndrica foi armada na lateral do barco. Após cada pesca, as larvas eram retiradas do copo da rede e fixadas com solução de formol a 10%. A rede era então lavada, para retirar vestígios da captura anterior. Na floresta inundada, a rede cônico-cilíndrica foi usada esporadicamente, pela dificuldade de conduzi-la entre os troncos e galhos caídos, utilizando-se principalmente rede de mão.

## Métodos

As amostras coletadas foram examinadas sob estereomicroscópio, para a retirada de seston e para a separação das larvas por espécie. As espécies foram identificadas segundo Araujo-Lima & Donald (1988) e Araujo-Lima *et al.* (1993), utilizando-se o padrão de pigmentação e a contagem de miômeros totais, ou mesmo através de observação de campo quanto ao comportamento parental.

De cada larva foi obtido o comprimento padrão (mm) e o diâmetro bucal (Shirota, 1970). Elas foram divididas em classes de comprimento, de acordo com a amplitude de tamanho de cada espécie. As duas primeiras classes de comprimento que ainda não possuíam um estômago bem formado, foram classificadas como fase inicial de alimentação exógena; as classes intermediárias já apresentavam vestígios

de estômago; e normalmente as duas classes de comprimento padrão maiores apresentavam vestígios ou a presença de cecos pilóricos, sendo consideradas como fase final de alimentação das larvas. A definição do período larval seguiu Araujo-Lima (1994). O diâmetro bucal foi calculado como  $1,41 \cdot d$ , sendo  $d$  a distância entre a parte anterior e a parte posterior do pré-maxilar e maxilar das larvas de peixes (Shirota, 1970). O número de estômagos vazios por mesohabitat, foi determinado para todas as espécies. O conteúdo estomacal das larvas foi analisado em indivíduos escolhidos aleatoriamente entre aqueles que apresentavam alimento no trato alimentar, de forma a representar todos os lagos, mesohabitats e classes de comprimento.

Para a análise da dieta, os estômagos foram dissecados, e os itens alimentares foram contados, identificados e agrupados nas categorias: larvas de quironomídeos, larvas de caoborídeos, larvas de insetos (exceto quironomídeos e caoborídeos), larvas de peixes, cladóceros planctônicos, cladóceros bentônicos, copépodos ciclopóidos, copépodos calanóidos, náuplios de copépodos, copépodos harpacticóidos, ostrácodos, zoea de camarões, rotíferos, nematodos, protozoários, algas, detritos e "outros alimentos" (Koste, 1978; Needhan & Needhan, 1978; Suarez-Mera, 1980; McCafferty & Provonsha, 1983; Korinek, 1984; Paggi, 1995). A categoria "outros alimentos" incluiu itens alimentares cuja contribuição na peso dos alimentos foi inferior a 5% para a espécie avaliada. A biomassa relativa das categorias de alimentos na dieta de cada larva, foi determinada em relação ao peso seco total do conteúdo do trato alimentar. Os pesos dos cladóceros, copépodos e rotíferos foram estimados com base nas equações comprimento x peso, publicadas para os mesmos gêneros (Dumont *et al.*, 1975). O peso das larvas de quironomídeos foi estimado de seus

volumes ( $\text{mm}^3$ ), sendo o peso seco determinado pela expressão: ( $\mu\text{g}$ ) =  $21+3*\text{volume}$  ( $r = 0,98$ ;  $N = 6$ ).

O volume das larvas quironomídeos foi aproximado, considerando a forma do corpo como um cilindro. O peso foi obtido após a secagem dessas larvas em estufa à temperatura de  $60^\circ\text{C}$ , até que atingissem peso constante, considerando-se baterias de larvas de mesma classe de volume. Esta equação foi utilizada para as larvas de insetos das demais espécies.

O peso das larvas de peixes foi obtido com equações para duas categorias: Tipo 1 (larvas de cabeça relativamente longa e corpo curto) onde peso (mg) =  $0,0059 * \text{LS}^{2,061}$  ( $N = 7$ ;  $r = 0,96$ ) e; Tipo 2 (larvas de cabeça relativamente curta e corpo longo) onde peso (mg) =  $0,0081 * \text{LS}^{2,000}$  ( $N = 4$ ;  $r = 0,98$ ), onde LS foi igual ao comprimento padrão das larvas. O peso seco dos demais alimentos foi calculado através do mesmo processo de secagem em estufa e pesagem, exceto protozoários, que tiveram seu peso aproximado ao dos ovos de rotíferos, devido ao tamanho e forma similar. Não foi obtido o peso seco das algas, pela impossibilidade de pesá-las e principalmente, por terem sido encontradas raramente, exceto em *L. pardalis*, onde foi considerada como componente do detrito agregado (Bowen, 1983). Para as larvas de *L. pardalis* e *S. insignis* foi determinada a proporção de cinzas do detrito + sedimentos por diferença, queimando as amostras em mufla a  $500^\circ\text{C}$  para eliminar a matéria orgânica.

A variação da contribuição de cada categoria alimentar na dieta, foi analisada por classe de comprimento (2 ou 5mm) e local de captura, sendo cada observação uma larva, e testada com uma ANOVA com dois fatores: um fixo (classes de comprimento) e um variável (lagos), mas incluindo amostras apenas dos mesohabitats onde as larvas alimentavam-se, seguindo o modelo:  $Y = \mu + \text{CC} + \text{L} + (\text{CC} \times \text{L}) +$

**Resíduo** onde, **Y** é a contribuição de cada categoria de alimento na dieta das larvas, **CC** = classes de comprimento e **L** = lagos.

Os dados de contribuição percentual dos alimentos, foram transformados para arco-seno antes da ANOVA. Análises preliminares de larvas destas espécies, mostraram que, numa mesma espécie, o padrão de dieta sempre foi muito influenciado pelo tamanho das larvas e pelo local de captura. Esta análise permite apenas identificar o efeito dos lagos e classes de tamanho. Como as contribuições de cada alimento por classe de tamanho não eram independentes, uma análise quantitativa da dieta não podia ser realizada, assim, esta foi descrita de forma semi-quantitativa.

A dieta de *L. pardalis*, foi analisada apenas pela frequência de ocorrência (Hyslop, 1980), dos alimentos identificados junto ao detrito do conteúdo estomacal das larvas. Nesta espécie utilizou-se os dados agrupados por classe de comprimento de 1mm.

Os diâmetros das partículas ingeridas por cada larva de peixes foram medidos em um estereomicroscópio com ocular micrométrica. O Limite Teórico de Ingestão dos alimentos (LTI), correspondeu a 50% do diâmetro de abertura bucal de cada espécie (Shirota, 1970). Todas essas medidas foram relacionadas com o tamanho das larvas e os dados foram analisados com regressão linear usando o método dos mínimos quadrados.



Figura 1. Locais de amostragem (municípios), das larvas de peixes do rio Solimões/Amazonas. J - Lago Jacaré (Tefê), JM - Lago Janauacá (Manaquiri) e Camaleão, na ilha da Marchantaria (Iranduba), R - Lago do Rei, na ilha do Rei (Careiro da várzea) e A - Lago Arapemã (Santarém). O círculo indica a localização de Manaus.



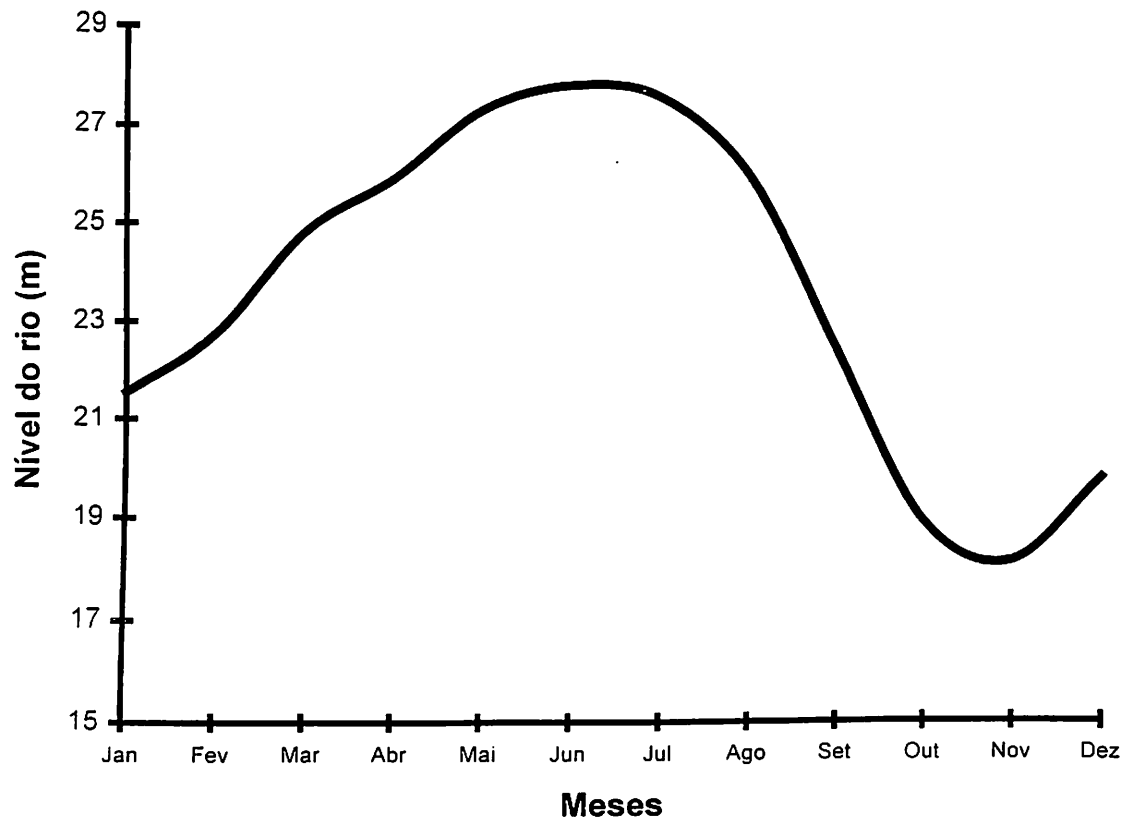


Figura 2. Níveis médios mensais do rio Solimões/Amazonas, baseados em dados coletados no Porto de Manaus (Portobrás-AM), entre Janeiro de 1988 e Dezembro de 1998. (dados cedidos por Nunes de Melo).

## RESULTADOS

Foram realizadas 48 visitas aos lagos Camaleão, Janauacá e Rei, quando foram coletadas 18.478, 10.554 e 4.542 larvas respectivamente. O restante, 1.376 larvas, foram provenientes dos lagos Jacaré e Arapemã. As larvas de *M. aurem*, *M. duriventre*, *B. cephalus*, *S. insignis* e *T. elongatus* representaram 85,7% do total de larvas capturadas (Tab. 1) e 77% dos indivíduos dessas espécies foram capturados entre os meses de novembro e janeiro durante os três anos.

### 1. Locais de alimentação das larvas

#### a) Larvas de espécies que se reproduzem na calha do rio no início da enchente

As larvas de todas as espécies deste grupo foram encontradas no canal e na margem do rio e no canal do lago, mas apenas duas espécies alimentavam-se nestes três mesohabitats: *B. cephalus* e *T. elongatus* (Tab. 1). As larvas de *S. insignis* apresentaram alimento em seu estômago quando capturadas na margem do rio, diferentemente dos *Mylossoma* spp.

As maiores frequências de larvas deste grupo com alimento no estômago, ocorreram nas macrófitas aquáticas e as menores no canal do rio (Tab.1). A presença de larvas deste grupo no meio do lago e próximo das macrófitas variou com a espécie, mas nenhuma espécie ocorreu na floresta inundada (Tab. 1). *T. elongatus* estava alimentando-se com frequência no meio do lago, mas *M. aurem* apenas ocasionalmente (Tab. 1). Em geral, as menores classes de comprimento ocorreram no rio, tanto na margem quanto no meio do canal, enquanto que as

maiores faixas de tamanho, ocorreram entre as macrófitas aquáticas. A única exceção foi *B. cephalus*, cujas larvas maiores foram capturadas em todos os mesohabitats (Tab. 1).

**b) Larvas de espécies que desovam principalmente no início da enchente em ninhos e cuidam da prole.**

As larvas de *H. littorale* capturadas nos ninhos entre macrófitas, apresentavam-se geralmente com saco vitelínico, e 50% delas continha alimentos no trato alimentar. Nas áreas próximas às macrófitas, a frequência de indivíduos com alimento no trato alimentar foi 100% (Tab.1). Não se capturou larvas de *Hoplosternum* em outros mesohabitats.

As larvas de *L. pardalis* também foram capturadas somente nas macrófitas. Todos os indivíduos desta espécie continham alimentos no trato alimentar (Tab.1). Não foram capturadas larvas desta espécie alimentando-se ainda com o saco vitelínico.

As larvas de *C. monoculus* foram capturadas principalmente no meio dos lagos e em áreas próximas às macrófitas. Todas estavam alimentando-se e só foram capturadas em cardumes (Tab. 1). As menores classes de comprimento observadas, ocorreram no meio do lago e as maiores, próximo das macrófitas aquáticas (Tab. 1). Também não foram capturadas larvas desta espécie na floresta inundada.

**c. Larvas de espécies que desovam nos lagos, principalmente durante a vazante.**

As maiores concentrações de larvas de *Plagioscion* spp. ocorreram nos canais e no meio dos lagos, enquanto as menores foram encontradas próximo e nas macrófitas aquáticas. Somente em novembro larvas destas espécies foram capturadas nas macrófitas. Em todos os locais onde foram capturadas, as larvas de *Plagioscion* spp. apresentaram intensidade alimentar superior a 57%. A menor incidência alimentar ocorreu no canal do rio (57,1%), onde todas as larvas maiores do que 3mm de comprimento apresentaram alimento no trato alimentar (Tab.1).

As maiores capturas de larvas de engraulídeos foram registradas no canal do lago e no meio do lago. Nestes mesohabitats, as larvas tinham comprimentos superiores a 14 mm. A incidência de alimentos no estômago das larvas foi alta em todos os mesohabitats onde foram encontradas (> 75%). As menores larvas foram capturadas na margem do rio (4,6 mm de comprimento médio). Não ocorreram larvas desta família nos demais mesohabitats.

Tabela 1 - Número de larvas capturadas (N), proporção com alimento no estômago (%) e faixa de comprimento padrão (CP), por espécie e por mesohabitat, no rio Solimões/Amazonas e sua várzea no período de dezembro de 1993 a janeiro de 1996. <sup>(1)</sup> indica as larvas de peixes que reproduzem-se na calha do rio no início da enchente; <sup>(2)</sup> indica as larvas de peixes que desovam principalmente no início da enchente em ninhos e cuidam da prole e <sup>(3)</sup> indica as larvas de peixes que tem pico de reprodução na vazante. CR - canal do rio, MR - margem do rio, CL - canal do lago, ML - meio do lago, PM - próximo às macrófitas e MA - entre macrófitas. Sombreamentos indicam mais de 49% das larvas alimentando-se.

ESPÉCIE	Meso-habitat	CR	MR	CL	ML	PM	MA	Sub total
<i>Mylossoma aureum</i> <sup>1</sup>	N	303	533	122	58	197	1101	2314
	%	0	0	0	12,5	41,2	100	
	CP	4,5-5,5	4,5-5,5	4,5-5,5		4,5-10	5-16	
<i>M. duriventre</i>	N	338	220	108	0	181	861	1708
	%	0	0	0	-	0	100	
	CP	4,5-5,3	4,4-5,4	4,5-5,3	-	4,7-5,6	5-16	
<i>Brycon cephalus</i> <sup>1</sup>	N	500	1033	13	0	0	2131	3677
	%	25	82,2	100	-	-	100	
	CP	6,3-15	6,3-15	6,3-15	-	-	9,2-17	
<i>Triportheus elongatus</i> <sup>1</sup>	N	403	2943	153	116	0	4609	8224
	%	23,03	75	35	100	-	100	
	CP	3,9-4,5	3,9-4,5	7,5-10	6-9	-	7,1-18	
<i>Semaprochilodus insignis</i> <sup>1</sup>	N	1524	11012	60	0	501	929	14026
	%	0	40	0	-	0	83,33	
	CP	5,4-7	5,4-6	6-7	-	6-9	6-17	
<i>Hoplosternum litoralle</i> <sup>2</sup>	N	0	0	0	0	114	471	585
	%	-	-	-	-	100	50	
	CP	-	-	-	-	14-21	5,3-7	
<i>Liposarcus pardalis</i> <sup>2</sup>	N	0	0	5	0	0	1969	1974
	%	-	-	100	-	-	100	
	CP	-	-	12-18	-	-	10-19	
<i>Cichla monoculus</i> <sup>2</sup>	N	0	0	0	665	156	0	821
	%	-	-	-	100	100	-	
	CP	-	-	5-17	6,4-8	14-15	-	
<i>Plagioscion spp.</i> <sup>3</sup>	N	122	113	393	371	0	10	1009
	%	57,1	100	87,5	100	-	100	
	CP	2,6-4,9	4,4-4,6	3,1-9	7,4-14	-	13-15	
Engraulidae <sup>3</sup>	N	0	76	298	238	0	0	612
	%	-	76,4	80	100	-	-	
	CP	-	4,6-23	19-28	14-16	-	-	
<b>Total</b>		3190	15930	1158	1448	1149	12081	34950
<b>% média</b>		17,52	53,37	50,3	82,5	48,24	91,7	-

## 2. Composição da dieta

Os micro-crustáceos (cladóceros bentônicos, cladóceros planctônicos, copépodos ciclopóidos e calanóidos), contribuíram com 54% do peso alimentar do conjunto de larvas de peixes estudadas. As larvas de insetos, incluindo quironomídeos e caoborídeos representaram 15%, os rotíferos 15%, as larvas de peixes 8%. Os 8% restantes, corresponderam à soma dos demais alimentos. A contribuição dos itens na dieta de cada espécie é apresentada abaixo.

### a) Larvas de espécies que se reproduzem na calha do rio no início da enchente

As quantidades relativas de alimentos ingeridos no mesohabitat macrófitas aquáticas pelas diferentes classes de comprimento de *M. aureum* dependeram dos lagos (Fig. 3; Tab. 2), exceto em cladóceros bentônicos e outros alimentos. A dieta não foi analisada nos outros mesohabitats devido ao pequeno número de amostras.

Os copépodos ciclopóidos contribuíram, em média, com mais de 60% do peso dos alimentos ingeridos pelas larvas até 11 mm de comprimento e ultrapassaram 40% nas larvas acima de 11 mm. A exceção foi registrada para as amostras do lago Arapemã, onde os quironomídeos formaram o principal item alimentar. Nos demais lagos, as larvas de quironomídeos apresentaram uma contribuição média em torno de 13,5% na dieta, aumentando sua participação nas larvas maiores que 9 mm. A proporção de cladóceros planctônicos na dieta, foi variável com o tamanho em larvas de um mesmo lago e entre lagos, com variações ocasionalmente superiores a 20%, mas destacaram-se em relação aos demais itens no lago Janaucá, especialmente na

última classe de comprimento. Os cladóceros bentônicos contribuíram em todas as classes de comprimento, mas com pouca participação (< 10% em média) na dieta das larvas nos lagos Camaleão, Jacaré e Rei, não ocorrendo no lago Arapemã. A categoria “outros alimentos”, ocorreu em proporções pequenas e não significativamente diferentes nas maiores classes de comprimento (< 10%) e não ocorrendo no lago Janauacá (Fig.3; Tab. 2).

A dieta de *M. duriventre* nas macrófitas aquáticas (Fig.4; Tab. 2), foi muito semelhante à de *M. aureum*. De fato, houveram mais semelhanças entre as duas espécies do que entre a mesma espécie em locais diferentes. Igualmente, a proporção de cada item nos lagos, era função do tamanho da larva (Tab. 2).

Copépodos ciclopóidos também foram o principal item alimentar em três dos quatro lagos, com proporções superiores a 70% do peso dos alimentos ingeridos em larvas de *M. duriventre* menores que 9 mm, e nunca inferiores a 36% desse peso, nas larvas maiores que 9 mm. Cladóceros bentônicos foram importantes para as larvas apenas nos lagos Arapemã e Camaleão. Nos demais lagos, a contribuição foi menor ou ausente na dieta da espécie. A categoria “outros alimentos”, teve participação de aproximadamente 10% na dieta das larvas maiores que 9 mm. A contribuição dos quironomídeos foi, aparentemente, mais alta do que em *M. aureum*, atingindo proporções importantes na dieta em larvas maiores que 9 mm, mesmo não considerando a sua participação nas larvas do lago Arapemã. No lago do Rei, os quironomídeos não se destacaram no conteúdo estomacal de nenhuma das classes de comprimento (Fig. 4).

As proporções de todas as categorias alimentares das larvas de *B. cephalus* nas macrófitas aquáticas, também dependeram do comprimento padrão e dos lagos

(Fig. 5; Tab. 2), excetuando-se as larvas dos quironomídeos. Nos lagos Camaleão e Rei, onde larvas menores que 7 mm de comprimento foram encontradas, os rotíferos corresponderam a mais da metade do peso dos alimentos desta classe de tamanho.

As larvas de peixes foram o principal item alimentar das larvas maiores que 9 mm, contribuindo com mais de 80% da dieta. A contribuição dos demais itens alimentares oscilou em níveis inferiores a 10% do peso em todos os lagos, entretanto, os valores médios dos itens alimentares dependeram das classes de comprimento e dos lagos amostrados, exceto para quironomídeos. Cladóceros planctônicos, cuja variação na dieta também dependeu dos lagos e das classes de comprimento, apresentou peso aparentemente alto nas larvas menores que 9 mm (Fig. 5).

As larvas de *T. elongatus* menores que 6 mm de comprimento, só foram capturadas nos lagos Jacaré e Rei. Na margem do rio, próximo a estes dois lagos, a dieta das larvas da classe de 4 mm de comprimento foi composta de rotíferos. No lago do Rei, cladóceros planctônicos e "outros alimentos" foram mais importantes na classe de 6 mm de comprimento ( $p < 0,05$ ). No mesmo mesohabitat do lago Jacaré, a dieta das larvas de 6 mm também foi exclusivamente rotíferos, assim como este item foi igualmente importante no lago do Camaleão e lago do Rei (Fig. 6, Tab. 2). Os cladóceros planctônicos contribuíram em média com 44% da dieta nos quatro lago, cladóceros bentônicos foram significativamente mais consumidos no lago do Rei e Jacaré e os quironomídeos só foram importantes ( $> 10\%$  da dieta em média), no lago Janauacá (Fig 6). Os demais alimentos pouco representaram na dieta desta espécie, com participação máxima inferior a 10%.



As quantidades de rotíferos, detritos e cladóceros planctônicos na dieta das larvas de *S. insignis* também apresentaram interação entre tamanho e locais nos mesohabitats margem do rio e macrófitas (Fig. 7; Tab. 2).

Nas classes de 6 e 8 mm de comprimento, os rotíferos perfizeram mais de 60% do peso dos alimentos ingeridos por estas larvas, sendo a primeira classe de comprimento caracterizada por larvas capturadas principalmente na margem do rio. Nas classes de 10, 12 e 14 mm de comprimento, os detritos e sedimentos sempre ultrapassaram 87% dessa biomassa, sendo  $30,28 \pm 4,64$  % (N = 5) a matéria-orgânica do detrito agregado (Fig. 7). Os cladóceros planctônicos variaram na contribuição da dieta entre os lagos, tendo menor participação nas larvas maiores que 9 mm dos lagos do Rei e Janauacá, e maior contribuição na dieta das larvas maiores que 9 mm dos lagos Camaleão e Jacaré (Fig. 7). Copépodos ciclopóides em pouco ou em nada participaram na dieta desta espécie.

Tabela 2 – Estatísticas das análises de variância (modelo misto) da quantidade (Y), dos principais itens alimentares por classe de tamanho e lagos, das larvas de peixes no rio Solimões/Amazonas e sua várzea, entre dezembro de 1993 e janeiro de 1996. Partes sombreadas indicam categorias de alimentos na primeira coluna, e resultados significativos ( $p \leq 0,05$ ) na última coluna.

<i>Mylossoma aureum</i>				
	G.L.	QM	F	P
<b>Cladóceros bentônicos</b>				
Lagos	3	705,74	3,028	0,03
C.P.	4	104,74	0,891	0,498
Lagos x C.P.	12	117,40	0,504	0,911
Resíduo	215	233,11		
<b>Cladóceros planctônicos</b>				
Lagos	4	3.758,43	6,991	<0,001
C.P.	4	955,5	0,597	0,610
Lagos x C.P.	16	1601,3	2,979	<0,001
Resíduo	210	537,6		
<b>Copépodos ciclopóidos</b>				
Lagos	4	16475,7	21,935	<0,001
C.P.	4	3413,4	1,753	0,188
Lagos x C.P.	16	1947,3	2,593	<0,001
Resíduo	210	408,9		
<b>Quironomídeos</b>				
Lagos	4	24561,5	60,063	<0,001
C.P.	4	223,5	0,220	0,920
Lagos x C.P.	16	987,4	2,415	0,002
Resíduo	210	408,9		
<b>Outros alimentos</b>				
Lagos	4	676,2	2,585	0,038
C.P.	4	1156,0	2,804	0,061
Lagos x C.P.	16	412,3	1,576	0,077
Resíduo	210	261,6		

### *M. duriventre*

<b>Cladóceros bentônicos</b>				
Lagos	3	949,21	3,899	0,01
C.P.	4	84,0	0,286	0,882
Lagos x C.P.	12	293,9	1,207	0,284
Resíduo	139	243,5		

Continuação da Tab. 2

<b>Cladóceros planctônicos</b>				
Lagos	3	217,13	0,641	0,59
C.P.	4	90,7	0,102	0,980
Lagos x C.P.	12	889,1	2,627	0,003
Resíduo	139	338,5		

<b>Copépodos ciclopóidos</b>				
Lagos	3	12566,9	16,656	<0,001
C.P.	4	7138,7	3,090	0,058
Lagos x C.P.	12	2310,5	3,062	0,001
Resíduo	139	754,5		

<b>Quironomídeos</b>				
Lagos	3	7083,6	12,977	<0,001
C.P.	4	5072,0	3,932	0,029
Lagos x C.P.	12	1289,8	2,363	0,009
Resíduo	139	545,8		

<b>Outros alimentos</b>				
Lagos	3	36,7	0,131	0,942
C.P.	4	733,45	3,684	0,035
Lagos x C.P.	12	199,1	0,708	0,741
Resíduo	139	281,0		

*Brycon cephalus*

<b>Rotíferos</b>				
Lagos	3	936,9	8,904	<0,001
C.P.	3	3554,4	3,697	0,055
Lagos x C.P.	9	962,0	9,142	<0,001
Resíduo	136			

<b>Cladóceros bentônicos</b>				
Lagos	3	234,6	3,112	0,029
C.P.	3	375,8	1,190	0,367
Lagos x C.P.	9	315,9	4,19	<0,001
Resíduo	136	75,4		

<b>Cladóceros planctônicos</b>				
Lagos	3	2248,4	7,897	<0,001
C.P.	3	1991,4	1,612	0,254
Lagos x C.P.	9	1235,0	4,338	<0,001
Resíduo	136	284,7		

Continuação Tab. 2

<b>Quironomídeos</b>				
Lagos	3	114,6	1,193	0,315
C.P.	3	61,6	0,789	0,530
Lagos x C.P.	9	78,1	0,813	0,605
Resíduo	136	96,1		

<b>Larvas de peixes</b>				
Lagos	3	6537,2	10,52	<0,001
C.P.	3	8622,8	1,796	0,218
Lagos x C.P.	9	4801,2	7,726	<0,001
Resíduo	136	621,4		

<b>Outros alimentos</b>				
Lagos	3	1117,4	7,146	<0,001
C.P.	3	1834,9	2,112	0,169
Lagos x C.P.	9	869,0	5,558	<0,001
Resíduo	136	156,4		

*Triportheus elongatus*

<b>Rotíferos</b>				
Lagos	3	1943,8	1,69	0,177
C.P.	3	280,9	0,101	0,865
Lagos x C.P.	9	2782,3	2,419	0,018
Resíduo	72	1150,4		

<b>Cladóceros bentônicos</b>				
Lagos	3	1437,8	4,967	0,003
C.P.	3	356,70	2,555	0,120
Lagos x C.P.	9	139,6	0,482	0,882
Resíduo	72	289,5		

<b>Cladóceros planctônicos</b>				
Lagos	3	566,2	0,469	0,705
C.P.	3	869,2	0,556	0,657
Lagos x C.P.	9	1563,3	1,294	0,255
Resíduo	72	1208,4		

<b>Copépodos ciclopóidos</b>				
Lagos	3	231,91	1,437	0,239
C.P.	3	153,7	1,616	0,253
Lagos x C.P.	9	95,1	0,589	0,802
Resíduo	72	161,43		

Continuação Tab. 2.

<b>Qurionomídeos</b>				
Lagos	3	1203,69	3.551	0,019
C.P.	3	253,4	0.841	0,505
Lagos x C.P.	9	301,4	0.889	0,539
Resíduo	72	339,0		

<b>Outros alimentos</b>				
Lagos	3	260,83	1.177	0,325
C.P.	3	224,1	1.011	0,393
Lagos x C.P.	9	168,5	0,76	0,653
Resíduo	72	221,7		

*Semaprochilodus insignis*

<b>Rotíferos</b>				
Lagos	2	1350,1	3.139	0,05
C.P.	4	14255,8	7.422	<0,008
Lagos x C.P.	8	1920,7	4.465	<0,001
Resíduo	67	430,1		

<b>Cladóceros planctônicos</b>				
Lagos	2	2776,5	4.638	0,013
C.P.	4	464,3	0.298	0,871
Lagos x C.P.	8	1558,8	2.604	0,015
Resíduo	67	598,6		

<b>Copépodos ciclopóidos</b>				
Lagos	2	44,5	0.427	0,654
C.P.	4	58,6	0.816	0,549
Lagos x C.P.	8	71,8	0.688	0,701
Resíduo	67	104,4		

<b>Detritos</b>				
Lagos	2	2809,8	6.402	0,003
C.P.	4	17352,5	13.017	0,001
Lagos x C.P.	8	1333,1	3.038	0,006
Resíduo	67	438,9		

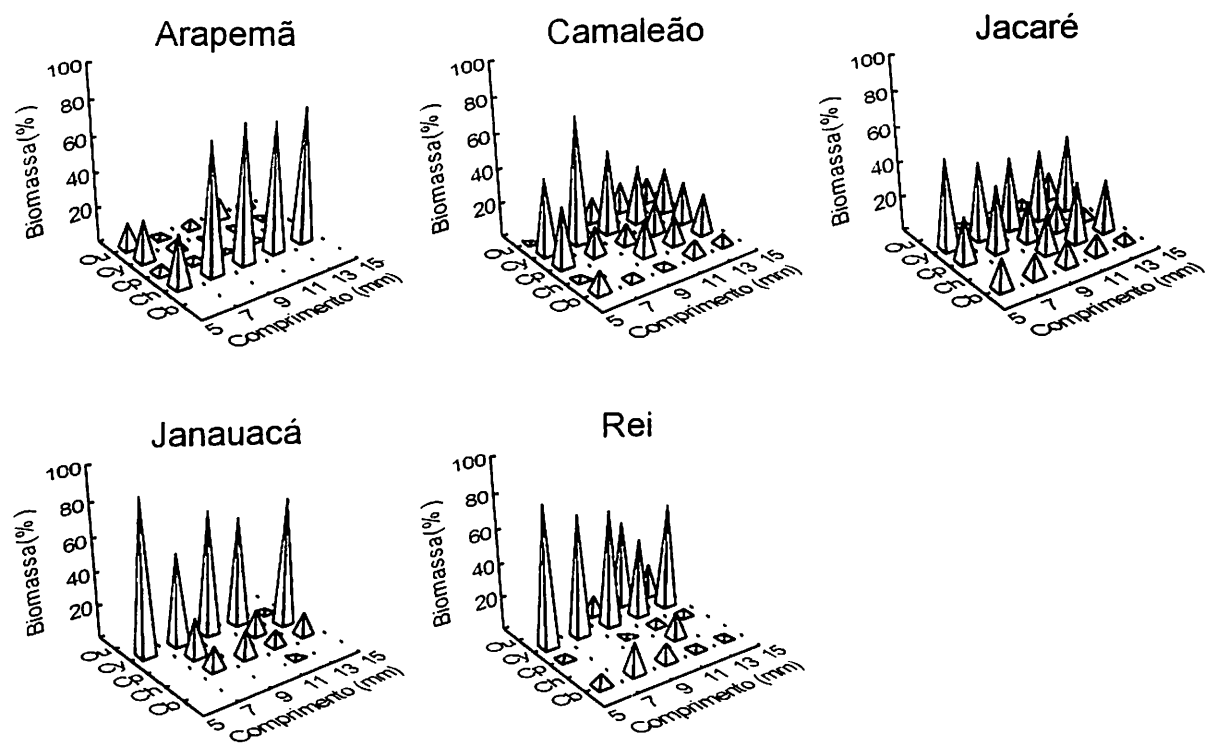


Figura 3. Proporção dos itens alimentares (%) em relação ao comprimento padrão (mm) das larvas de *M. aureum* em cinco lagos do rio Solimões/Amazonas. Cb - cladóceros bentônicos, Ch - quironomídeos, Cp - cladóceros planctônicos, Cy - copépodos ciclopóidos, Ou - outros alimentos.

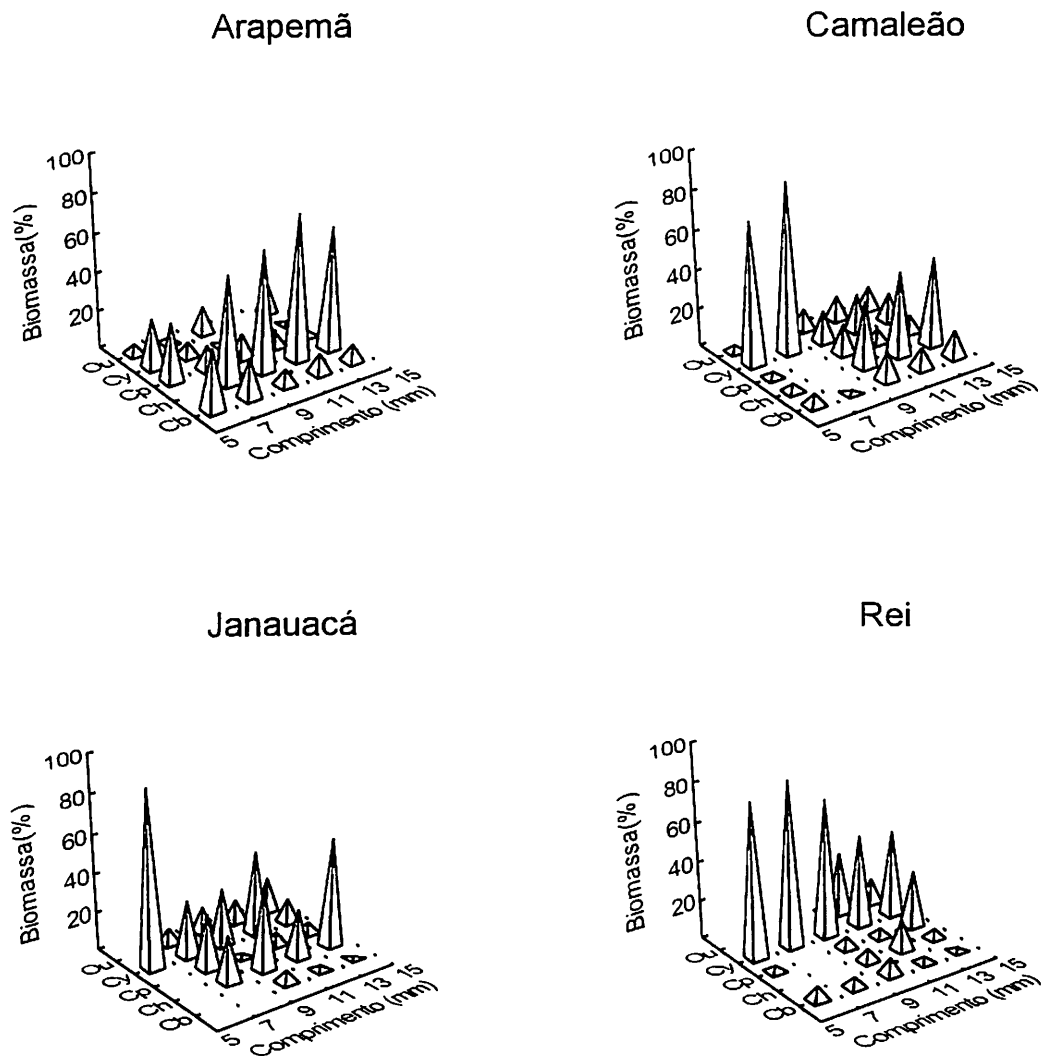


Figura 4. Proporção dos itens alimentares (%) em relação ao comprimento padrão (mm) das larvas de *M. duriventre*, em quatro lagos do rio Solimões/Amazonas. Cb - cladóceros bentônicos, Ch - quironomídeos, Cp - cladóceros planctônicos, Cy - copépodos ciclopóides, Ou - outros alimentos.

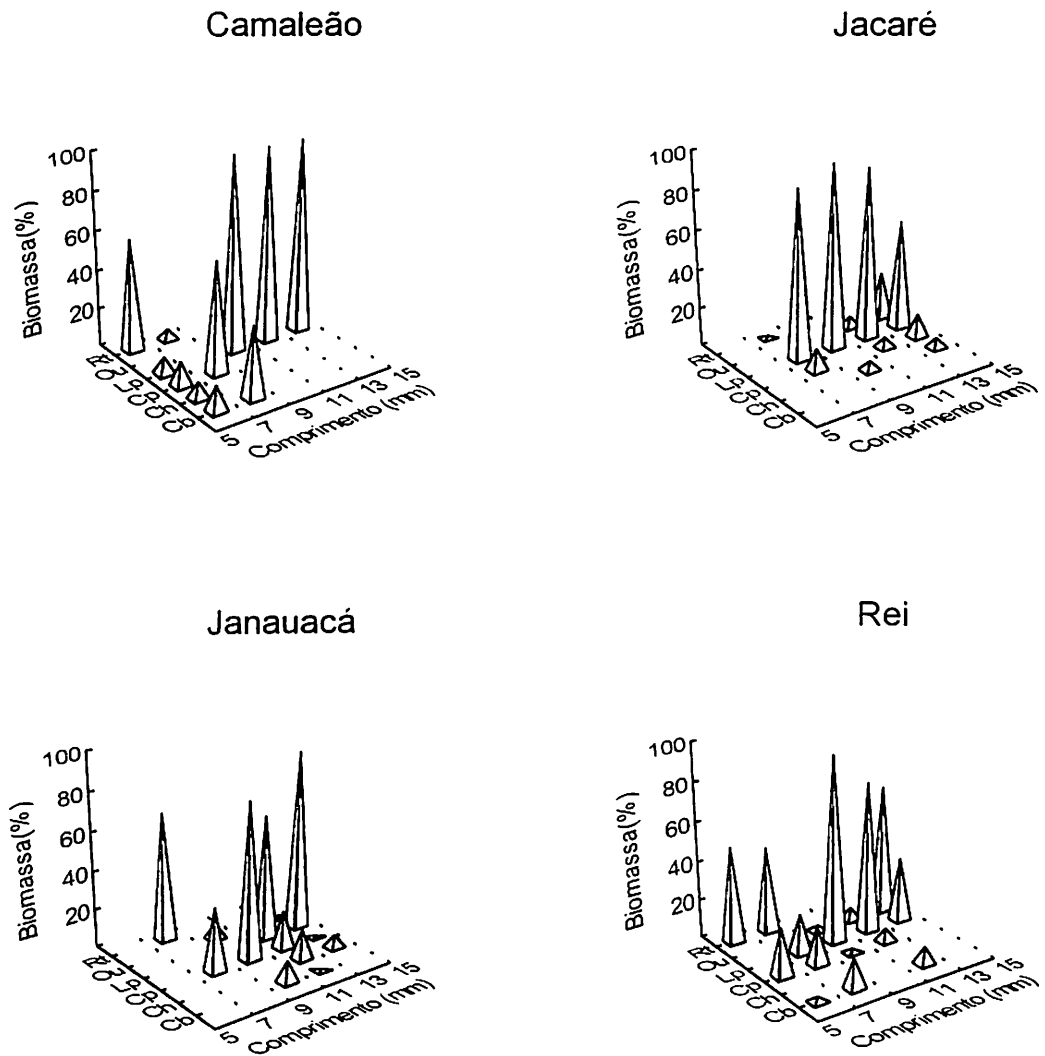


Figura 5. Proporção dos itens alimentares (%) em relação ao comprimento padrão (mm) das larvas de *B. cephalus*, em quatro lagos do rio Solimões/Amazonas. Cb - cladóceros bentônicos, Ch - quironomídeos, Cp - cladóceros planctônicos, Lp - larvas de peixes. Ou - outros alimentos, Rt - rotíferos.



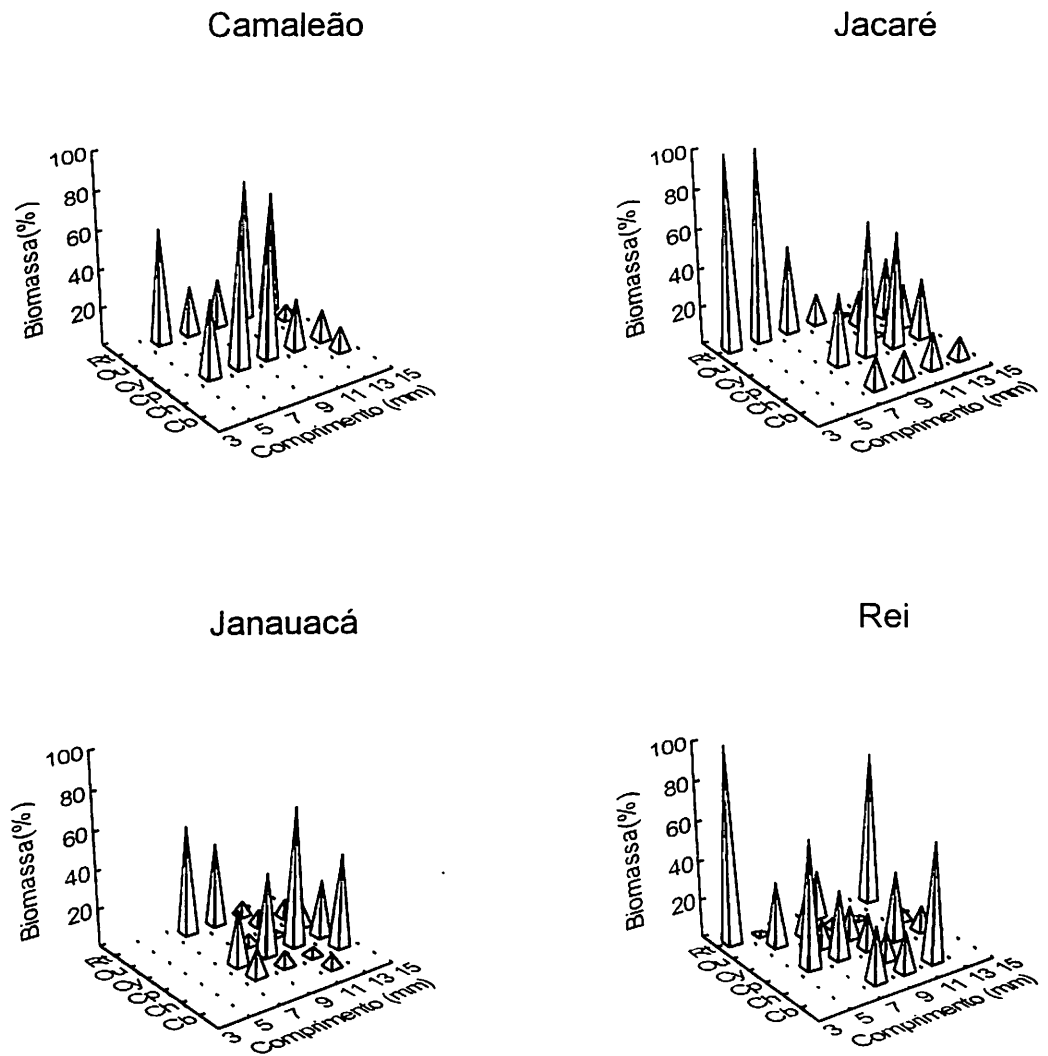


Figura 6. Proporção dos itens alimentares (%) em relação ao comprimento padrão (mm) das larvas de *T. elongatus* em quatro lagos do rio Solimões/Amazonas. Cb - cladóceros bentônicos, Ch - quironomídeos, Cp - cladóceros planctônicos, Cy - copépodos ciclopóidos, Ou - outros alimentos, Rt - rotíferos.

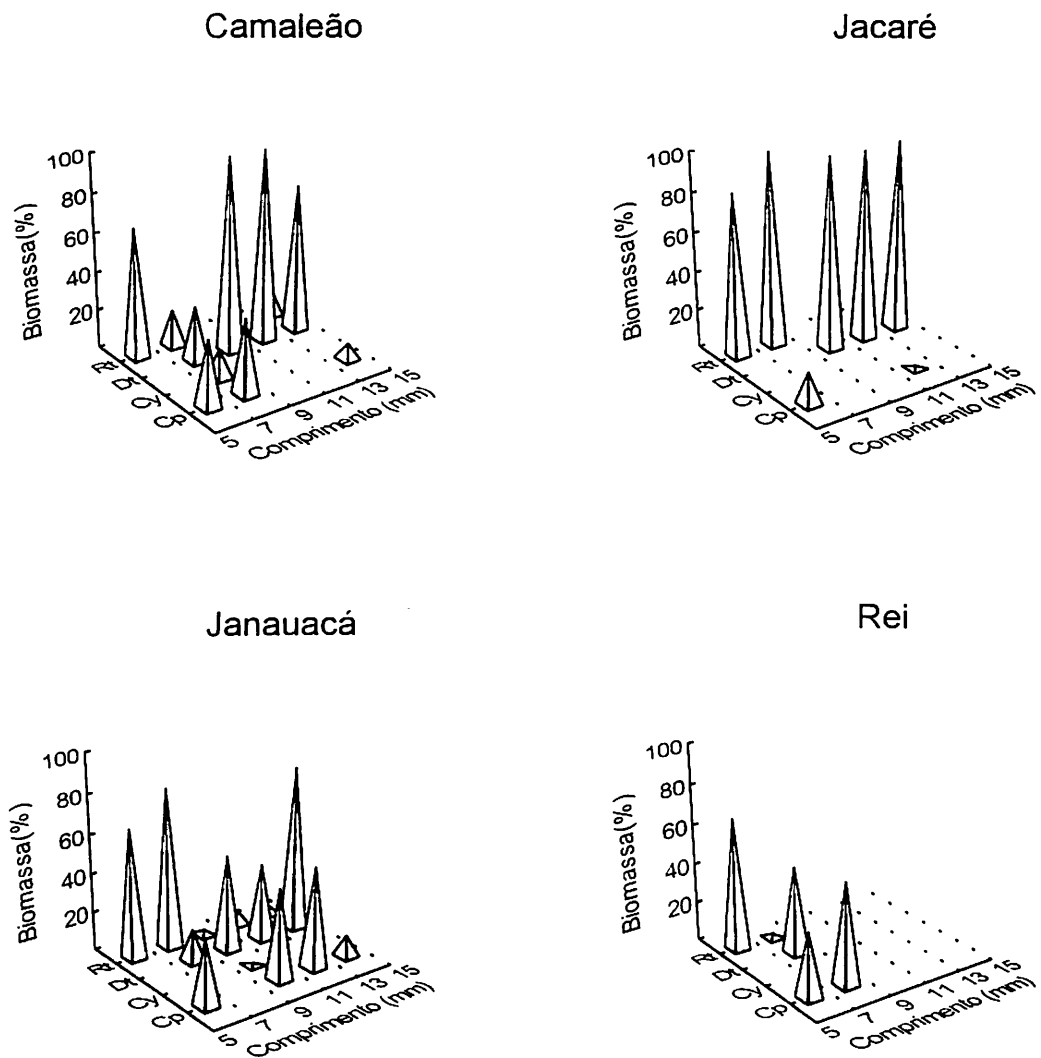


Figura 7. Proporção dos itens alimentares (%) em relação ao comprimento padrão (mm) das larvas de *S. insignis* em quatro lagos do rio Solimões/Amazonas. Cp - cladóceros planctônicos, Cy - copépodos ciclopóidos, Dt - detritos e sedimentos, Rt - rotíferos.

**b) Larvas de espécies que desovam na enchente em ninhos e cuidam da prole.**

Nos ninhos do lago Camaleão situados nas macrófitas só foram capturadas larvas de *Hoplosternum littorale* da classe de 6 mm de comprimento, enquanto no lago Janauacá só foram capturados indivíduos da classe de 14 mm de comprimento. Os cladóceros bentônicos contribuíram com mais de 60% da dieta das larvas no ninho. Os rotíferos representaram 20,8% da dieta, enquanto que cladóceros planctônicos e larvas de insetos juntos corresponderam a 12,5% (Fig. 8).

Nas larvas de 14 mm amostradas próximo às macrófitas no lago Janauacá, rotíferos, larvas de insetos e cladóceros planctônicos corresponderam a 32,3, 20,7 e 36,4 % do peso médio da dieta, respectivamente, e os copépodos calanóides participaram com apenas 9,3% desta. Copépodos ciclopoídeos e “outros alimentos” pouco contribuíram na dieta dessas larvas.

A dieta de *Liposarcus pardalis* amostradas no mesohabitat macrófitas constituiu-se quase que exclusivamente de detritos, sedimentos e algas nos lagos Jacaré, Janauacá, Marchantaria e Rei (Tab. 3). As diatomáceas, fibras vegetais e protozoários foram muito frequentes. Os copépodos (ciclopoídeos e calanóides), ocorreram apenas nas larvas menores que 12 mm, mas rotíferos e nematodos aumentaram as suas frequências nas larvas maiores. A quantidade de matéria orgânica ingerida pelas larvas foi  $56,1\% \pm 15,8$  (N = 5).

Os cladóceros planctônicos foram o principal alimento para as larvas de *Cichla monoculus* nas duas primeiras classes de comprimento, no meio do lago Camaleão, com contribuição média superior a 45% da dieta. A única classe que ocorreu nos lagos Camaleão e Janauacá foi a de 14 mm. Nesta classe não houve diferença

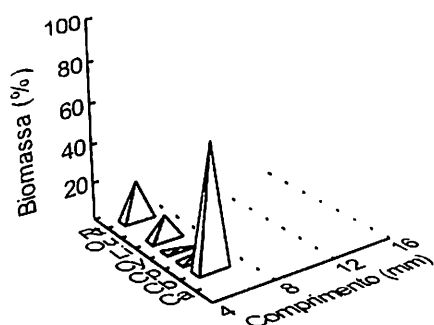
significativa na contribuição de cladóceros planctônicos (ANOVA:  $F = 0,886$ ; g.l.1,5;  $p = 0,390$ ), copépodos ciclopóidos (ANOVA:  $F = 1,637$ ; g.l. 1,5;  $p = 0,257$ ) copépodos calanóidos (ANOVA:  $F = 2,752$ ; g.l. 1,5;  $p = 0,158$ ), e náuplios de copépodos (ANOVA:  $F = 1,633$ ; g.l. 1,5;  $p = 0,257$ ), em ambos os lagos (Fig. 9). Os demais alimentos contribuíram pouco na dieta das larvas nesta classe. Houve mudança significativa na dieta das larvas das classes 8 e 14 mm. Os cladóceros planctônicos contribuíram com 45% da dieta das larvas de 8 mm e 18% na classe de 14 mm ( $t = 2,603$ ; g.l. 13;  $p = 0,02$ ). O mesmo ocorreu com a contribuição dos náuplios de copépodos, que diminuiu de 34% da dieta nas larvas de 8mm para 0,4% nas larvas de 14 mm ( $t = 2,369$ ; g.l.= 13;  $p < 0,03$ ). Os ciclopóidos, aumentaram de 14% para 44% nas classes de 8 e 14 mm, respectivamente ( $t = 2,734$ ; g.l. = 13;  $p < 0,05$ ). Os calanóidos contribuíram somente em 4,8% na dieta das larvas de 8 mm, mas com 35% nas larvas de 14 mm ( $t = 3,29$ ; G.l = 13;  $p < 0,01$ ).

Tabela 3. Frequência de Ocorrência (%) dos itens alimentares em relação ao comprimento padrão (mm), das larvas de *L. pardalis* no rio Solimões/Amazonas e suas áreas inundadas. Números entre parêntesis indicam quantidade de larvas examinadas em cada classe de tamanho.

Itens alimentares	11 mm (20)	12 mm (20)	14 mm (20)	16 mm (20)
Algas	100	100	100	100
M.O.S.D	100	100	100	100
Copépodos	33	0	0	0
Fibras vegetais	100	100	100	100
Protozoários	100	100	100	100
Rotíferos	33	16,7	100	100
Nematodos	0	66,7	27,3	100

M.O.S.D - Matéria Orgânica Semi-Digerida

### Camaleão



### Janauacá

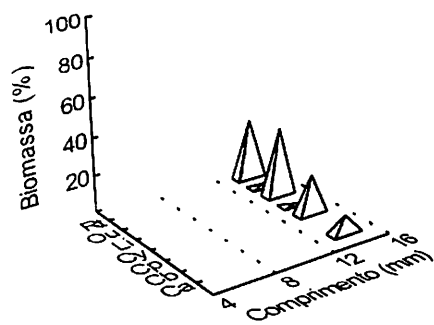
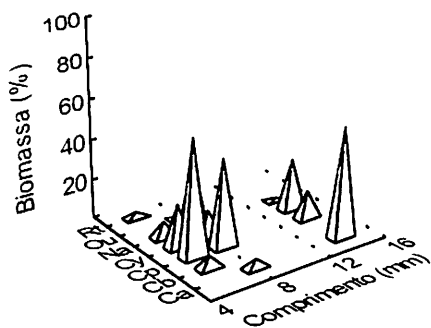


Figura 8. Proporção dos itens alimentares (%) em relação ao comprimento padrão (mm) das larvas de *H. littorale* em 2 lagos do rio Solimões/Amazonas. Ca - copépodos calanóides, Cb - cladóceros bentônicos, Cp - cladóceros planctônicos, Cy - Copépodos ciclopoídeos, Na - náuplios de copépodos, Ou - Outros alimentos, Rt - rotíferos.

### Camaleão



### Janauacá

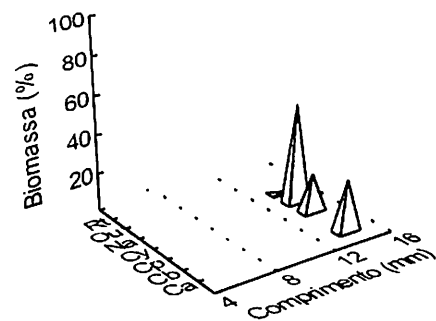


Figura 9. Proporção dos itens alimentares (%) em relação ao comprimento padrão (mm) das larvas de *C. monoculus* em 2 lagos do rio Solimões/Amazonas. Ca - copépodos calanóides, Cb - cladóceros bentônicos, Cp - cladóceros planctônicos, Cy - Copépodos ciclopóides, Na - náuplios de copépodos, Ou - Outros alimentos, Rt - rotíferos.

### c. Larvas de espécies que desovam nos lagos, principalmente na vazante.

A comparação das proporções de peso dos itens alimentares das larvas de *Plagioscion* spp. entre os lagos Camaleão, Jacaré e Janauacá, somente puderam ser realizadas na classe de 5 mm de comprimento. Nesta classe, as larvas do lago Jacaré e do lago Camaleão foram capturadas principalmente na margem do rio, mas as do lago Janauacá incluíram também larvas do meio do lago e do canal do lago. Apesar disto, não houveram diferenças significativas na contribuição dos copépodos calanóides (ANOVA:  $F = 2,888$ , g.l. 2,50,  $p = 0,065$ ), copépodos ciclopóides (ANOVA:  $F = 0,524$ , g.l. 2,50,  $p = 0,596$ ), cladóceros planctônicos (ANOVA:  $F = 1,946$ , g. l. 2,50,  $p = 0,153$ ), cladóceros bentônicos (ANOVA:  $F = 2,495$ , g. l. 2,50,  $p = 0,093$ ) e nem de caoborídae (ANOVA:  $F = 0,911$ , g. l. 2,50,  $p = 0,409$ ) entre os lagos (Fig. 10).

As larvas da classe 3 mm só ocorreram nos lagos Camaleão e Janauacá e foram provenientes dos canais do rio e do lago. Também não foram constatadas diferenças significativas entre estes dois lagos, quanto à contribuição dos copépodos calanóides (ANOVA:  $F = 0,778$ , g. l. 1,7,  $p = 0,407$ ) e copépodos ciclopóides (ANOVA:  $F = 2,333$ , g. l. 1,7,  $p = 0,170$ ). Os cladóceros planctônicos só foram comidos pelas larvas do lago Camaleão, e contribuíram muito pouco no peso dos alimentos nesta classe (Fig. 10).

Indivíduos das classes de comprimento maiores, ocorreram apenas na região central do lago Janauacá (Tab. 1). Neste lago, não houveram diferenças significativas entre as classes 7, 9 e 11mm na contribuição de copépodos calanóides (ANOVA:  $F = 1,329$ , g.l. 2,21  $p = 0,286$ ), copépodos ciclopóides (ANOVA:  $F = 1,179$ , g.l. 2,21,  $p = 0,327$ ), cladóceros planctônicos (ANOVA:  $F =$



1,727, g.l. 2, 21,  $p = 0,202$ ), cladóceros bentônicos (ANOVA:  $F = 0,417$ , g.l. 2,21,  $p = 0,664$ ), e larvas de Caoboridae (ANOVA:  $F = 0,965$ , g.l. 2,21,  $p = 0,967$ ) (Fig. 10).

A comparação das proporções de biomassa dos itens alimentares dos engraulídeos entre o lago Camaleão e o lago do Rei, somente pôde ser realizada na classe de 15 mm de comprimento. Estas larvas foram capturadas principalmente no meio dos lagos. Não houveram diferenças significativas nesta classe, com relação à contribuição dos rotíferos (ANOVA:  $F = 0,556$ , g.l. 1,17,  $p = 0,466$ ), cladóceros planctônicos (ANOVA:  $F = 0,026$ , g.l. 1,17,  $p = 0,875$ ), cladóceros bentônicos (ANOVA:  $F = 0,361$ , g.l. 1,17,  $p = 0,556$ ), copépodos ciclopóidos (ANOVA:  $F = 0,360$ , g.l. 1,17,  $p = 0,556$ ) e zoea de camarão (ANOVA:  $F = 0,112$ , g.l. 1,17,  $p = 0,742$ ), entre os dois lagos (Fig. 11). Os protozoários foram um item alimentar exclusivo das larvas da classe 5 mm no lago Camaleão. Neste mesmo lago, os copépodos ciclopóidos, os cladóceros planctônicos e zoea de camarão juntos, representaram mais de 98% do peso dos alimentos na classe 25 mm sendo que, os copépodos ciclopóidos contribuíram individualmente com 48%. (Fig. 11).

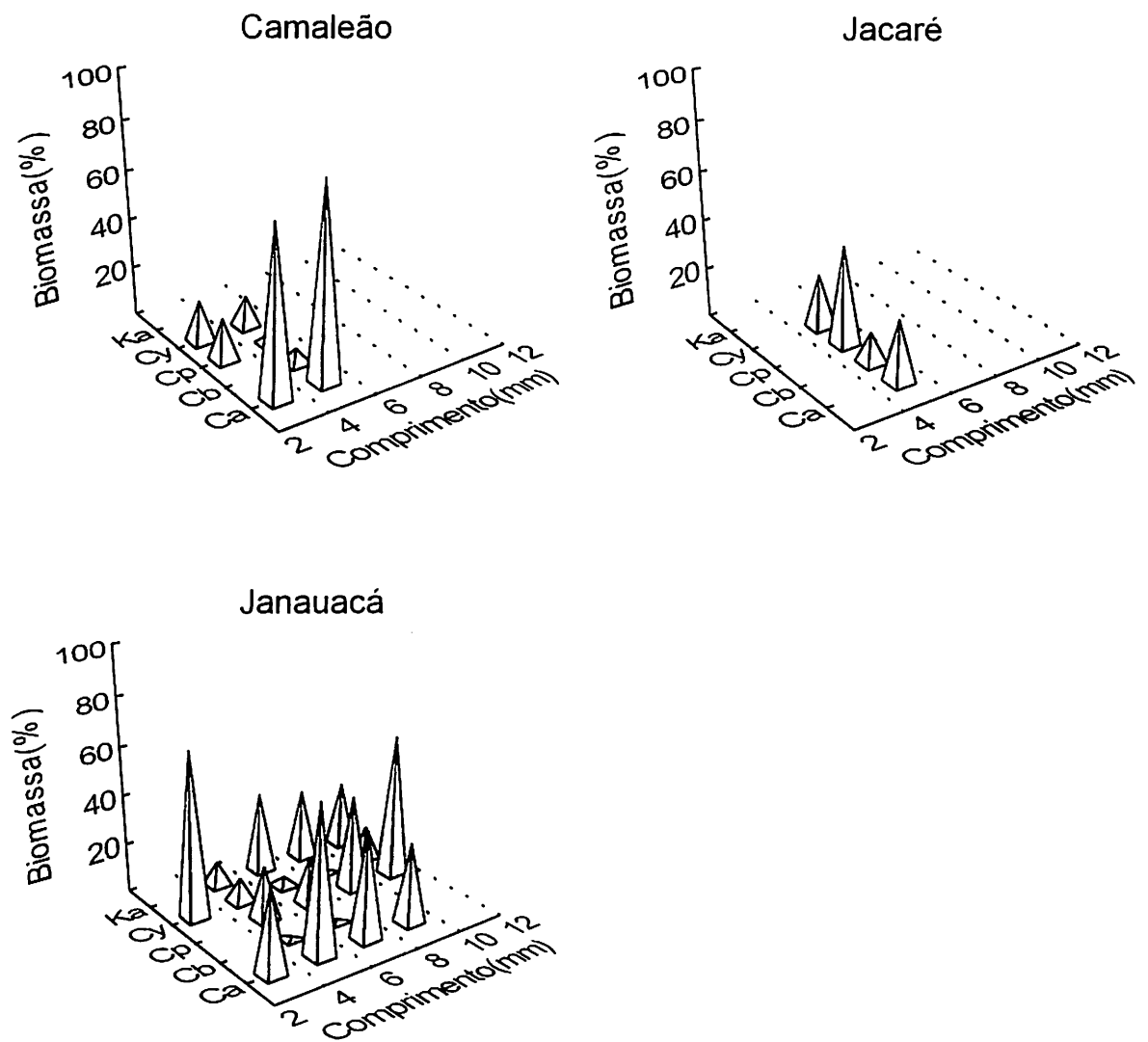


Figura 10. Proporção dos itens alimentares (%) em relação ao comprimento padrão (mm) das larvas de *Plagioscion* spp. em quatro lagos do rio Solimões/Amazonas. Ca - copépodos calanóides, Cb - cladóceros bentônicos, Cp - cladóceros planctônicos, Cy - copépodos ciclopóides, Li - larvas de insetos, Ou - outros alimentos.

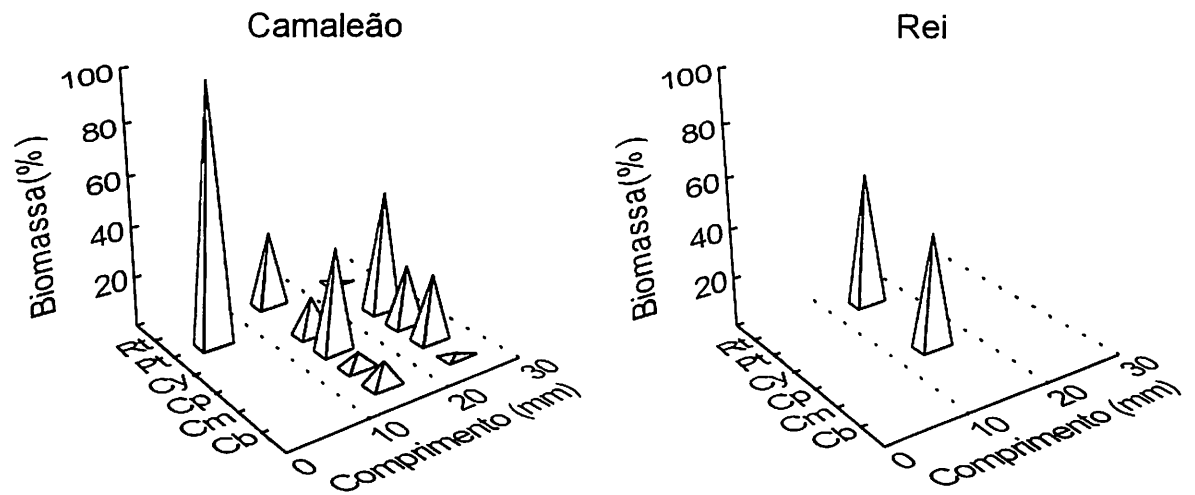


Figura 11. Proporção dos itens alimentares (%) em relação ao comprimento padrão (mm) de larvas de engraulídeos em dois lagos do rio Solimões/Amazonas. Cb - cladóceros bentônicos, Cp - cladóceros planctônicos, Cy - copépodos ciclopóides, Cm - Zoea de camarão, Pt - protozoários, Rt - rotíferos.

### 3. Tamanho da boca das larvas e o diâmetro/largura e tamanho das presas.

#### Limite Teórico de Ingestão e o diâmetro das presas

A largura ou o diâmetro das presas e o limite teórico de ingestão (LTI) aumentaram com o tamanho da larvas, mas em proporções diferentes. O aumento do limite de ingestão com o tamanho da larva foi maior do que o aumento no tamanho da presa consumida (Tab. 4; Figs.12-20). Em todas as espécies avaliadas, os diâmetros das presas raramente ultrapassaram este limite, exceto nas menores classes de tamanho. As espécies em que ocorreram presas com diâmetros superiores a este limite em ordem decrescente foram: *T. elongatus* (6% dos indivíduos, Fig. 15), *Plagioscion* spp (5% dos indivíduos, Fig. 19), engraulídeos (4% dos indivíduos, Fig. 20) *M. aureum* (3% dos indivíduos, Fig. 12), *S. insignis* (1% dos indivíduos, Fig.16), *H. littorale* (0,4 % dos indivíduos, Fig. 17) e *M. duriventre* (0,2% dos indivíduos, Fig. 13).

#### Tamanho das presas.

Na maioria das espécies o tamanho das presas ingeridas aumentou com o tamanho das larvas (Figs. 22-29). Em larvas de *M. duriventre*, *B. cephalus*, *S. insignis*, *T. elongatus*, *H. littorale*, *C. monoculus*, *Plagioscion* spp. e engraulídeos esta relação foi significativa ( $P < 0,05$ ). *M. aureum*, entretanto, consumiu presas de tamanho semelhante, à medida que as suas larvas aumentaram de tamanho (Fig. 21). Os alimentos mais longos foram consumidos pelas larvas de *B. erythropterum* (Fig. 23 ).

Tabela 4 – Resultados da análise de covariância do Limite Máximo Teórico de ingestão (LTI) e do diâmetro das presas, com o tamanho das larvas de peixes do rio Solimões/Amazonas. Partes (2 níveis): nível 1 = LTI e nível 2 = Diâmetro dos alimentos; F = estatística da análise de covariância; P = probabilidade de significância; QM = média quadrada do erro.

Espécie	Fontes	G.L	QM	F	P
<i>Mylossoma aureum</i>	Tamanho da larva	1	6,504	985,681	<0,001
	Partes	1	0,248	37,599	<0,001
	Interação	1	3,636	550,998	<0,001
	Resíduo	810	0,007		
<i>M. duriventre</i>	Tamanho da larva	1	2,259	492,188	<0,001
	Partes	1	0,067	14,560	<0,001
	Interação	1	1,692	368,750	<0,001
	Resíduo	357	0,005		
<i>Brycon cephalus</i>	Tamanho da larva	1	6,180	195,551	<0,001
	Partes	1	0,014	0,442	0,507
	Interação	1	0,811	25,642	<0,001
	Resíduo	120	3,793		
<i>Triportheus elongatus</i>	Tamanho da larva	1	1,086	223,066	<0,001
	Partes	1	0,025	5,220	0,025
	Interação	1	0,174	35,693	<0,001
	Resíduo	90	0,438		
<i>Semaprochilodus insignis</i>	Tamanho da larva	1	0,624	510,269	<0,001
	Partes	1	0,020	16,064	<0,001
	Interação	1	0,173	141,538	<0,001
	Resíduo	205	0,001		
<i>Hoplosternum littorale</i>	Tamanho da larva	1	3,881	398,367	<0,001
	Partes	1	0,086	8,825	0,003
	Interação	1	2,006	2205,944	<0,001
	Resíduo	214	0,010		
<i>Cichla monoculus</i>	Tamanho da larva	1	44,026	289,215	<0,001
	Partes	1	0,237	17,052	<0,001
	Interação	1	3,515	252,499	<0,001
	Resíduo	265	0,014		
<i>Plagioscion spp.</i>	Tamanho da larva	1	5,012	195,013	<0,001
	Partes	1	1,465	57,001	<0,001
	Interação	1	2,599	101,126	<0,001
	Resíduo	186	0,026		
Engraulídeos	Tamanho da larva	1	1,146	59,647	<0,001
	Partes	1	0,044	2,301	0,136
	Interação	1	0,377	19,606	<0,001
	Resíduo	49	0,019		

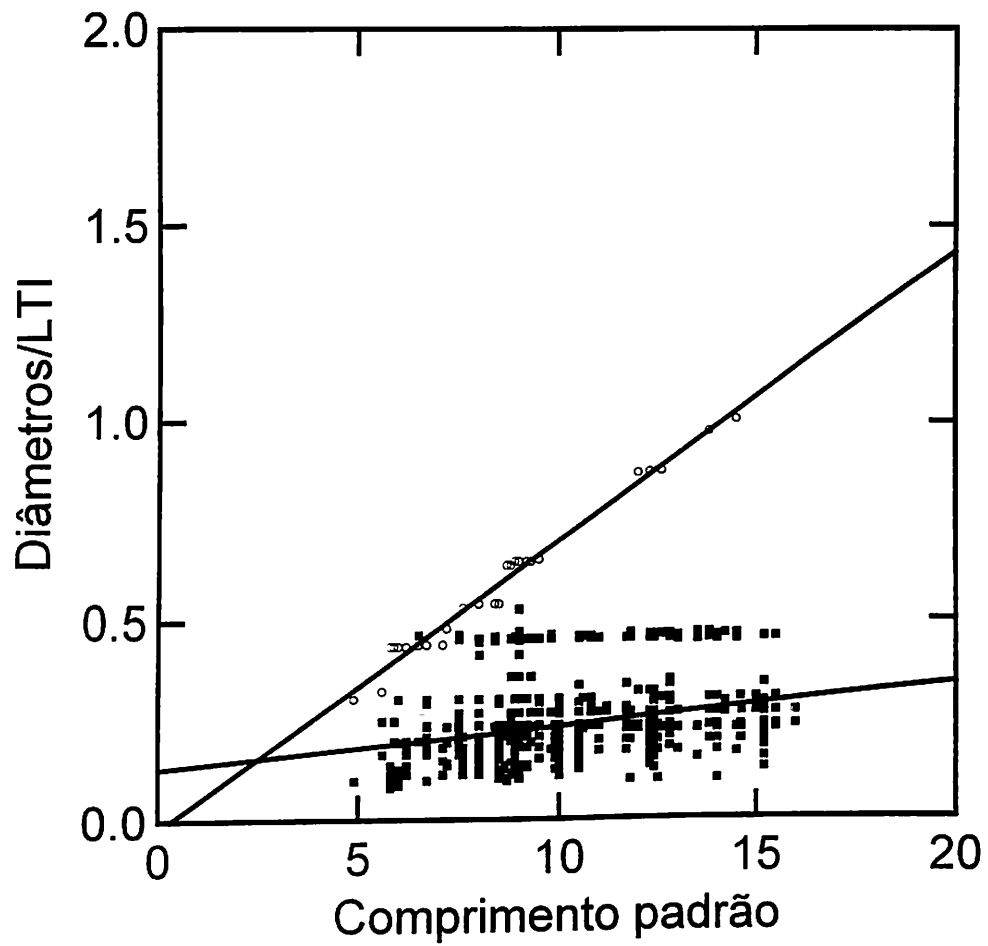


Figura 12. Relações entre o diâmetro/largura das presas (quadrados), e Limite Teórico de Ingestão (LTI) (círculos), com o comprimento padrão (mm) das larvas de *M. aureum*, ajustados por regressões lineares.

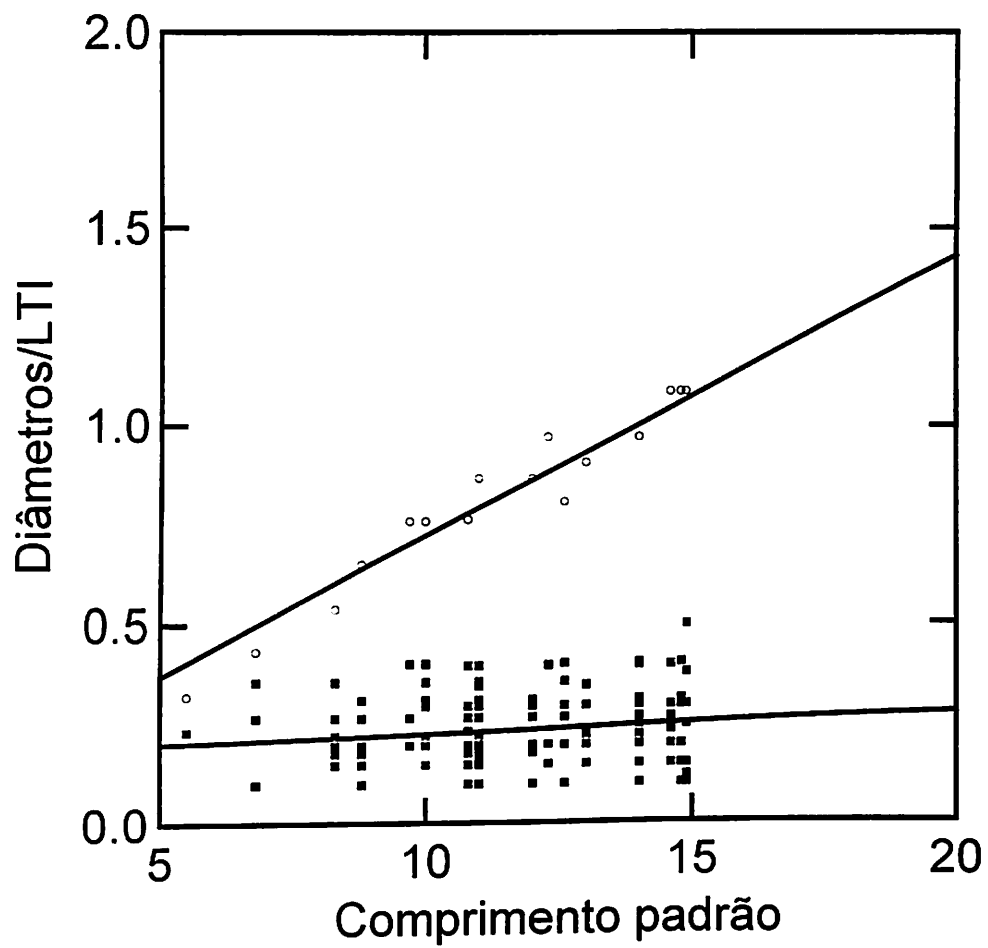


Figura 13. Relações entre o diâmetro/largura das presas (quadrados), e Limite Teórico de Ingestão (LTI) (círculos), com o comprimento padrão (mm) das larvas de *M. duriventris*, ajustados por regressões lineares.

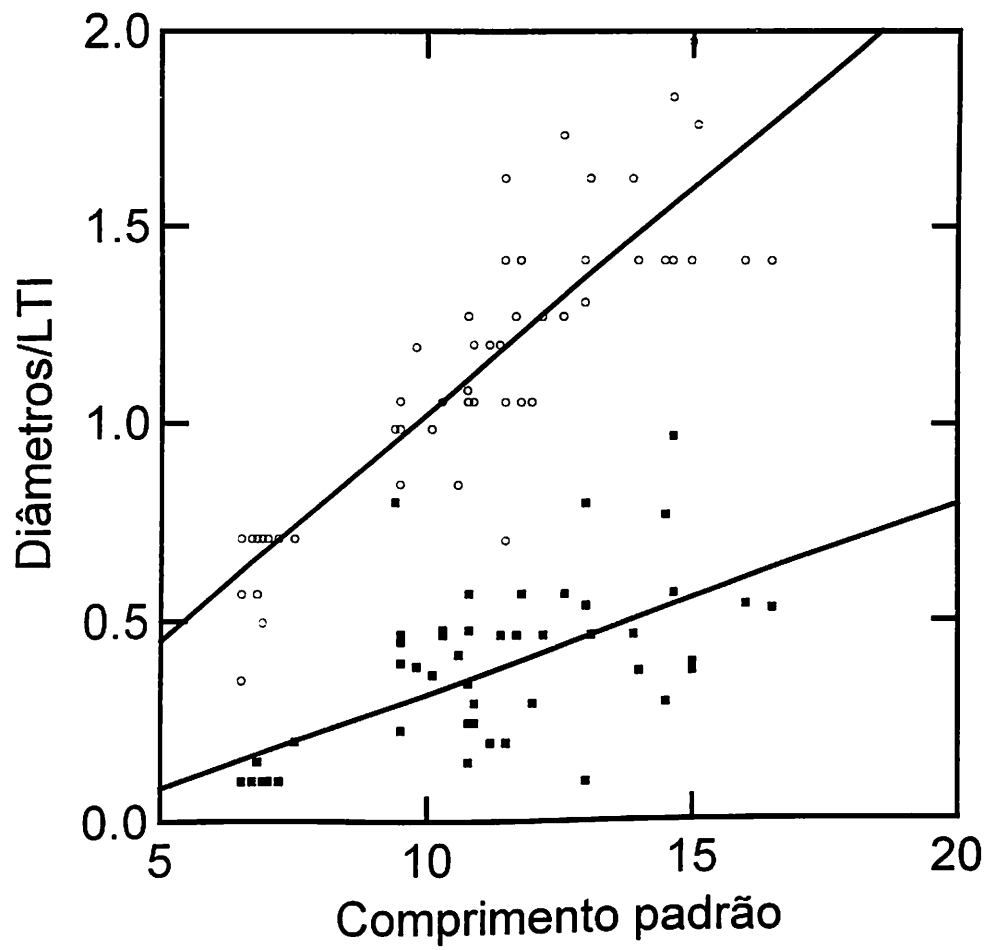


Figura 14. Relações entre o diâmetro/largura das presas (quadrados), e Limite Teórico de Ingestão (LTI) (círculos), com o comprimento padrão (mm) das larvas de *B. cephalus*, ajustados por regressões lineares.



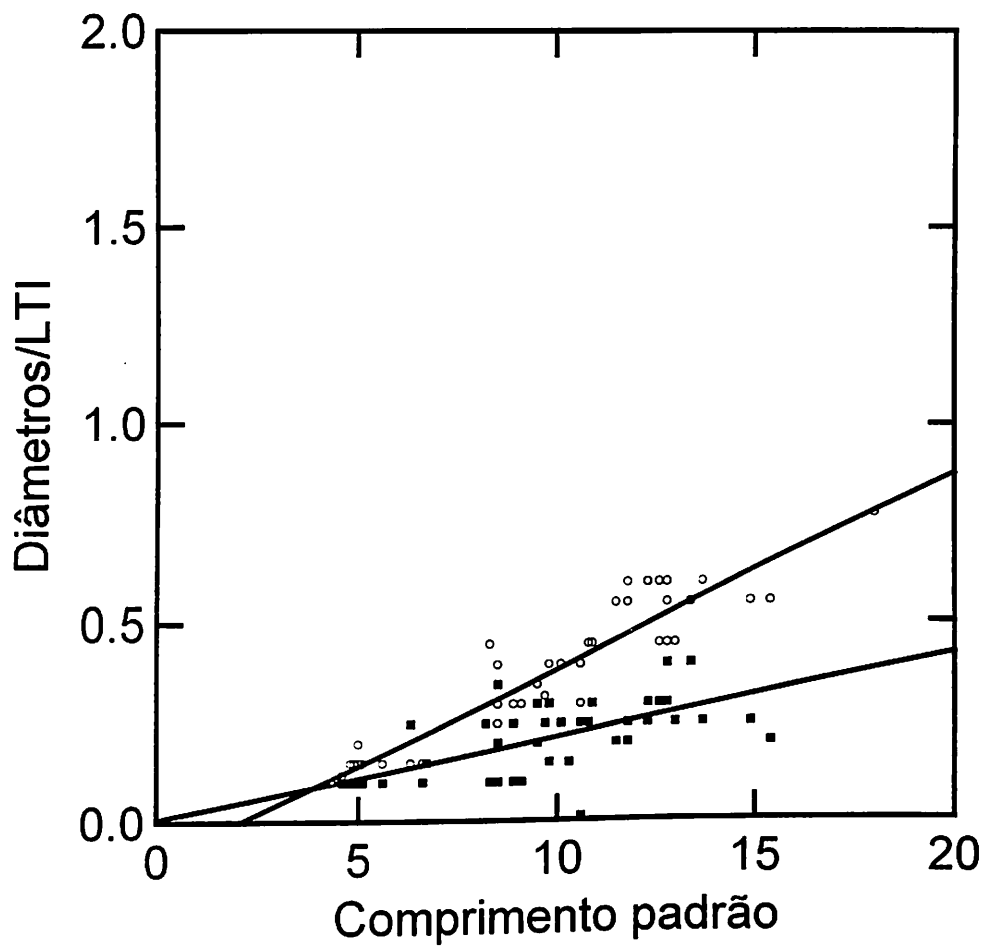


Figura 15. Relações entre o diâmetro/largura das presas (quadrados), e Limite Teórico de Ingestão (LTI) (círculos), com o comprimento padrão (mm) das larvas de *T. elongatus*, ajustados por regressões lineares.

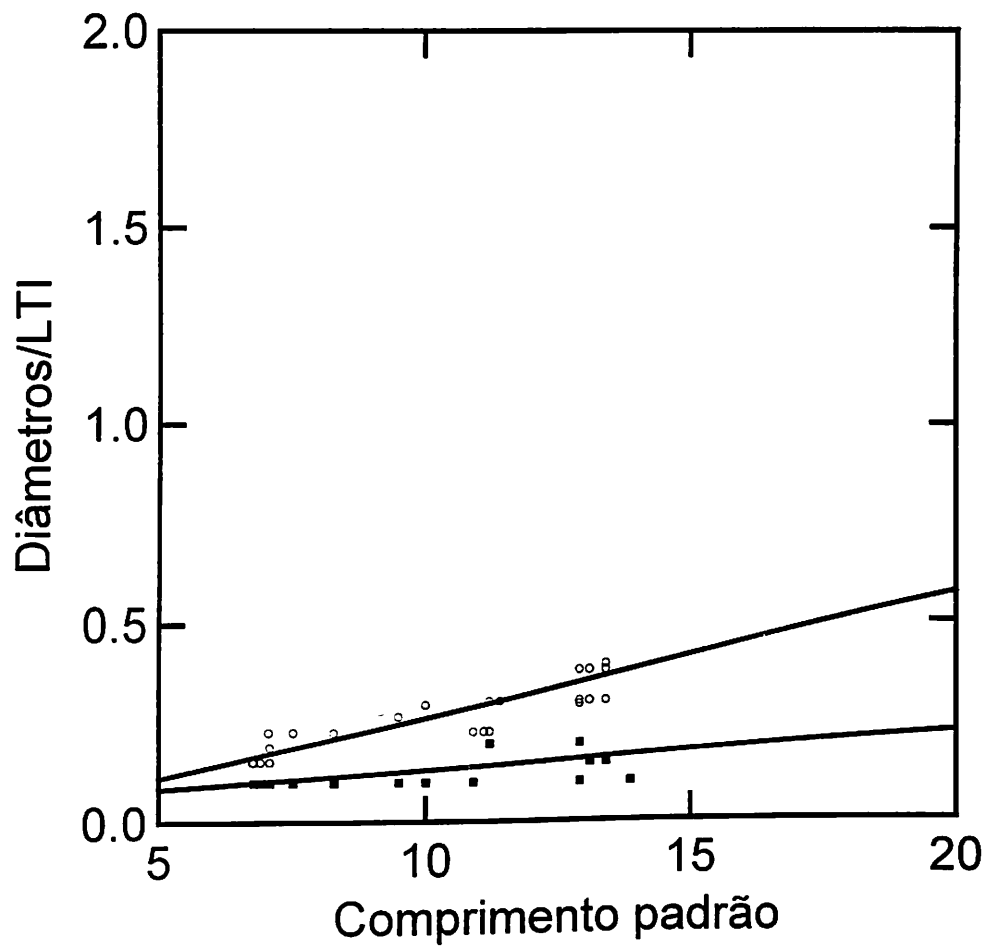


Figura 16. Relações entre o diâmetro/largura das presas (quadrados), e Limite Teórico de Ingestão (LTI) (círculos), com o comprimento padrão (mm) das larvas de *S. insignis*, ajustados por regressões lineares.

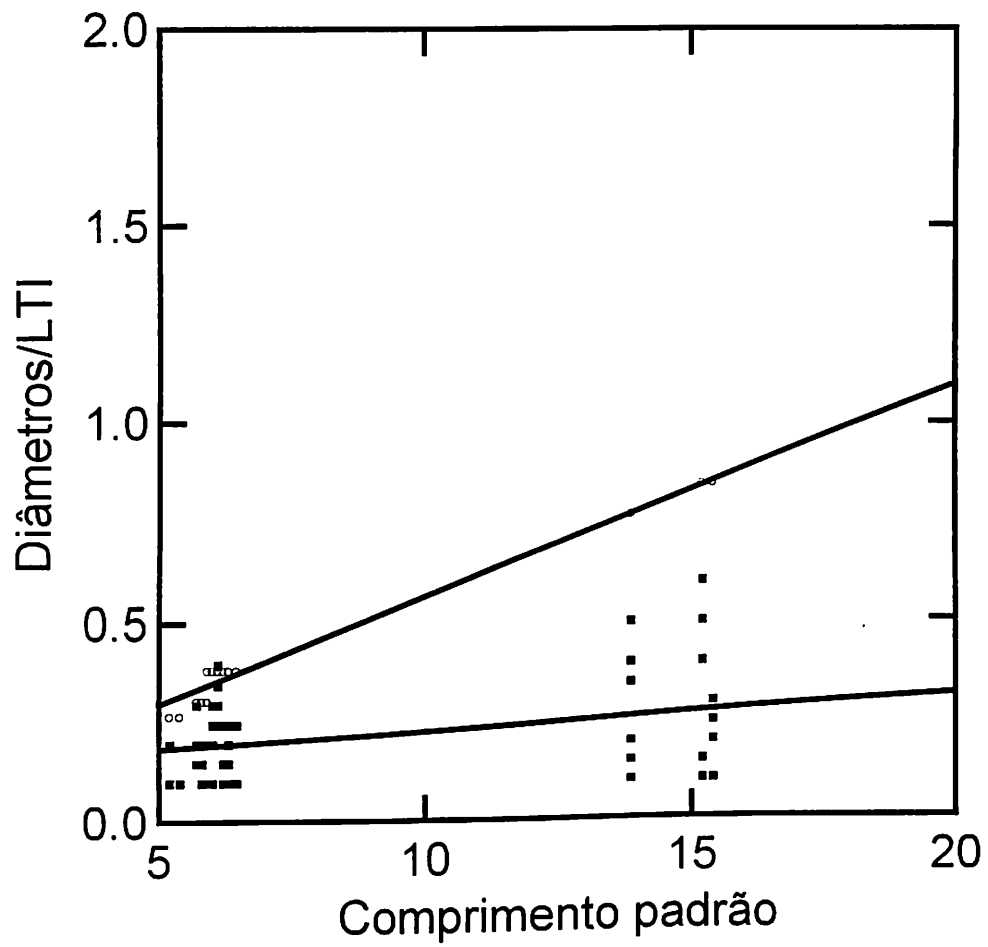


Figura 17. Relações entre o diâmetro/largura das presas (quadrados), e Limite Teórico de Ingestão (LTI) (círculos), com o comprimento padrão (mm) das larvas de *H. littorale*, ajustados por regressões lineares.

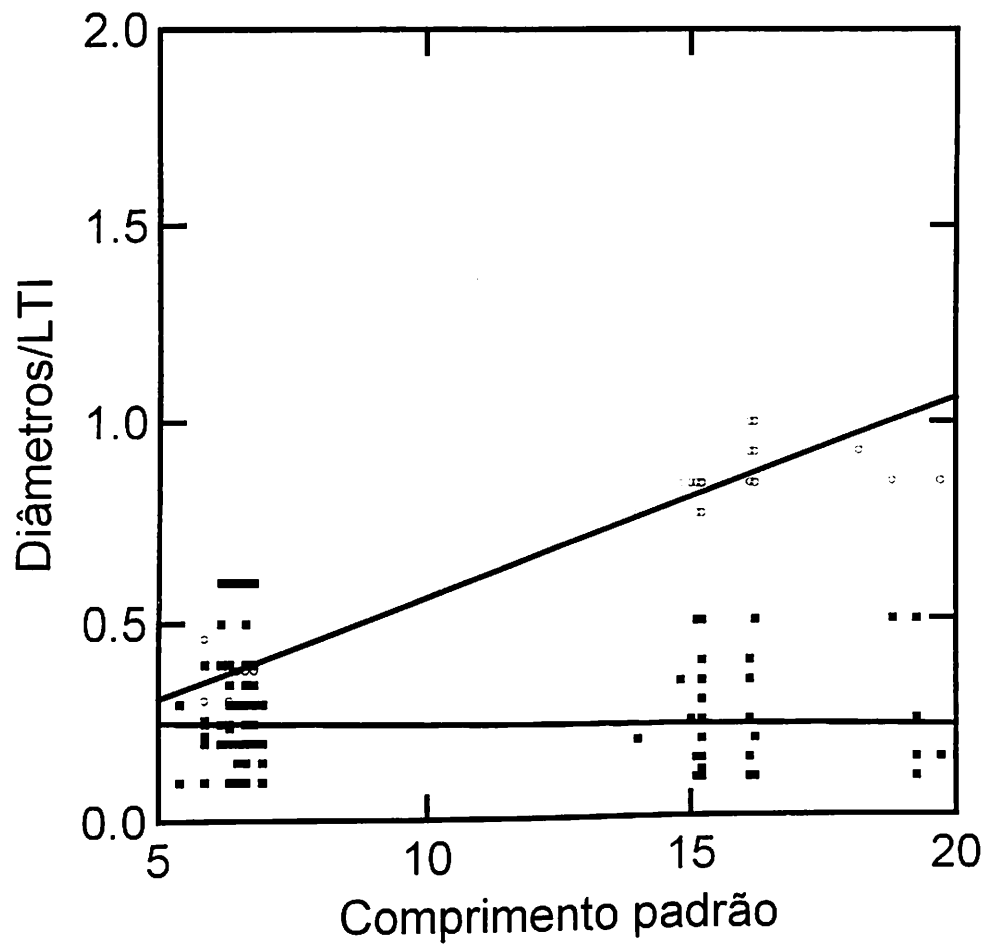


Figura 18. Relações entre o diâmetro/largura das presas (quadrados), e Limite Teórico de Ingestão (LTI) (círculos), com o comprimento padrão (mm) das larvas de *C. monoculus*, ajustados por regressões lineares.

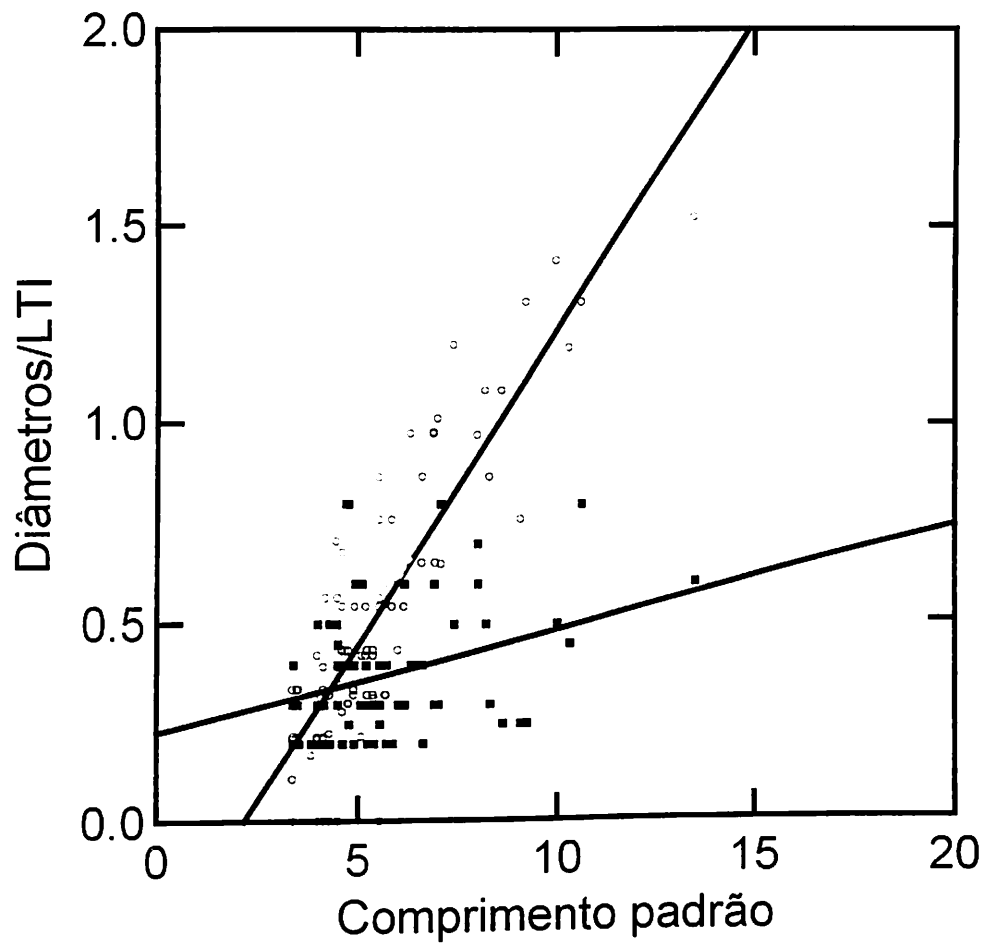


Figura 19. Relações entre o diâmetro/largura das presas (quadrados), e Limite Teórico de Ingestão (LTI) (círculos), com o comprimento padrão (mm) das larvas de *Plagioscion* spp., ajustados por regressões lineares.

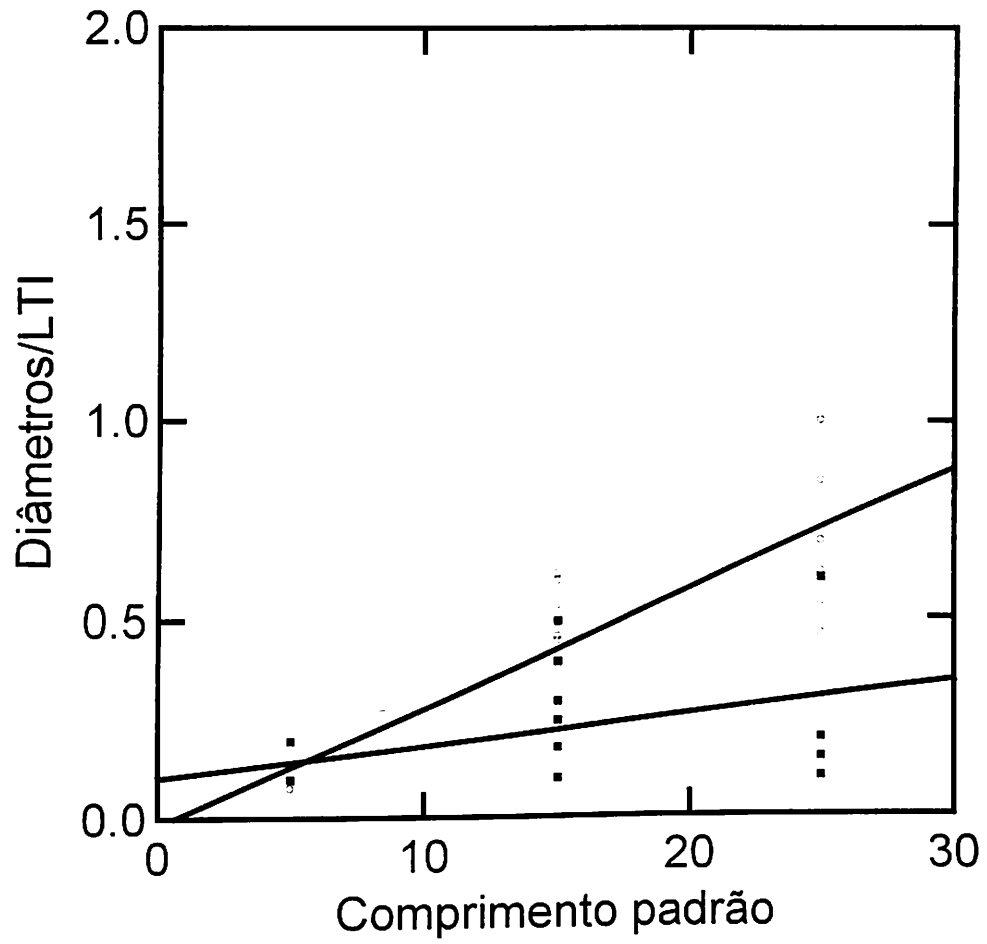


Figura 20. Relações entre o diâmetro/largura das presas (quadrados), e Limite Teórico de Ingestão (LTI) (círculos), com o comprimento padrão (mm) das larvas de engraulídeos, ajustados por regressões lineares.

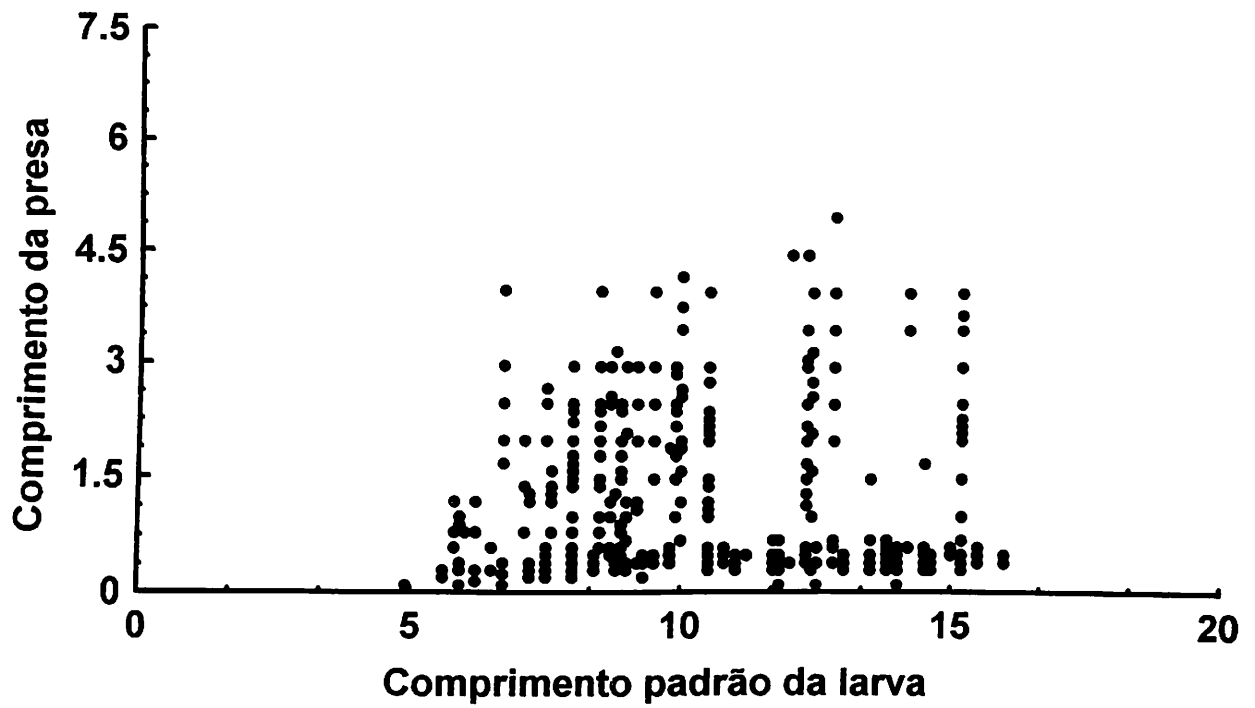


Figura 21. Comprimento (mm) das presas consumidas pelas larvas de *M. aureum*, de acordo com o comprimento padrão (mm). (N = 536; NS).

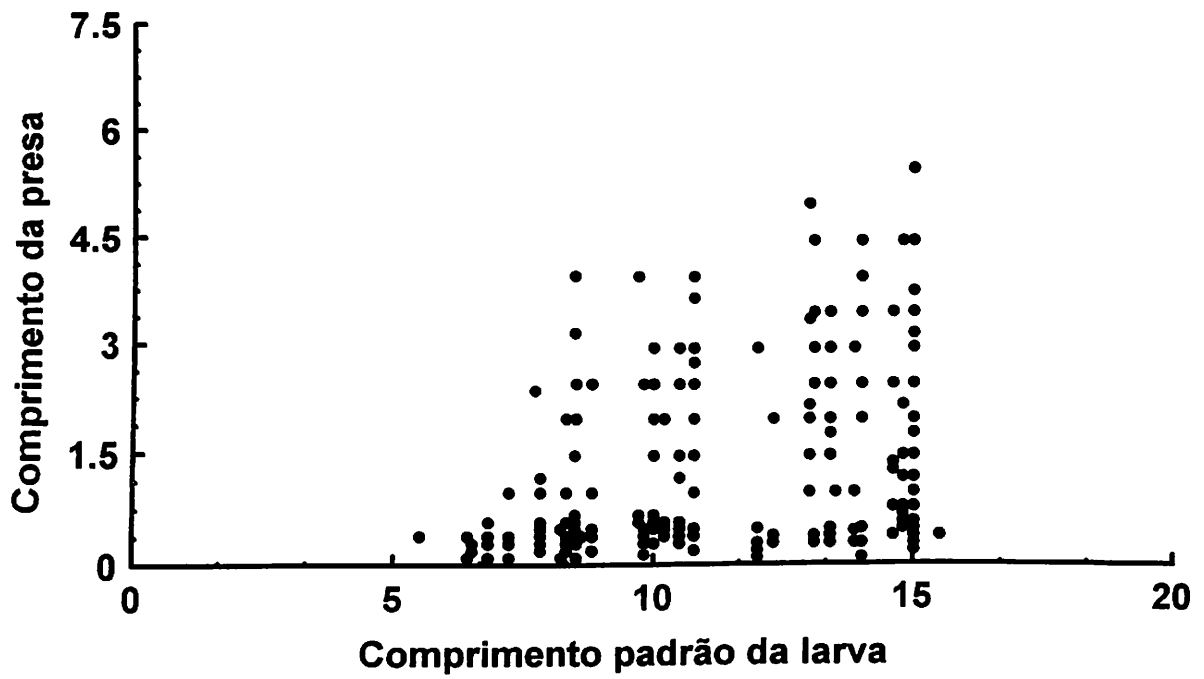


Figura 22. Comprimento (mm) das presas consumidas pelas larvas de *M. duriventre*, de acordo com o comprimento padrão (mm). ( $r = 0,27$ ;  $n = 580$ ;  $P < 0,0001$ ).



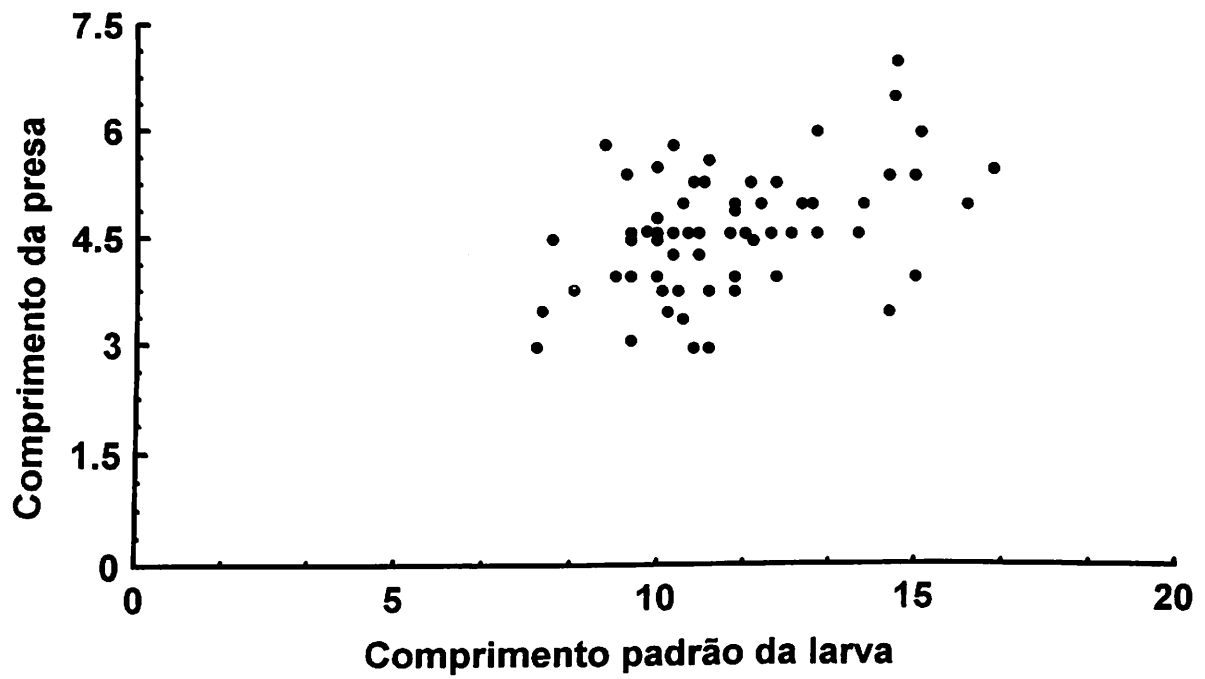


Figura 23. Comprimento das presas (mm) consumidas pelas larvas de *B. cephalus*, de acordo com o comprimento padrão (mm). ( $r = 0,42$ ;  $n = 140$ ;  $P < 0,001$ ).

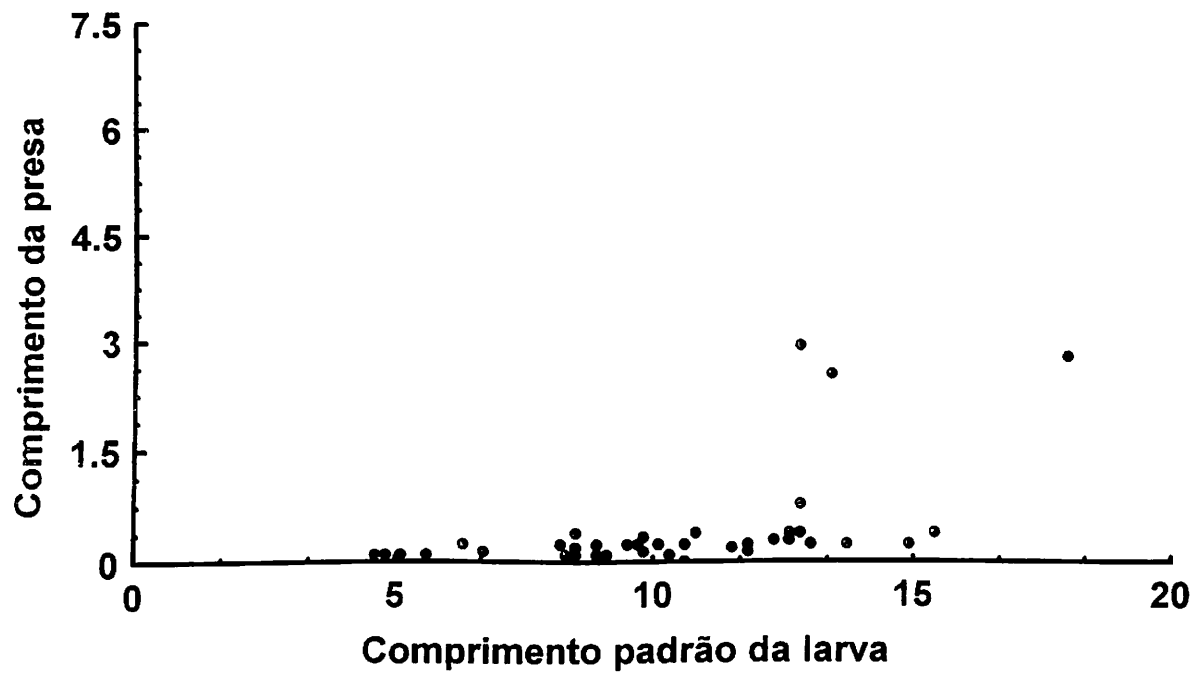


Figura 24. Comprimento das presas (mm), consumidas pelas larvas de *T. elongatus*, de acordo com o comprimento padrão (mm). ( $r = 0.50$ ;  $n = 48$ ;  $P < 0.01$ ).

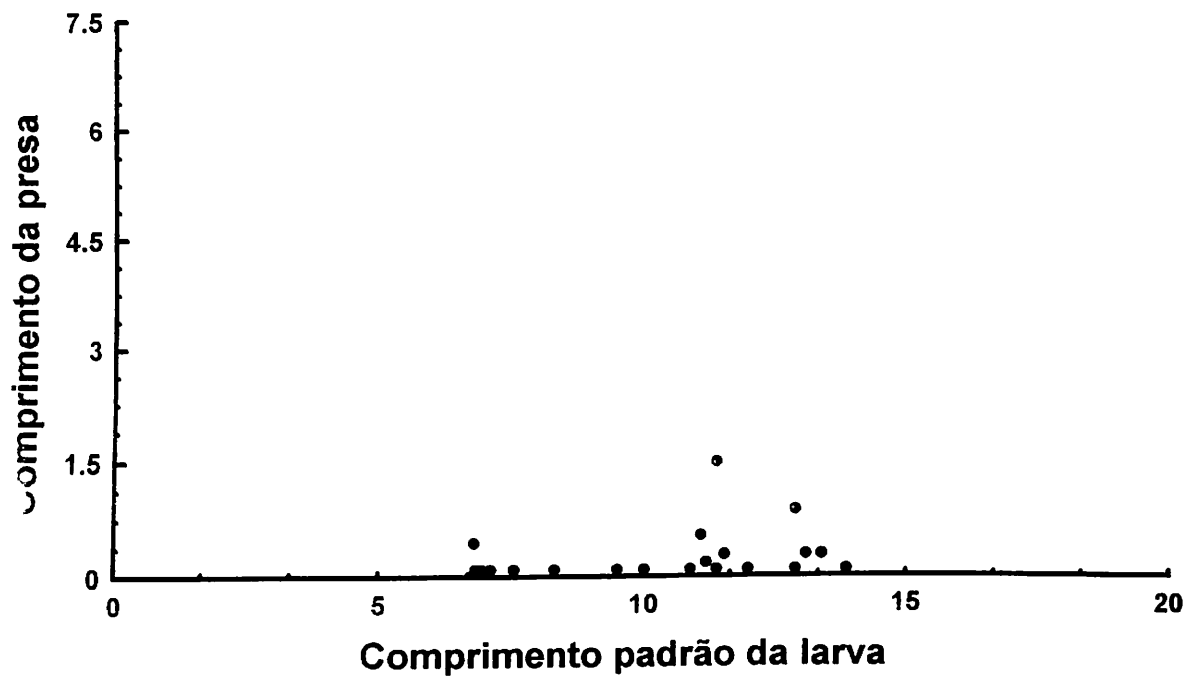


Figura 25. Comprimento das presas (mm), consumidas pelas larvas de *S. insignis*, de acordo com o comprimento padrão (mm). ( $r = 0.39$ ,  $N = 112$ ;  $P < 0.0001$ ).

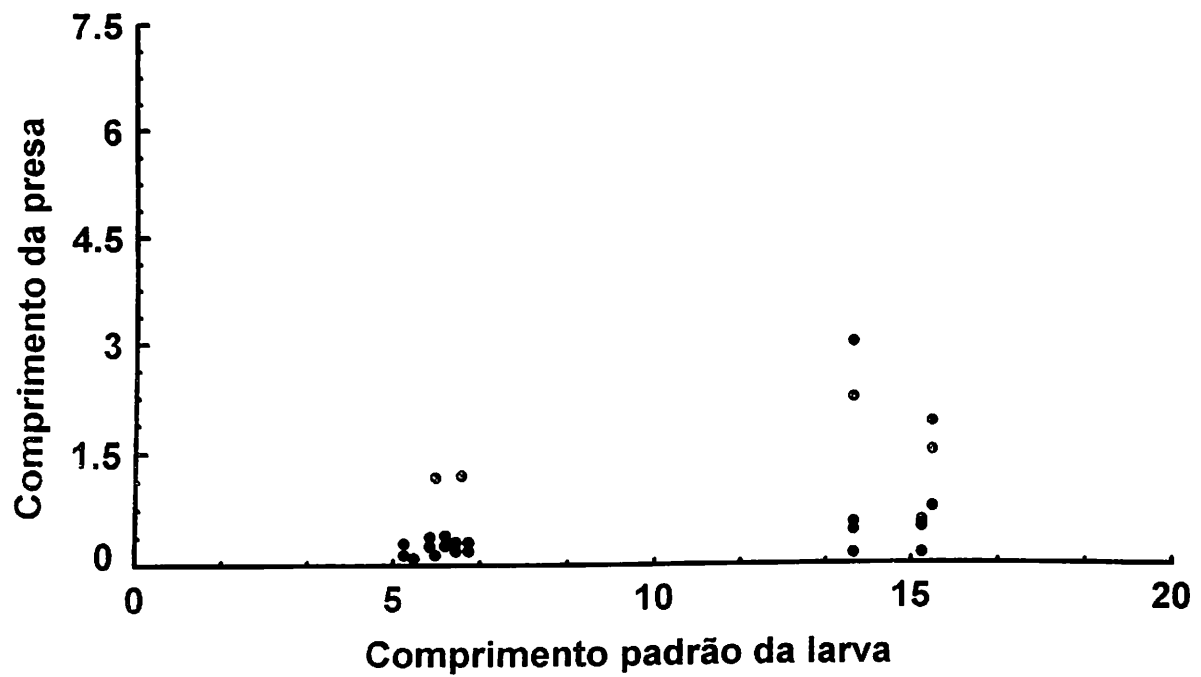


Figura 26. Comprimento das presas (mm) consumidas pelas larvas de *H. littorale*, de acordo com o comprimento padrão (mm). ( $r = 0.35$ ;  $N = 109$ ;  $P < 0.0001$ ).

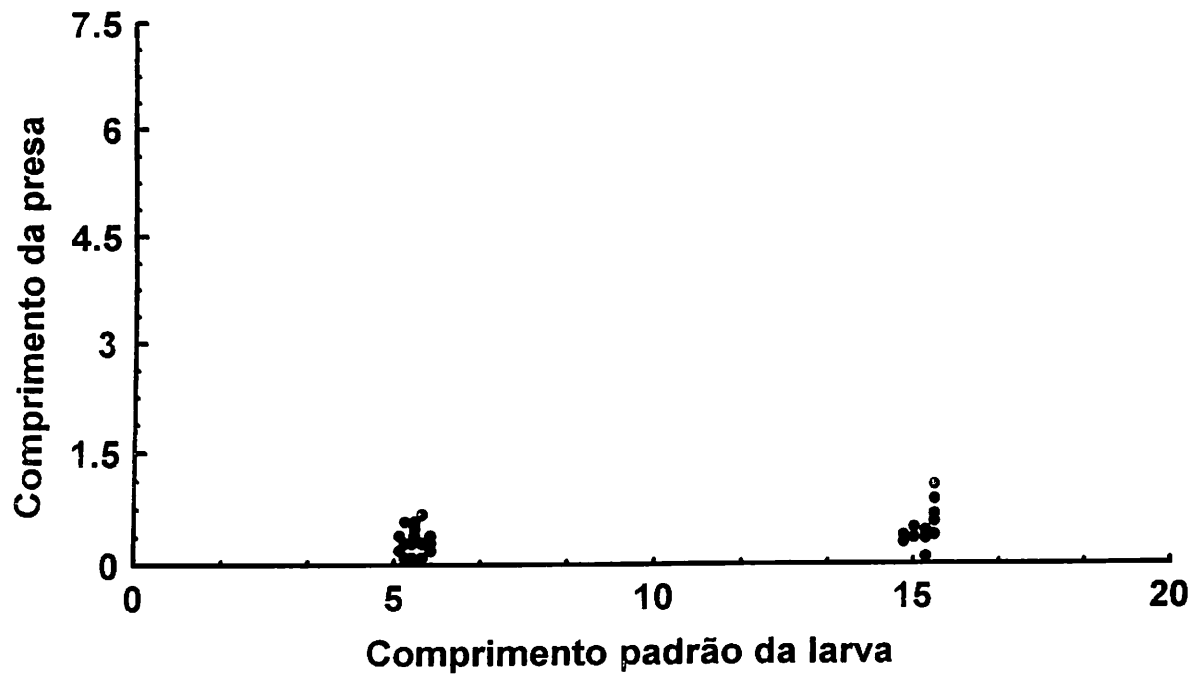


Figura 27. Comprimento das presas (mm), consumidas pelas larvas de *C. monoculus*, de acordo com o comprimento padrão (mm). ( $r = 0.19$ ;  $n = 334$ ;  $P < 0.001$ )



Figura 28. Comprimento das presas (mm), consumidas pelas larvas de *Plagioscion* spp., de acordo com o comprimento padrão (mm). ( $r = 0.33$ ;  $N = 70$ ;  $P < 0.001$ ).

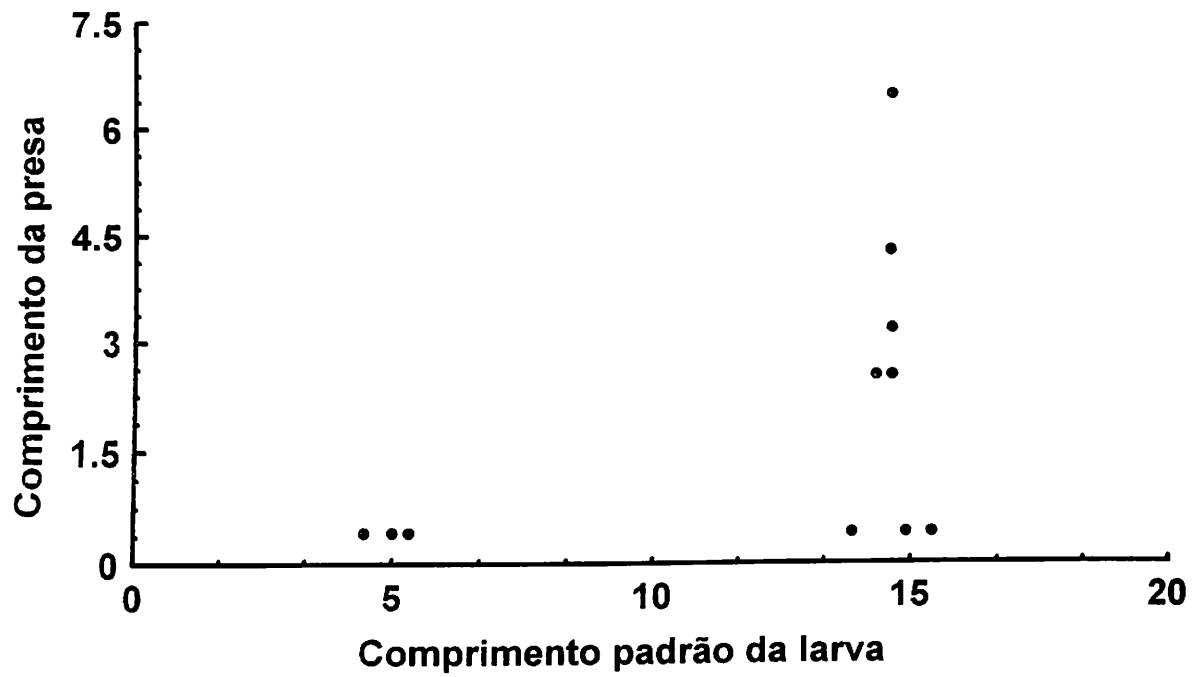


Figura 29. Comprimento das presas (mm), consumidas pelas larvas de engraulídeos, de acordo com o comprimento padrão (mm). ( $r = 0.57$ ;  $N = 16$ ;  $P < 0.05$ ).

## DISCUSSÃO

### Locais de alimentação

As macrófitas aquáticas foram o principal mesohabitat para a alimentação das larvas de peixes que desovam no início da enchente, na calha do rio Solimões/Amazonas. Elas formam um bom sítio para a alimentação de peixes (Schwassmann, 1978; Goulding, 1980; Junk & Robertson, 1997; Junk & Piedade, 1997). Segundo Junk (1973), os invertebrados mais abundantes nas macrófitas são os copépodos, os ostrácodos, os cladóceros e as larvas de dípteros. Estes microinvertebrados alcançam, muitas vezes, densidades superiores a 100.000 ind./m<sup>2</sup> nos bancos de *Paspalum repens*. Neste capim, foi capturada a maioria das larvas de peixes, principalmente quando ele apresentava-se senescente. Entretanto, a abundância das larvas de peixes do rio Solimões/Amazonas nas macrófitas aquáticas, e o fato delas estarem alimentando-se principalmente naquele mesohabitat, pode não ter sido consequência somente da disponibilidade de alimentos.

No meio do lago por exemplo, a abundância de zooplâncton pode alcançar 500 ind.l<sup>-1</sup> (Carvalho, 1981; Fisher *et al.*, 1983; Robertson & Hardy, 1984), o que é aproximadamente igual ou superior àquela registrada nas macrófitas por Junk (1973). Ainda assim, apenas as larvas de *M. aureum* e *T. elongatus* estavam alimentando-se neste mesohabitat e próximo das macrófitas e, no caso da primeira espécie, com baixa frequência. O comportamento de *T. elongatus* pode estar ligado à presença de suas presas principais nestes mesohabitats. *T. elongatus* alimentou-se de cladóceros, que são muito abundantes nas áreas abertas dos lagos (Robertson & Hardy, 1984; Hardy, 1992). As larvas de *C. monoculus*, que não se reproduzem no canal do rio,



alimentaram-se exclusivamente no meio dos lagos e próximo às macrófitas, como também fizeram as larvas que ocorreram principalmente nos períodos de vazante e seca.

As larvas de peixes, especialmente os caraciformes e ciclídeos, são predadoras que dependem da visão para identificar e atacar as suas presas. Assim, a transparência da água, que modula a penetração da luz, é um fator importante para a eficiência da predação. Em ambos ambientes lânticos, a penetração da luz na coluna d'água excede a 100 cm (Hardy, 1992; Furch & Junk, 1997). Assim, é pouco provável que a diferença na frequência de alimentação das larvas entre estes mesohabitats, esteja associada a este fator. Se por um lado, a transparência da água aumenta a visibilidade das presas, ela também expõe as larvas aos seus predadores. É possível que a presença e a atividade das larvas nas macrófitas seja efeito conjunto de disponibilidade de alimentos e proteção. De acordo com Junk *et al.* (1983), os peixes jovens colonizam as áreas de macrófitas aquáticas, normalmente com baixa concentração de oxigênio, para fugir dos predadores. Estes, além de terem maiores dificuldades para conseguir as presas entre as macrófitas, geralmente não toleram ambientes hipóxicos.

Outro aspecto importante, e que deve contribuir para que as larvas de peixes do rio Solimões/Amazonas elejam as macrófitas aquáticas, é que, à medida que as águas do rio, que transportam as larvas, vão penetrando nas áreas de inundação, elas passam pelas macrófitas, que formam o limite mais externo da planície, possibilitando abrigo e alimento ao mesmo tempo.

Mesmo que nas áreas abertas dos demais mesohabitats lânticos haja boa oferta de alimento, a pressão de predação aumenta sobre as larvas. As larvas de *C.*

*monoculus* exploram o meio dos lagos e as margens das macrófitas, onde o seu alimento é abundante, porque contam com o cuidado parental; inversamente, o cuidado é prejudicado nas macrófitas, o que poderia explicar a sua ausência neste mesohabitat. Os engraulídeos e os sciaenídeos não foram abundantes nas macrófitas pela redução deste mesohabitat na seca, época em que suas larvas foram capturadas com maior frequência.

Ao contrário do que ocorreu nas macrófitas aquáticas e nos outros ambientes lênticos, não foram capturadas larvas de peixes na floresta inundável, embora este mesohabitat seja muito explorado por peixes jovens e adultos de muitas espécies do rio Madeira (Goulding, 1980). Mesmo larvas de Cichlidae, provenientes dos ninhos construídos em troncos de árvores e demais substratos na floresta, não foram encontradas neste mesohabitat, sugerindo densidades muito baixas.

A pouca utilização da floresta inundável pelas larvas das demais espécies, poderia ser explicada pela sua formação tardia, em relação ao principal período de reprodução dos peixes no rio Solimões/Amazonas. Entretanto, a baixa captura de larvas, inclusive daquelas espécies que possuem períodos mais longos de reprodução (Araujo-Lima & Oliveira, 1998), sugere algum tipo de rejeição das larvas ao ambiente de floresta inundada. Uma possível explicação para esta distribuição, seria a ausência de alimentos adequados, talvez devido à baixa produção de algas e conseqüentemente do zooplâncton, neste mesohabitat.

Os ambientes lóticos do rio Solimões/Amazonas são turbulentos e tem uma zona eufótica limitada aos primeiros centímetros da coluna d'água (Furk & Junk, 1997). Mesmo considerando-se que a natação das larvas é prejudicada em condições turbulentas (Brown, 1986; Blaxter, 1986; Couglin *et al.*, 1992), larvas de várias

espécies foram capazes de alimentar-se ali. Contudo, apresentaram baixa frequência de alimentação.

A permanência das larvas em estágios mais adiantados sob tais condições, parece indicar a abundância de suas presas também nesses habitats. Neste trabalho, as larvas de *Brycon* apresentaram os maiores indivíduos nos ambientes lóticos. Isto concorda com Araujo-Lima & Oliveira (1998), pois estes autores destacaram as larvas de *Brycon* como um dos poucos caracíformes, que atingem o estágio de pós-flexão no canal do rio. Obviamente, se elas sobreviveram até este estágio neste mesohabitat, é porque estavam alimentando-se. No mesmo trabalho, os autores observaram que 99% das larvas de caracíformes capturadas no canal do rio eram pequenas e pouco desenvolvidas. Isto sugere que a maioria dos caracíformes não atinge o estágio de pós-flexão no rio e cresce melhor quando alimenta-se em outros mesohabitats.

Parece que a capacidade das larvas de crescerem em ambientes lóticos, depende muito mais do seu desempenho na captura das presas ali disponíveis do que do seu tamanho inicial. As larvas de Sciaenidae, mesmo pequenas, apresentaram bom desempenho alimentar quando foram capturadas no canal do rio, com mais de 50% delas alimentando-se. No caso de *Brycon*, as presas do canal do rio foram as larvas de outros peixes e, no caso de *Plagioscion* spp., foram os copépodos calanóides. Nos demais ambientes, raramente foi constatado larvas de outras espécies comendo estes dois tipos de presas, daí presume-se que elas tenham dificuldades em capturá-las talvez por serem presas grandes ou ágeis. Um outro aspecto importante, que sustenta a hipótese do desempenho alimentar, é que tanto as

larvas de *Brycon* como as de *Plagioscion* spp. apresentaram excelente desempenho alimentar nos outros mesohabitats onde ocorreram.

### **Composição da dieta**

A contribuição relativa dos alimentos por classe de tamanho dependeu dos lagos na maioria das espécies. Isto indica que a dieta de cada espécie deve ser analisada por lago e que as generalizações são relativamente limitadas. Estas variações entre lagos podem estar relacionadas ao ciclo hidrológico como sugeriu Bayley (1988), e/ou às características limnéticas dos lagos.

Mudanças na dieta de peixes tropicais são geralmente causadas por sazonalidade na oferta de alimento (Almeida, 1980; Goulding, 1980; Carvalho, 1981; Angermeier, 1982; Santos, 1982; Boujard *et al.*, 1990). Se há oferta temporal diferenciada de alimentos nos ambientes tropicais em um mesmo sítio estudado, a oscilação da contribuição dos alimentos na dieta das larvas entre os lagos não causa surpresa. Fatores ambientais cíclicos e de curta e média duração, como distribuição do zooplâncton na coluna d'água durante o dia (Fisher *et al.* 1983) ou também os ciclos hidrológicos (Rabelo, 1999), podem influenciar na disponibilidade de presas. Entretanto, não se descarta a possibilidade das larvas de peixes apresentarem mudanças na dieta em função da plasticidade dietária ou seleção ativa de alimentos (Mérigoux & Ponton, 1998).

Embora as larvas apresentem dieta diferenciada por lagos, qualitativamente a sua composição foi mantida. As diferenças provavelmente refletiram variações ocorridas na oferta das presas nos lagos. A alimentação das larvas de *M. aureum* e *M.*

*duriventre* ilustra esta situação; nas duas espécies, os quironomídeos se destacaram no lago Arapemã, enquanto que no lago do Rei, predominaram os copépodos ciclopóidos. Nos demais lagos, os quironomídeos sempre foram muito importantes para as maiores larvas nos primeiros estágios de alimentação das duas espécies.

Situações como estas, sugerem que as larvas também apresentam uma plasticidade na dieta, pois podem aproveitar-se da oferta ocasional (Goulding, 1980; Lowe-McConnell, 1987), mas, ao que parece, este comportamento acontece somente se as presas disponíveis encaixarem-se no espectro alimentar de cada espécie.

Existem poucas informações sobre a dieta de larvas de peixes neotropicais. Os dados mais abrangentes, neste contexto, são baseados na dieta de 66 espécies estudadas por Mérigoux & Ponton (1998). Estes autores afirmaram que, independente do grupo taxonômico, a maioria das larvas de peixes alimentou-se principalmente de micro-crustáceos e larvas de insetos. Entretanto, essa informação não foi baseada em diferentes fases larvais, e os micro-crustáceos também não foram divididos em ordens. Se no presente trabalho não houvéssimos separado as larvas em diferentes classes de comprimento e suas presas em ordens e/ou sub-ordens, certamente as nossas conclusões sobre a sua dieta seriam semelhantes às de Mérigoux & Ponton (1998).

Uma forma de resumir as mudanças ontogenéticas na dieta para obter uma visão sintética desta, consiste em reduzir as informações originais em um número menor de fatores. Cervellini *et al.* (1993), estudando a dieta de larvas de duas espécies de peixes de áreas alagáveis sub-tropicais, sintetizaram seus resultados usando métodos multivariados e observaram mudanças progressivas na qualidade e na quantidade das presas por elas utilizadas, detectando correlações positivas entre o

tamanho da presa e o tamanho dos peixes, além de observarem sobreposição na dieta de juvenis das duas espécies por eles estudadas. No presente trabalho, diferente de Cervellini e seus colaboradores, os resultados foram reduzidos classificando a dieta em três estágios de desenvolvimento do trato digestivo das larvas (Dabrowski, 1984): estágio inicial de alimentação; estágio intermediário; e estágio final. Devido às características do desenvolvimento larval de cada espécie, os mesmos estágios de alimentação não foram representados por larvas do mesmo tamanho. A única espécie em que não foi possível fazer a divisão, utilizando-se estes parâmetros, foi *L. pardalis* pelo fato de suas larvas terem um trato intestinal enovelado desde o início. Por isso, os seus estágios de alimentação foram divididos por classe de comprimento.

As larvas de peixes do rio Solimões/Amazonas apresentaram a primeira alimentação exógena diversificada, mas comeram especialmente rotíferos, copépodos e cladóceros, exceto *L. pardalis* que era detritívoro-algívora e os engraulídeos que predaram protozoários (Tab. 5).

A sistemática filogenética tem sido normalmente utilizada para interpretar dados ecológicos em um contexto evolutivo (Westneat, 1995). Neste sentido, os nossos resultados sugerem um efeito filogenético na dieta inicial quando comparamos nossos dados com outros autores.

O *Hoplosternum thoracatum* estudado por Mol (1995), apresentou dieta inicial semelhante à das larvas de *H. littorale* neste estudo. O mesmo ocorreu com os Loricariidae (Machado-Allinson, 1987), com os Prochilodontidae (Cavicchioli & Lohardt, 1993), e com os Serrasalminidae (Fregadolli, 1993; Araujo-Lima & Goulding, 1994). Pertencendo a um mesmo grupo taxonômico, as espécies teriam morfologia e

maiores afinidades para explorar mesohabitats semelhantes, e assim tenderiam a consumir os mesmos itens.

O tamanho da boca é uma destas características morfológicas e como as larvas são predadoras e selecionam suas presas principalmente pela capacidade de capturá-las e ingerí-las (Lazzaro, 1987; Mergulies, 1989), deve causar uma semelhança na dieta.

A maioria das espécies estudadas iniciou sua alimentação exógena ingerindo alimentos com diâmetro médio igual a sua capacidade máxima de ingestão. A exceção foi *B. cephalus* e *L. pardalis*, cujo primeiro tipo de alimento foram os rotíferos e detritos respectivamente, e que eram pequenos em relação ao Limite Teórico de Ingestão (LTI). Assim o limite de ingestão teórica, que é função do tamanho da boca, parece ser um dos principais fatores que determinou o alimento inicial das larvas.

Na fase intermediária de alimentação, nenhuma das espécies que comeram principalmente rotíferos na primeira alimentação exógena, mantiveram altas proporções deste alimento (Tabela 5). De uma forma geral todas espécies, exceto as detritívoras, alteraram sua dieta para partículas maiores. Isto, em parte, foi possível porque o tamanho da boca aumentou mais do que o tamanho do alimento proporcionalmente ao tamanho da larva.

Mudanças ontogenéticas na dieta ocorrem normalmente em larvas de peixes (Jenkins, 1987; Cervellini *et al.*, 1993; Mérigoux & Ponton, 1998). A substituição pelas larvas, de alimentos menores por alimentos maiores à medida que crescem, está ligada ao ganho energético (Lazaro, 1987; Sutela & Huusko, 1994). Neste contexto, parece haver uma diferença entre larvas de peixes marinhos e de peixes de águas continentais. Larvas de espécies de água doce de ambientes tropicais e temperados,

além de mudarem o tamanho da presa, apresentam mudanças nas suas principais categorias de alimento durante este período (Cervellini *et al.*, 1993; Horeau *et al.*, 1996; Araujo-Lima & Goulding, 1997; Mérigoux & Ponton, 1998). Já as larvas de peixes marinhos tendem a consumir presas de uma mesma categoria ao longo do período larval (Tabela 6), alimentando-se sobre diferentes estágios de desenvolvimento das mesmas (Blaxter, 1963; Mendiola, 1974; Arthur, 1976; Yin *et al.*, 1986; Dutton, 1992).

O aumento do diâmetro bucal das larvas influenciou na ingestão de presas mais robustas na fase intermediária de alimentação exógena. Entretanto, o aspecto mais importante ocorrido à partir da fase intermediária de alimentação foi a ingestão de presas mais longas do que largas, denotando um incremento na capacidade de manejo das suas presas. Isto foi observado mais efetivamente em *B. cephalus*, *M. aureum*, *M. duriventre* e *Plagioscion* spp. Estas espécies incluíram larvas de peixes ou de insetos na sua dieta.

O comportamento de ingestão de alimentos finos e longos à partir da fase larval intermediária, adotado pelas larvas do rio Solimões/Amazonas, embora não seja bem documentado, parece não ser exclusivo, pelo menos em jovens de espécies de peixes neotropicais. A maioria das larvas estudadas por Merigoux & Ponton (1998), também apresentou um incremento no consumo de larvas de insetos com o aumento de tamanho, assim como foi observado em uma das espécies estudadas por Cervellini *et al.* (1993).

O comportamento das duas espécies detritívoras (*S. insignis* e *L. pardalis*), demonstra a precocidade na definição da sua dieta. Entretanto, o fato de serem igualmente detritívoras, não implica necessariamente que utilizem energia de uma



mesma fonte. Os detritos ingeridos por essas duas espécies parecem ter origens diferentes, como sugerem os teores médios de matéria orgânica.

A piscivoria observada nas larvas de *B. cephalus* não se mantém nas fases subsequentes. Esta espécie passa a ser onívora e come alimentos encontrados à deriva (Goulding, 1980). A piscivoria é rara em peixes nas fases iniciais de desenvolvimento, mas esta prática também foi observada em larvas de *Scomber scombrus*, inclusive com casos de canibalismo (Hilgruber, 1997), e também nas larvas de *Scomberomorus niphonius* (Shoji *et al.*, 1997).

Em ambientes tropicais, a piscivoria já foi observada em juvenis de espécies que alimentam-se de peixes na fase adulta (Knöppel, 1970; Angermeier & Karr, 1983; Winemiller, 1989).

De acordo com Gerking (1994), os rotíferos e os cladóceros são mais importantes na dieta das larvas de peixes de água doce do que os copépodos. A dieta das larvas de 10 espécies da bacia amazônica não suporta esta hipótese. Três delas tinham copépodos como o principal alimento, no início da alimentação exógena.

Também não se pode atribuir tanta importância às larvas de insetos, pelo menos na primeira alimentação exógena, conforme ficou sub-entendido no trabalho de Mérigoux & Ponton (1998). Embora os insetos imaturos tenham sido importantes, à partir da fase intermediária de alimentação para algumas espécies, na maioria delas, a sua inclusão na dieta parece representar o início de uma transição dietária para o período juvenil.

Tabela 5. Síntese da contribuição média relativa dos principais alimentos de 10 espécies de peixes do rio Solimões/Amazonas, de acordo com o estágio larval. Como principais alimentos foram considerados os itens que contribuíram com mais de 20% do conteúdo estomacal. Be – *B. cephalus*, Te – *T. elongatus*, Si – *S. insignis*, Ma – *M. aureum*, Md – *M. duriventre*, Ps – *Plagioscion* spp. Cm – *C. monoculus*, En – engraulídeos, HI – *H. littorale*, Lp – *L. pardalis*, Ca – cop. calanóides, Cb – clad. bentônicos, Ch – quironomídeos, Cp – cladóceros planctônicos, Cy – cop. ciclopóides, Dt – detritos, Li – larvas de insetos, Lp – larvas de peixes, Pt – protozoários, Rt – rotíferos.

Estágio larval		Espécies										
		Itens	Be	Te	Si	Ma	Md	Ps	Cm	En	HI	Lp
I N I C I A L	Dt											100
	Pt								100			
	Rt	56	68	69							21	
	Cb										64	
	Cp			27	30	25			60			
	Cy					47	72	22	22			
	Ca							56				
	Ch											
	Li											
	Lp											
Ou												
I N T E R M E D I Á R I O	Dt			57								100
	Pt											
	Rt		35	26								
	Cb											
	Cp		48					29	46			
	Cy					48	36					
	Ca							38				
	Ch					32	39					
	Li							31				
	Lp	69										
Ou								35				
F I N A L	Dt			99								100
	Pt											
	Rt									33	32	
	Cb											
	Cp		46					59		41	21	
	Cy					35	25		45			
	Ca								35			
	Ch					32	50					
	Li							27			37	
	Lp	80										
Ou												

Tabela 6 –Principais alimentos consumidos pelas larvas de peixes de diferentes ambientes, considerando-se principalmente contribuições quantitativas ou semiquantitativas dos alimentos na dieta.

Espécie	Tamanho (mm)	Ambiente	Alimento inicial	Alimento final	Fontes
<i>Sardinops sagax</i>	5,5 – 25,0	Mar	Copépodos	Copépodos	Arthur, 1976
<i>P. olivaceus</i>	2,5 – 8,0	Mar	Oikopleura spp.	Oikopleura spp.	Ikewaki & Tanaka, 1993.
<i>M. microlepis</i>	10,0	Estuário	Copépodos	Copépodos	Sebastian <i>et al.</i> , 1974.
<i>S. paucispinis</i>	4,0 – 8,0	Mar	Náuplios de copépodos	Náuplios de copépodos	Sumida & Mozer, 1981.
<i>S. melanostictus</i>	< 30,0	Mar	Copépodos	Copépodos	Watanabe & Saito 1998.
<i>R. tapirina</i>	2,5 – 3,5	Mar	Bivalves	Bivalves	Jenkins, 1987.
<i>G. morhua</i>	> 3,6	Mar	Copépodos	Copépodos	Gronkjaer & Wieland, 1997.
<i>A. laterna</i>	> 3,0	Mar	Copépodos	Copépodos	Sanchez-Velasco, 1998.
<i>Callionymus sp.</i>	> 3,0	Mar	Copépodos	Copépodos	Idem
<i>S. nipponius</i>	4,0-12,0	Mar	Larva de peixe	Larva de Peixe	Shoji <i>et al.</i> , 1997
<i>S.schelegeli</i>	7,0 – 20,0	Mar	Náuplios de copépodos	Copepoditos	Nagasawa & Domon, 1997
<i>L. saliens</i>	0 – 20,0	Mar	Copépodos	Copépodos	Ghadirnejad, H. 1996
<i>P.fluviatillis</i>	6,0 – 16,0	Rio	Algas, rotíferos	Náuplios de ciclopoídeos	Belyy, 1972.
<i>A. gruniensis</i>	6,0 – 25,0	Reservatório	Cladóceros	Cladóceros	Swedberg & Walsburg, 1970.
<i>P. fluviatilis</i>	6,0 – 14,0	Lago	Algas	Copépodos e Cladóceros	Guma'a, 1978.
<i>C. albula</i>	9,0 – 25,0	Lago	Náuplios de copépodos	Cladóceros	Karjalainen, 1992.
<i>G. maculatus</i>	6,0 – 24,0	Planície inundável	Náuplios de copépodos	Rotíferos	Cervellini <i>et al.</i> 1993.
<i>O.microlepidotus</i>	11,0-24,0	Idem	Algas	Cladóceros	Cervellini <i>et al.</i> 1993.
<i>O. bicirrhosum</i>	30,0	Idem	Algas	Algas	Aragão, 1981.
<i>C. macropomum</i>	6,0 – 16,0	Idem	Copépodos	Quironomídeos	Araujo-Lima & Goulding, 1997.

As larvas de peixes tendem a comer alimentos de tamanho intermediário à sua capacidade de ingestão (Gerking,1994). A utilização de alimentos com estas características pelas larvas, também foi observada neste estudo, mas apenas nas larvas mais desenvolvidas. É possível que o consumo de presas de tamanho intermediário ao limite teórico de ingestão das larvas de peixes seja mais comum sob condições naturais. De acordo com Dabrowski & Bardega (1984), as larvas de peixes por eles avaliadas em aquários, selecionaram as maiores presas quando estas foram oferecidas em alta densidade, enquanto que, no lago, essas mesmas espécies comeram presas com diâmetros que correspondiam no máximo a 26% do diâmetro bucal.

As larvas do rio Solimões/Amazonas compensaram a ingestão de presas de diâmetro intermediário pela utilização daquelas mais alongadas. Neste caso, o diâmetro das presas parece não ter sido um bom indicativo do tamanho dos alimentos ingeridos pelas larvas de peixes, pois, nem sempre, o maior diâmetro representou presas de tamanho maior. O diâmetro dá indicação da capacidade de ingestão alimentar, mas não reflete, necessariamente, o tamanho da presa utilizada como alimento.

Em conclusão, as macrófitas aquáticas e as áreas abertas dos lagos foram os principais locais de alimentação das larvas de peixes do rio Solimões/Amazonas. Estas larvas apresentaram dietas diversificadas e que quantitativamente, variaram de acordo com o seu tamanho e lago em que viviam. Parte desta variação estava, possivelmente, relacionada à oferta de alimentos, mas a capacidade de ingestão das larvas foi um dos principais fatores restritivos na escolha inicial da dieta. Os primeiros alimentos das larvas foram principalmente microcrustáceos e rotíferos.

Larvas de insetos e peixes só foram ingeridos nos estágios de desenvolvimento posteriores. As presas menores foram substituídas por presas maiores, conforme as larvas se desenvolviam.

## CAPÍTULO 2

### Principais fontes autotróficas de energia para as larvas de peixes do rio

#### Solimões/Amazonas

### INTRODUÇÃO

Nas áreas inundadas do rio Solimões/Amazonas existem basicamente quatro grandes grupos de produtores primários. O grupo formado pelas macrófitas aquáticas, principalmente os capins, é o mais importante deles, constituindo 52% da produção primária total. A floresta inundada, as algas perifíticas e o fitoplâncton perfazem cerca de 32%, 8% e 8% da produção total, respectivamente (Junk, 1985).

A dieta diversificada das larvas, observada no capítulo anterior, pode implicar na utilização de energia de mais de um produtor, tanto por uma mesma espécie, quanto por espécies diferentes. Entretanto, é difícil avaliar qual desses produtores formam a base da cadeia energética, somente através da observação do conteúdo estomacal e da avaliação da dieta das larvas, principalmente porque a maioria delas é carnívora, e usa a energia das plantas de forma indireta.

As maiores concentrações das larvas de peixes estudadas no capítulo anterior ocorreram nos capins aquáticos, especialmente em *Paspalum repens* e *Echinochloa polystachya*. *P. repens* cresce nas áreas mais externas do habitat; possui um sistema radicular muito denso, originado nos nós do caule da planta, que flutua próximo à superfície e forma bom substrato para as algas. Talvez, por isso que a produtividade das algas é mais intensa nas raízes deste capim do que em

outros habitats, como na floresta inundada (Junk, 1973; Engle & Melack, 1993). O caule de *E. polystachya* se mantém ligado ao fundo. O sistema radicular é menos desenvolvido, mas também crescem algas, especialmente nas partes próximas a superfície da água. Assim, a base da cadeia trófica que suporta as larvas, deveria ser formada principalmente pelo carbono dos capins aquáticos, com uma menor participação das algas que vivem no plâncton ou associadas às raízes e caule dos capins e outras macrófitas e plantas vasculares.

Um método alternativo para estimar a contribuição das fontes autotróficas de carbono para essas larvas e a estrutura da cadeia trófica, é a análise das variações naturais dos seus isótopos estáveis (De Niro & Epstein, 1978; Tiezen *et al.*, 1983; Fry & Sherr, 1984; Araujo-Lima *et al.*, 1986; Fry, 1986; Peterson & Fry, 1987). As plantas tem assinaturas isotópicas de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) distintas, que passam pela cadeia trófica sofrendo pouca modificação. Através da assinatura isotópica do consumidor é, muitas vezes, possível identificar a origem autotrófica de seu carbono. A estrutura da cadeia trófica pode ser desenhada pelos isótopos de nitrogênio. O  $\delta^{15}\text{N}$  não identifica os produtores primários como o  $\delta^{13}\text{C}$ , mas ele se modifica consistentemente ao longo da cadeia trófica, permitindo uma inferência sobre o nível trófico dos consumidores.

O objetivo deste trabalho foi avaliar a importância das fontes autotróficas de energia, especialmente as gramíneas aquáticas, para a produção de larvas de peixes do rio Solimões/Amazonas. Também foi estimada a posição das larvas na cadeia trófica usando isótopos de nitrogênio e análise da dieta.

Identificar as fontes de energia para as larvas de peixes é essencial para o estudo de suas relações tróficas e conservação. O período larval é uma etapa da

vida quando os peixes estão mais frágeis, e alterações na base da cadeia trófica neste período podem afetar o sucesso do recrutamento anual. Em um ambiente onde as transformações ambientais estão ocorrendo rápido, como a várzea do rio Amazonas, a identificação da base energética nesta etapa da vida pode ser crítica para a conservação dos estoques pesqueiros.

### Uso de isótopos estáveis em análises de cadeias tróficas

A assinatura isotópica de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ), é definida pela diferença entre a proporção dos isótopos de carbono da amostra e um carbonato de cálcio conhecido como PDB (*Belemnitella americana*, fóssil de uma formação Peedee, USA) em relação a proporção na amostra. Os valores são apresentados como partes por mil (‰), e são calculados como:

$$\delta^{13}\text{C} = \left( \frac{{}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}_{\text{amostra}} - {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}_{\text{PDB}}}{{}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}_{\text{PDB}}} \right) \times 1000 \quad [ 1 ]$$

Os erros típicos nas preparações e medidas das amostras variam entre  $\pm 0,1$  e  $\pm 0,3$  ‰ (Fry & Sherr, 1984).

As plantas apresentam diferenças nos seus  $\delta^{13}\text{C}$  devido à síntese dos seus tecidos e à origem do  $\text{CO}_2$  utilizado. As diferentes rotas fotossintéticas das plantas, geram padrões distintos de fracionamento isotópico, resultantes da ação de enzimas que selecionam  $^{12}\text{C}$  e  $^{13}\text{C}$  de forma diferente. Elas fixam o carbono, utilizando dois ciclos fotossintéticos. No ciclo  $\text{C}_3$  (CALVIN), fixam o  $\text{CO}_2$  usando a enzima Ribulose bifosfato carboxilase, a qual discrimina  $^{13}\text{CO}_2$ , resultando em um valor médio do  $\delta^{13}\text{C}$  de  $-27$  ‰. No ciclo  $\text{C}_4$  (HATSCH-SLACK), fixam o  $\text{CO}_2$  utilizando a enzima



Fosfoenolpiruvato carboxilase, que discrimina menos o  $^{13}\text{CO}_2$ , originando um  $\delta^{13}\text{C}$  médio de  $-13\text{‰}$  (Smith & Epstein, 1971). Exemplos de plantas de ciclo  $\text{C}_4$  na Amazônia são as gramíneas *Paspalum repens*, *P. fasciculatum* e *Echinochloa polystachya*. Exemplos de plantas com ciclo tipo  $\text{C}_3$  são as algas, árvores e arbustos da floresta e algumas macrófitas.

A variação isotópica das plantas também depende da fonte do  $\text{CO}_2$  atmosférico ou aquático (O'Leary, 1981). O fitoplâncton, por exemplo, tem um  $\delta^{13}\text{C}$  mais negativo que o resto das plantas  $\text{C}_3$  porque o  $\text{CO}_2$  em ambientes aquáticos é pobre em  $^{13}\text{C}$ , devido ao fracionamento durante a respiração do ecossistema. Entretanto, o  $\text{CO}_2$  nos ambiente aquático e atmosférico, apresenta muita variabilidade isotópica devido a processos biogeoquímicos que discriminam  $^{13}\text{C}$  (Medina *et al*, 1986; Martinelli, *et al*, 1992; France & Cattaneo, 1998). Estes processos levam a uma heterogeneidade dentro dos compartimentos, causando diferenças nos  $\delta^{13}\text{C}$  das plantas. A variabilidade no  $\delta^{13}\text{C}$  do  $\text{CO}_2$  causa sobreposição no  $\delta^{13}\text{C}$  das plantas, o que muitas vezes impossibilita o uso desta técnica para traçar as fontes de carbono.

Os componentes da cadeia alimentar, refletem exatamente o  $\delta^{13}\text{C}$  das suas fontes de energia, com pequenas diferenças, aumentando 0,2 a 1 ‰ a cada nível trófico (Benner *et al*, 1987; Hanba *et al.*, 1997; France & Peters, 1997). A matéria orgânica viva, depende direta ou indiretamente da fotossíntese. As plantas assimilam carbono atmosférico ( $\text{CO}_2$ ) e molecular ( $\text{CO}_2$  e  $\text{HCO}_3^-$ ) da hidrosfera, e como são poucas as reações chaves que controlam a composição isotópica da matéria orgânica, as variações introduzidas pelas mesmas, são repassadas de um nível trófico para o outro com pequenas mudanças (Fry & Sherr, 1984). Assim, é

possível avaliar as principais fontes autotróficas de energia de um consumidor através da análise do seu  $\delta^{13}\text{C}$ . especialmente, quando o ecossistema tiver poucos produtores, estes tiverem  $\delta^{13}\text{C}$  diferentes ou ainda, quando os produtores envolvidos tiverem valores extremos, como são o fitoplâncton e as plantas do grupo  $\text{C}_4$ . A avaliação da origem do carbono é dificultada em relação às demais plantas do grupo  $\text{C}_3$  no rio Solimões/Amazonas, porque elas possuem  $\delta^{13}\text{C}$  médios estatisticamente semelhantes entre si (Forsberg *et al.*, 1993).

O método da avaliação das variações naturais dos isótopos de carbono, foi empregado em peixes adultos e juvenis da várzea do rio Amazonas (Araujo-Lima *et al.*, 1986; Fernandez, 1993; Forsberg *et al.*, 1993). Os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  encontrados por Araujo-Lima *et al.* (1986), em adultos de Characiformes detritívoros, indicaram o fitoplâncton como a principal fonte autotrófica para os mesmos. Os dados de Fernandez (1993), corroboraram a importância do fitoplâncton para *Semaprochilodus insignis* e *Prochilodus nigricans*, mas revelaram que a composição isotópica do peixe muda com o tamanho, e portanto, que os peixes menores teriam fontes de energia diferentes dos adultos. Fernandez concluiu que nos dois detritívoros, a importância das fontes  $\text{C}_4$  foi maior nos menores indivíduos.

Mesmo sendo importantes para o estudo da contribuição dos produtores para os animais, as informações obtidas pelos isótopos de  $\delta^{13}\text{C}$  não podem precisar a posição trófica dos consumidores. Neste caso, é importante o uso de outro traçador biogeoquímico.

Os isótopos estáveis de nitrogênio podem funcionar como traçadores tróficos em um sistema, porque o  $\delta^{15}\text{N}$  dos consumidores é fracionado consistentemente a cada nível trófico. Geralmente, consumidores com  $\delta^{15}\text{N}$  mais semelhantes aos dos

produtores, estão consumindo as plantas diretamente (Shoeneringer *et al.*, 1983). O  $\delta^{15}\text{N}$  dos animais aumenta em torno de 3,4 ‰ por nível trófico (Miyake & Wada, 1967; DeNiro & Epstein, 1981; Vander Zanden *et al.*, 1997). O  $\delta^{15}\text{N}$  é calculado como na equação [1], substituindo a razão  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  por  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ . Neste caso, o padrão utilizado é o nitrogênio atmosférico.

Pesquisas recentes têm sido conduzidas utilizando-se o  $\delta^{15}\text{N}$  (France, 1995, 1995a; France *et al.*, 1996; Vander Zanden *et al.*, 1997; Hansson *et al.*, 1997). O fracionamento dos isótopos  $^{14}\text{N}$  e  $^{15}\text{N}$  durante a assimilação (DeNiro & Epstein, 1981), têm proporcionado boas informações sobre a estrutura das cadeias alimentares em ambientes de água-doce (Fry, 1991), marinhos (Minagawa & Wada, 1984), estuarinos (Peterson *et al.*, 1985) e anádromos (Hesslein *et al.*, 1991), tendo em vista que são cumulativos.

Conjugando-se os valores do  $\delta^{13}\text{C}$  com os valores do  $\delta^{15}\text{N}$  das amostras, é possível estimar, ao mesmo tempo a posição dos predadores na cadeia, e quais são os grupos de plantas na base da cadeia alimentar. Esta tem sido uma boa alternativa aos outros métodos baseados apenas na contribuição volumétrica dos itens alimentares (Vander Zanden *et al.*, 1996). Entretanto, os maiores problemas para essa determinação, são as variações espaço-temporais na assimilação do  $\delta^{15}\text{N}$  pelos componentes da base da cadeia alimentar (Vander Zanden *et al.*, 1997).

## MATERIAIS E MÉTODOS

Foram amostradas larvas capturadas entre dezembro de 1993 e dezembro de 1997 em cinco lagos no rio Solimões/Amazonas: lago Jacaré em Tefé, Amazonas; lago Janauacá, Camaleão e Rei em municípios próximos à Manaus, Amazonas e; lago Arapemã, Pará.

As amostras para análise do  $\delta^{13}\text{C}$  das larvas de peixes, foram realizadas para 77 amostras obtidas de 549 indivíduos de: *Mylossoma aureum*, *M. duriventre*, *Brycon cephalus*, *Triportheus elongatus*, *Semaprochilodus insignis*, *Liposarcus pardalis*, *Plagioscion* spp. e engraulídeos. As análises de  $\delta^{15}\text{N}$  foram realizadas para 31 amostras obtidas de 433 larvas de peixes das espécies acima listadas, excluindo *Mylossoma aureum*.

As larvas foram agrupadas por classes de comprimento de 1mm, as quais foram agrupadas posteriormente em três estágios: inicial, intermediário e final. A amplitude das larvas em cada estágio, variou de acordo com as características das espécies, mas seguiram a mesma metodologia apresentada no capítulo anterior. A preparação das amostras consistiu da retirada do trato alimentar das larvas de peixes, que depois foram lavadas com água deionizada duas vezes, e secas em estufa a 60°C durante 48 horas. Após este procedimento, foram maceradas até ficarem homogeneizadas, sendo acondicionadas em recipientes de estanho, previamente lavadas com solução de acetona e clorofórmio, para eliminar contaminação orgânica.

As amostras foram enviadas para análise no Centro de Energia Nuclear para a Agricultura (CENA), em Piracicaba, São Paulo, e processadas como descrito em Forsberg *et al.*, (1993). O  $\delta^{13}\text{C}$  foi analisado em um espectrômetro de massa, marca

Micromass modelo 622-E, com duas entradas e um sistema coletor duplo, com precisão de 0,1 ‰. Para cada amostra foram feitas duas repetições. Os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  foram expressos contra referência padrão PDB, de acordo com Craig (1953), para expressar as variações dos isótopos de carbono.

O valor exato da contribuição das plantas não pode ser medido na Amazônia devido a sobreposição nos  $\delta^{13}\text{C}$  e ao número de grupos de produtores primários, mas as contribuições máximas e mínimas possíveis podiam ser aproximadas especialmente para as gramíneas  $\text{C}_4$ . As contribuições dos capins aquáticos  $\text{C}_4$  e das outras plantas  $\text{C}_3$  para as larvas foram estimadas com a equação:

$$\% \text{C}_4 = ((\delta^{13}\text{C}_{\text{amostra}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{C}_3} - 0.2 \cdot T) / (\delta^{13}\text{C}_{\text{C}_3} - \delta^{13}\text{C}_{\text{C}_4})) \cdot 100$$

onde  $\delta^{13}\text{C}_{\text{C}_4}$  foi  $-12,8\text{‰}$ ,  $\delta^{13}\text{C}_{\text{C}_3}$  foram  $-33,2$  e  $-26,2\text{‰}$  para as contribuições máximas e mínimas das plantas do grupo  $\text{C}_4$ , respectivamente (Forsberg *et al.*, 1993). O fator de correção "T" foi o número de níveis tróficos acima dos produtores.

As determinações dos isótopos de nitrogênio ( $\delta^{15}\text{N}$ ), também foram realizadas no CENA, e seguiram a metodologia descrita em Martinelli *et al.* (1992) e Hamilton & Lewis Jr. (1992).

Os valores de  $\delta^{15}\text{N}$  do perifiton e do fitoplâncton não foram determinados na Amazônia, mas Martinelli *et al.* (1992), mediram seus valores em plantas vasculares  $\text{C}_3$  e  $\text{C}_4$ . Estes autores registraram pequenas diferenças no  $\delta^{15}\text{N}$  de plantas  $\text{C}_3$  e  $\text{C}_4$  e, durante o início da seca e o início da enchente, o valor médio destas plantas foi  $4,7\text{‰}$ . Esta média é semelhante à registrada por Hamilton & Lewis Jr. (1992), no sistema do Orinoco, onde plantas vasculares e algas tem  $\delta^{15}\text{N}$  muito próximos. Assim o  $\delta^{15}\text{N}$  das

algas foi considerado igual ao das plantas vasculares para o cálculo do nível trófico das larvas.

A fórmula utilizada para a determinação dos níveis tróficos, modificada de Vander-Zanden *et al.*, (1997) foi:

$$\text{Posição trófica} = \{(\delta^{15}\text{N larvas} - 4,7)/3,4\} + 1, \text{ onde:}$$

a constante 4,7 representa a média do  $\delta^{15}\text{N}$  das plantas vasculares e 3,4 representa o incremento de um nível trófico em  $\delta^{15}\text{N}$ .

O cálculo da posição trófica baseado na dieta das larvas foi feito utilizando-se a posição trófica estimada das presas. A fórmula utilizada para este cálculo foi a de Vander Zanden *et al.* (1997):

$$\text{PTM} = \Sigma(\text{C}_i \cdot \text{T}_i) + 1, \text{ onde:}$$

**PTM** = Posição trófica média das larvas. **C<sub>i</sub>** = Contribuição proporcional do i-ésimo item alimentar, **T<sub>i</sub>** = posição trófica do i-ésimo item alimentar. A constante **1** representa um nível trófico acima dos produtores.

Os valores da posição trófica estimada das presas para este cálculo foram os seguintes: 3 para larvas de peixes; 2,5 para cladóceros, copépodos, ostrácodos e rotíferos; 2,5 para larvas de insetos, exceto para larvas de caoborídeos que foi 3; 3 para decápodos; 1 para detritos e 2.5 para "outros alimentos", seguindo o critério de Vander Zanden & Rasmussen (1996). A contribuição dos itens alimentares foi estimada no capítulo anterior.

## RESULTADOS

### 1. Isótopos de Carbono

Os  $\delta^{13}\text{C}$  das amostras de larvas variaram de -18,2 a -37,7 ‰ em uma amostra de *M. aureum* e uma de engraulídeos, respectivamente, e muitas vezes o desvio padrão entre réplicas de um mesmo estágio de desenvolvimento e lago foi superior a 5‰ (Tabela 7). Excluindo *S. insignis* e *B. cephalus* a variabilidade do  $\delta^{13}\text{C}$  das espécies não estava relacionada ao estágio de desenvolvimento ou ao lago (ANOVA;  $p > 0,05$ ), e possivelmente eram inerentes às populações. Os valores médios e seus respectivos desvios padrões encontrados por espécie foram:  $-26,3 \pm 2,5$  ‰ em *M. aureum*;  $-25,9 \pm 0,5$  ‰ em *T. elongatus*;  $-26,2 \pm 0,8$  ‰ em *M. duriventre*,  $-27,7 \pm 1,2$  ‰ em *L. pardalis*;  $-29,3 \pm 1,3$  ‰ em *Plagioscion* spp. e;  $-32,7 \pm 0,8$  ‰ em engraulídeos.

O  $\delta^{13}\text{C}$  das larvas de *S. insignis* ficou significativamente mais positivo conforme as larvas cresceram ( $r = 0,99$ ;  $p = 0,01$ ). Uma tendência semelhante pareceu ocorrer em *L. pardalis*, a outra espécie detritívora, porém a mudança do  $\delta^{13}\text{C}$  com o tamanho, não foi significativa nesta espécie. O  $\delta^{13}\text{C}$  de *B. cephalus* foi significativamente mais positivo no lago Jacaré (média =  $-27,8$  ‰;  $p < 0,05$ ), em relação aos outros lagos (média =  $-32,2$  ‰) (Tabela 7).

### 2. Isótopos de Nitrogênio e Nível Trófico

O  $\delta^{15}\text{N}$  variou de 6,9 a 12‰ em larvas de *M. duriventre* e *L. pardalis*, respectivamente (Tab. 8; Fig. 30). A maior parte desta variação esteve relacionada às diferenças entre espécies ou entre lagos. A variabilidade entre estágios de

desenvolvimento de uma espécie no mesmo lago ou entre lagos foram relativamente menores, com exceção das amostras de *T. elongatus* e *Plagioscion* spp. ambas do lago Jacaré. O número de amostras foi porém insuficiente para uma análise detalhada.

*B. cephalus* foi analisado apenas nos últimos dois estágios de desenvolvimento, que apresentaram  $\delta^{15}\text{N}$  muito próximos (média=  $10,4 \pm 0,1 \text{‰}$ ) nos lagos Janauacá, Rei e Camaleão. Este valor médio correspondia ao nível trófico 2,6 (Tabela 9).

Inversamente, as larvas de *T. elongatus* e *M. duriventre* foram analisadas apenas nos estágios inicial e intermediário e em dois lagos. A primeira espécie apresentou  $\delta^{15}\text{N}$  relativamente alto no lago Jacaré ( $13,9 \text{‰}$ ), equivalente ao quarto nível trófico (Tab. 9; Fig. 30) No estágio intermediário o  $\delta^{15}\text{N}$  era mais baixo (média= $9,6 \text{‰}$ ) e a diferença entre os dois lagos foi de  $1,5 \text{‰}$ . O nível trófico médio para este estágio foi 2,5 (Tab. 9). *M. duriventre* teve valores de  $\delta^{15}\text{N}$  próximos no lago Arapemã (média=  $10,7 \text{‰}$ ) e muito baixo ( $6,9 \text{‰}$ ) no lago Camaleão, onde as larvas estavam possivelmente no primeiro nível, enquanto que no lago Arapemã ocupavam o nível trófico 2,7.

Três espécies (*S. insignis*, *L.pardalis* e *Plagioscion* spp) foram analisadas apenas em um lago cada, e tiveram  $\delta^{15}\text{N}$  pouco variáveis entre estágios de desenvolvimento (desvio padrão  $<1,2$ ): *S. insignis* teve média igual a  $8 \pm 0,3 \text{‰}$  (Nível Trófico médio (NTmédio) = 2,0); *L. pardalis* teve média igual a  $11,3 \pm 0,7 \text{‰}$  (NTmédio= 2,9); e *Plagioscion* spp teve média igual a  $9,1 \pm 1,2 \text{‰}$  (NTmédio= 2,3). A amostra de engraulídeos do lago Camaleão apresentou  $\delta^{15}\text{N}$  igual a  $11,6 \text{‰}$  e as larvas estavam no terceiro nível trófico (Tab. 9; Fig. 30).



Tabela 7. Valores médios de  $\delta^{13}\text{C}$  e desvio padrão das amostras por estágio de desenvolvimento e por lagos, das larvas de peixes do rio Solimões/Amazonas. Os números entre parêntesis indicam quantidade de amostras analisadas. Os desvios foram calculados apenas quando o número de réplicas permitiu.

Espécies	Estágio	Lagos				
		Jacaré	Janauacá	Camaleão	Rei	Arapemã
<i>M. aureum</i>	Inicial	-25.7(2)		-23.9±7.3(5)		
	Intermediário	-24.9(1)				
	Final	-29.1(1)				
<i>M. duriventre</i>	Inicial			-28.1(1)		-25.7(1)
	Intermediário	-27.6± 2.5(5)				-25.4(1)
	Final	-25.3(1)				
<i>B. cephalus</i>	Inicial					
	Intermediário	-28.5(1)		-30.4± 2.9(4)	32.8(2)	
	Final	-27.5(2)	-34.0(2)		34.4(1)	
<i>T. elongatus</i>	Inicial	-28.0(1)		-24.8± 6.4(5)		
	Intermediário	-26.5± 5.8(4)		-25.1(2)		
	Final	-26.4(1)		-24.5(1)		
<i>S. insignis</i>	Inicial			-33.3(1)		
	Intermediário	-28.8(2)		-30.9(2)		
	Final			-27.3(1)		
<i>L. pardalis</i>	Inicial	-30.0(1)		-28.0(1)		
	Intermediário	-28.2(1)		-26.5(1)		
	Final			-26.7(2)		
<i>Plagioscion spp.</i>	Inicial		-29.5(3)			
	Intermediário		-27.9± 8.8(4)			
	Final		-30.5(3)			
Engraulidae	Inicial					
	Intermediário		-33.2± 9.0(4)			
	Final			-32.1(1)		

Tabela 8. Valores de  $\delta^{15}\text{N}$  por estágio de desenvolvimento e por lagos das larvas de peixes do rio Solimões/Amazonas. Números entre parêntesis indicam quantidade de amostras examinadas.

Espécies	Estágios	Lagos				
		Jacaré	Janauacá	Camaleão	Rei	Arapemã
<i>M. duriventre</i>	Inicial			6.95(1)		10.77(1)
	Interm.					10.71(1)
	Final					
<i>B. cephalus</i>	Inicial					
	Interm.			10.15±1.22(4)	10.49(2)	
	Final		10.23(2)		10.79(1)	
<i>T. elongatus</i>	Inicial	13.92(1)				
	Interm.	8.84(1)		10.35(1)		
	Final					
<i>S. insignis</i>	Inicial			8.28(2)		
	Interm.			8.16(1)		
	Final			7.68(1)		
<i>L. pardalis</i>	Inicial			10.66(1)		
	Interm.			11.36(2)		
	Final			11.98(1)		
<i>Plagioscion spp.</i>	Inicial	8.26(2)				
	Interm.	8.42(1)				
	Final	10.47(2)				
Engraulidae	Inicial					
	Interm.			11.57(1)		
	Final					

O nível trófico calculado pela dieta apresentou valores consistentemente mais altos que o nível trófico calculado pelo  $\delta^{15}\text{N}$  (Tab. 9) quando *L. pardalis* não é considerado na análise (Teste t pareado,  $t = 5,1$ ,  $g.l. = 5$ ;  $p = 0,004$ ). Esta espécie, por ser detritívora, deveria ocupar o nível trófico imediatamente acima dos produtores, mas apresentou valores de  $\delta^{15}\text{N}$  mais altos do que a maioria das espécies carnívoras.

Os níveis tróficos calculados com o isótopo para as larvas não detritívoras foram significativamente mais variados ( $F = 22,7$ ;  $g.l. = 5$ ;  $p = 0,004$ ) do que os calculados com a dieta.

### 3. Fontes de Energia

O  $\delta^{13}\text{C}$  das larvas sobrepôs o  $\delta^{13}\text{C}$  das plantas do grupo  $C_3$  (Fig. 30). A contribuição máxima possível das macrófitas  $C_4$  para as larvas, foi 33%. O valor mediano da contribuição máxima foi 24%, sendo que 50% dos valores se encontravam no intervalo de 13% a 29%. A contribuição mínima necessária foi entretanto, igual a 0% (Tabela 10). Considerando as diferenças no  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ , entre alguns lagos, o cálculo da contribuição máxima possível variava um pouco, mas estas diferenças foram superiores a 5% em apenas duas espécies: *B. cephalus* e *S. insignis*. Mudanças relacionadas aos estágios de desenvolvimento foram importantes apenas em *S. insignis*, cuja contribuição máxima potencial aumentava com a larva (Tabela 10).

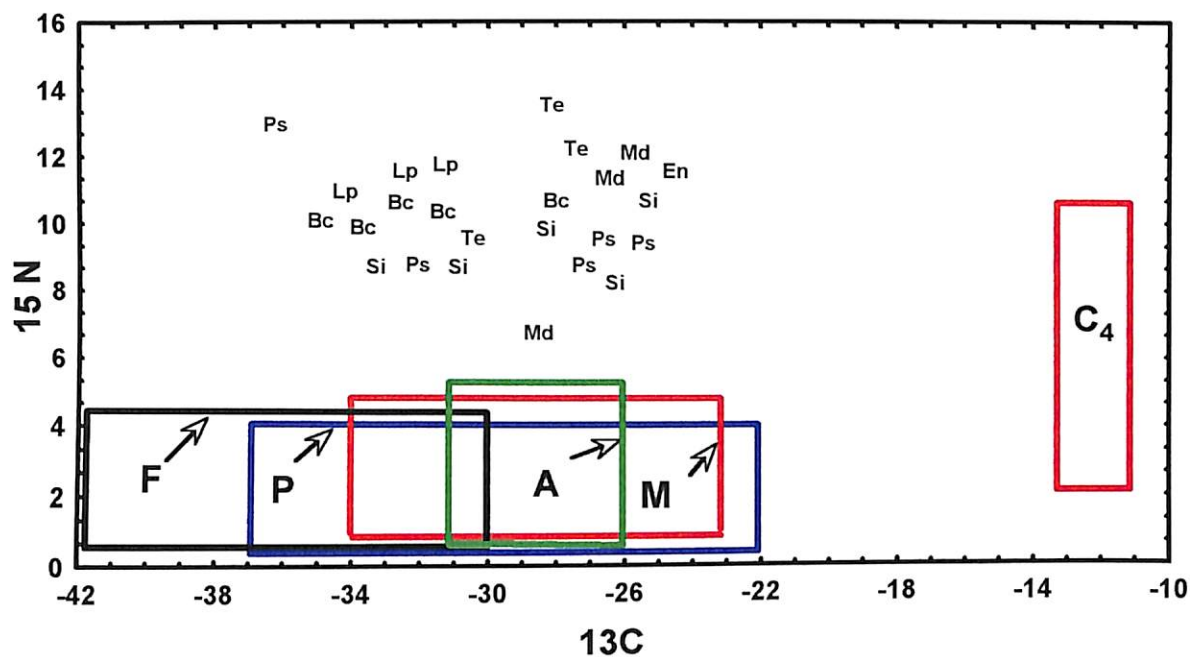


Figura 30. Distribuição dos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  e  $\delta^{13}\text{C}$  para as larvas de peixes do rio Solimões/Amazonas e amplitude dos mesmos valores dos produtores primários no período de inundação. F– fitoplâncton, P – perifiton, A – árvores da floresta, M – macrófitas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub> – macrófitas C<sub>4</sub>. Md - *M. duriventre*, Bc - *B. cephalus*, Te - *T. elongatus*, Si - *S. insignis*, Lp - *L. pardalis*, Ps - *Plagioscion* spp. En - Engraulídeos.

Tabela 9 – Comparação entre a posição trófica das larvas de peixes do rio Solimões/Amazonas calculada pelo  $\delta^{15}\text{N}$  e pela dieta, conforme Vander Zanden *et al.*, (1997).

<i>Espécie</i>	<b>N</b>	$\delta^{15}\text{N}$	<b>Dieta</b>
<i>Brycon cephalus</i>	9	2,6	3,6
Engraulidae	1	3,0	3,5
<i>Liposarchus pardalis</i>	4	2,9	2
<i>Mylossoma duriventre</i>	3	2,5	3,5
<i>Plagioscion spp.</i>	5	2,3	3,6
<i>Semaprochilodus insignis</i>	5	2,0	2,5
<i>Triportheus elongatus</i>	4	2,9	3,5
<b>Posição trófica média</b>	-	<b>2,5</b>	<b>3,2</b>

Tabela 10. Amplitude de contribuição das macrófitas C<sub>4</sub>, após a correção dos valores de δ<sup>13</sup>C de acordo com o nível trófico ocupado pelas larvas das espécies de peixes por estágio larval e por lago no rio Solimões/Amazonas.

Espécies	Estágio	Lagos				
		Jacaré	Janauacá	Camaleão	Rei	Arapemã
<i>M. aureum</i>	Média			0% - 31%		
<i>M. duriventre</i>	Média			0% - 33%		0% - 32%
<i>B. cephalus</i>	Média	0% - 24%			0% - 2%	
<i>T. elongatus</i>	Média	0% - 33%		0% - 33%		
<i>S. insignis</i>	Inicial			0%		
<i>S. insignis</i>	Intermediário	0% - 20%		0% - 9%		
<i>S. insignis</i>	Final			0% - 27%		
<i>L. pardalis</i>	Média			0% - 24%		
<i>Plagioscion</i> spp	Média			0% - 17%		
Engraulidae	Média			0%		

## DISCUSSÃO

A variabilidade no  $\delta^{13}\text{C}$  entre réplicas de estágio de desenvolvimento e lagos foi surpreendentemente alta e reduziu o poder das análises estatísticas. Esta variância pode estar relacionada a mudanças na dieta ou nas fontes de carbono com a época, variáveis que não puderam ser acessadas com a amostragem realizada. Apesar desta variabilidade, algumas espécies tiveram o  $\delta^{13}\text{C}$  relacionados a lagos (*B. cephalus*) e tamanho (*S. insignis*). No caso de *B. cephalus*, que é piscívora, suas larvas estavam predando larvas de peixes com menos influência de algas do fitoplâncton no lago Jacaré do que nos lagos da Amazônia central. As larvas de *S. insignis* tenderam a ficar mais positivas conforme cresciam, sugerindo que mudavam para uma dieta enriquecida com carbono de plantas  $\text{C}_4$ . Alternativamente este poderia ser um efeito da presença de carbono dos adultos nas larvas mais jovens, um ponto que será discutido mais adiante no texto.

Curiosamente as duas larvas detritívoras (*S. insignis* e *L. pardalis*) apresentaram  $\delta^{13}\text{C}$  bastante semelhantes na fase final do período larval, mas  $\delta^{15}\text{N}$  diferente. Estes dados sugerem que o detrito consumido pelas duas espécies tinha uma fonte energética igual, mas era diferente. Aparentemente, *S. insignis* assimilava o detrito em sua forma bruta, enquanto *L. pardalis* utilizava o detrito já processado ou os próprios micro-organismos.

O carbono das plantas  $\text{C}_4$  foi pouco importante para as larvas de peixes, sendo inclusive possível que a produção das larvas dependesse exclusivamente do carbono fixado pelas plantas  $\text{C}_3$ . Era esperado que o carbono das gramíneas tivesse

maior contribuição para as larvas de peixes, pois a produção destes capins é superior à soma de todas as demais fontes de carbono locais (Junk, 1985; Bayley, 1989), e as larvas concentravam-se no habitat formado por estas plantas.

Hamilton *et al.* (1992), também observaram pouca relação entre o  $\delta^{13}\text{C}$  dos invertebrados presentes nos rizomas e raízes das gramíneas  $\text{C}_4$  e o  $\delta^{13}\text{C}$  dessas fontes. Como muitas larvas de peixes do rio Solimões/Amazonas basearam a sua alimentação principalmente em micro-invertebrados, parece haver uma coerência entre os resultados obtidos para estas larvas e os apresentados por Hamilton e seus colaboradores.

Mesmo tendo sido relativamente baixa, é importante ressaltar que na maioria das larvas, a contribuição máxima potencial das macrófitas  $\text{C}_4$  esteve entre 13% e 29%, sendo superior àquelas obtidas para os peixes adultos (Araujo-Lima *et al.*, 1986; Forsberg *et al.*, 1993). A contribuição máxima possível das plantas  $\text{C}_4$  seria ainda maior, se o presente trabalho tivesse utilizado um fator de correção de 1‰ por nível trófico para esse cálculo, como foi feito por Forsberg *et al.* (1993).

Isto não significa que as larvas recebam energia das gramíneas, mas sim que elas receberiam esta fração de sua produção, caso houvesse apenas uma outra fonte de carbono: o fitoplâncton. A fração da contribuição máxima possível das gramíneas diminuiria para menos de 10% se além do fitoplâncton, as larvas estivessem utilizando energia de um outro grupo de plantas  $\text{C}_3$ , como por exemplo as algas do perifíton. A contribuição das gramíneas tenderia a 0% conforme aumentasse a fração da contribuição do perifíton. Como a hipótese de que existem mais de duas fontes de carbono contribuindo para a produção das larvas de peixes



é mais parcimoniosa do que assumir uma cadeia trófica baseada em apenas 2 grupos de plantas, em um sistema com cinco grupos de plantas, a contribuição das gramíneas C<sub>4</sub> deve ser inferior a 10%.

O elo de ligação das gramíneas do grupo C<sub>4</sub> com as larvas, poderia estar relacionado com detritos ou com carbono orgânico dissolvido (COD) de plantas C<sub>4</sub>. Bactérias que utilizam COD tem  $\delta^{13}\text{C}$  semelhantes as plantas C<sub>4</sub> (Waichman, 1995). O COD pode também ser usado por protozoários (Turner & Tester, 1992). O COD de plantas vasculares C<sub>3</sub> também poderia usar esta rota.

Bactérias e protozoários, por outro lado, são presas de rotíferos e copépodos ciclopoídeos, que por sua vez são predados por larvas de peixes. Dessa forma deveriam ser esperados  $\delta^{13}\text{C}$  menos negativos em larvas que estão consumindo micro-organismos que utilizam COD de origem em plantas C<sub>4</sub>. Os estágios iniciais de *T. elongatus*, *B. cephalus*, *S. insignis*, *M. aurem* e *M. duriventre* predam rotíferos e copépodos ciclopoídeos (ver capítulo I), e se estas presas estiverem consumindo microorganismos heterótrofos, os valores de  $\delta^{15}\text{N}$  das larvas deveriam registrar uma cadeia trófica com 4 ou 5 níveis acima dos produtores, correspondendo a  $\delta^{15}\text{N}$  entre 11 e 14 ‰

Os estágios iniciais das larvas de *T. elongatus*, que predam intensivamente sobre rotíferos apresenta  $\delta^{15}\text{N}$  alto, sugerindo que parte de seu carbono está vindo de uma cadeia com pelo menos três níveis tróficos. Entretanto, o  $\delta^{13}\text{C}$  desta larva não apresenta um sinal forte das plantas C<sub>4</sub> e estes rotíferos, possivelmente, estão consumindo quantidades altas de COD de plantas C<sub>3</sub>.

A análise do  $\delta^{15}\text{N}$  sugere que a maioria das larvas está no segundo para o terceiro nível trófico. Associando os resultados de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ , é possível sugerir que as larvas estão sendo suportadas principalmente pelas algas do perifiton e do fitoplâncton. Estas plantas tem  $\delta^{13}\text{C}$  na amplitude de variação das larvas de peixes e são consumidas pelas suas presas diretamente. A utilização das plantas vasculares  $\text{C}_3$  implicaria também na adição de mais um elo trófico na cadeia e em um  $\delta^{15}\text{N}$  superior ao encontrado.

Apesar da análise de  $\delta^{15}\text{N}$  permitir uma visão da cadeia trófica, difícil de ter por outros meios, esta metodologia tem alguns problemas difíceis de endereçar, especialmente quando se analisa larvas de peixes.

Os valores das razões isotópicas das larvas não representam a influência apenas das suas dietas, mas refletem também, pelos menos nos estágios de desenvolvimento iniciais, a dieta dos adultos. Este efeito deve ser maior nas larvas com investimento materno maior, como *L. pardalis*. No caso das demais espécies, todas com ovos pequenos (Araujo-Lima, 1994), o efeito do  $\delta^{13}\text{C}$  dos adultos deve ser reduzido a menos de 10% nos estágios finais, pois as larvas tem massa 10 vezes superior ao estágio inicial.

A correlação com o  $\delta^{13}\text{C}$  dos peixes adultos (Forsberg *et al.*, 1993) parece indicar este efeito. Embora não seja significativo, a correlação entre o  $\delta^{13}\text{C}$  dos adultos e das larvas no estágio inicial é 0,8 (gl= 4: p=0,21), mas entre os adultos e as larvas no estágio final é 0,1. Este resultado ainda não é conclusivo, mas ele não exclui a possibilidade de que o carbono dos adultos possa ser um fator a ser levado em consideração na análise da fonte de carbono inicial para as larvas de peixes.

## BIBLIOGRAFIA CITADA

- Almeida, R. G. 1980. *Aspectos taxonômicos e hábitos alimentares de três espécies de Triportheus (Pisces:Characoidei. Characidae), do lago do Castanho, Amazonas.* Dissertação de Mestrado, INPA/FUA, Manaus. 104p.
- Angermeier, P. L. 1982. Resource seasonality and fish diets in an Illinois stream. *Environ. Biol. of fishes*, 7: 251-264.
- Angermeier, P. L.; Karr, J. R. 1983. Fish communities along environmental gradients in a system of tropical streams. *Environ. Biol. of fishes*, 9: 39-57.
- Annibal, S. R. 1983. *Avaliação Bio-ecológica e Pesqueira das "pescadas" no sistema Lago do Rei - Ilha do Careiro - AM. Brasil.* Dissertação de Mestrado , INPA/FUA, Manaus. 134p.
- Aragão, L. P. 1981. *Desenvolvimento embrionário e larval, alimentação e reprodução do Aruanã Osteoglossum bicirrhosum Vandelli 1929, do Lago Janauacá - Amazonas Brasil.* Dissertação de Mestrado. INPA/FUA. Manaus. 93p.
- Araujo-Lima, C.A.R.M. 1984 – *Distribuição espacial e temporal das larvas de Characiformes em um setor do Rio Solimões/Amazonas próximo a Manaus. AM.* Dissertação de Mestrado, INPA/FUA, Manaus. 84p.
- Araujo-Lima, C. A . R. M.; Portugal, L. P. S.; Ferreira E. J. G. 1986. Fish-macrophyte relations in Anavilhanas Archipelago, a black water system in the Central Amazon. *J. Fish Biol.*, 29: 1-2.

- Araujo-Lima, C. A. R. M.; Hardy, E. 1987. Aspectos biológicos de peixes amazônicos. VIII. A alimentação dos alevinos do Jaraqui *Semaprochilodus insignis*. *Amazoniana*, 10: 127-136.
- Araujo-Lima, C. A. R. M.; Donald, E. 1988. Número de vértebras de characiformes do rio Amazonas e seu uso na identificação de larvas do grupo. *Acta Amazônica*, 18: 351-358.
- Araujo-Lima, C. A. R. M. 1990. *Larval development and reproductive strategies of Central Amazon fishes*. Phd Tesis, University of Stirling, Scotland, 152p.
- Araujo-Lima, C. A. R. M.; Kirovsky, A. L.; Marca, A. G.; 1993. As larvas dos pacus. *Mylossoma* spp. (Teleostei: Characidae), da Amazônia Central. *Rev. Brasil. Biol.*, 53: 591-600.
- Araujo-Lima, C. A. R. M. 1994. Egg size and larval development in Central Amazonian fish. *J. Fish Biol.*, 44: 371-389.
- Araujo-Lima, C. A. R. M.; Goulding, M. 1997. *So Fruitful a fish: ecology, conservation, and aquaculture of the Amazon's tambaqui*. Columbia University Press, New York. 191p.
- Araujo-Lima, C.A.R.M.; Oliveira, E. C. 1998. Transport of larval fish in the Amazon. *J. Fish. Biol.*, 53 (Suppl. A): 297-306.
- Arthur, D. K. 1976. Food and feeding of larvae of three fishes occurring in the California current, *Sardinops sagax*, *Engraulis mordax* and *Trachurus symmetricus*. *Fish. Bull.*, 74: 517-530.
- Bailey, K. M. 1982. The early life history of the pacific hake, *Merluccius productus*. *Fish. Bull.*, 80: 589-598.

- Balon, E. K. 1984. Reflections on some decisive events in the early life of fishes. *Transactions of the American Fisheries Society*, 113: 178-185.
- Bayley, P. B. 1988. Factors affecting growth rates of young tropical floodplain fishes: seasonality and density-dependence. *Environmental Biology of Fishes*, 21:127-142.
- Bayley, P. B. 1989. Aquatic Environments in the Amazon Basin, with an Analysis of Carbon Sources, Fish production, and Yield, In: D. P. DODGE (Ed). *Proceedings of the International Large River Symposium. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 106: 399-408.
- Bayley, P.; Petrere, M. 1989. Amazon fisheries: Assessment methods. current status and management option. In. Dodge D. P.(Ed). *Proceedings of the International Large River Symposium. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 106: 385-398.
- Begon, M.; Mortimer, M. 1986. *Population Ecology: A Unified Study of Animals and Plants*. 2<sup>a</sup> ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Belyy, N. D. 1972. Downstream migration of the Pike-Perch, *Lucioperca lucioperca* (L) and its food in the early development stages in the lower reaches of the Dnieper. *J. Ichthyology*, 12: 465-472.
- Benner, R.; Fogel, M. L.; Sprague, E. K.; Hodson, R. E. 1987. Depletion of  $\delta^{13}\text{C}$  in lignin and its implication for stable isotope studies. *Nature*, 329: 708-710.
- Blaxter, J. H. S. 1963. The feeding of herring larvae and their ecology in relation to feeding. *CalCOFI*, X: 79-88.

- Blaxter, J. H. S. 1986. Development of Sense Organs and behaviour of Teleost Larvae with Special Reference to Feeding and Predator Avoidance. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 115: 98-114.
- Bodola, A. 1965. Life history of the Gizzard Shad, *Dorosoma cepedianum* (Le Sueur), in Western Lake Erie. *Fishery Bulletin*, 65: 391-424.
- Bowen, S. H. 1983. Quantitative description of the diet. In: L. A. Nielsen & D. L. Johnson (Eds.) *Fisheries Techniques*. American Fisheries Society. Bethesda. p. 325-336
- Brandl, Z. 1998. Feeding strategies of planktonic cyclopoids in lacustrine ecosystems. *J. Mar. Syst.*, 15: 87-95.
- Brandorf, G. O. 1977. *Untersuchungen zur Populationsdynamik des Crustaceanplanktons im tropischen Lago Castanho (Amazonas, Brasilien)*. Ph.D. Thesis. Univ. Kiel, 108pp.
- Boujard, T; Sabatier, D; Rojas-Beltran, R; Prevost, M. F.; Reno, J. F. 1990. The food habits of three allochthonous feeding characoids in French Guiana. *Ver. Ecol. (Terre Vie)*, 45: 247-258.
- Brown, J. A. 1986. The development of feeding behavior in the lumpfish. *Cyclopterus lumpus*. *J. Fish Biol.*, 29 (Suppl. A): 171-178.
- Brutton, M.N. 1979. The breeding biology and early development of *Clarias gariepinus* (Pisces, Clariidae) in Lake Sibaya, South Africa, with a review of breeding in species of subgenus *Clarias* (*Clarias*). *Trans. Zool. Soc.*, 33: 1-45.
- Carvalho, M. L. 1981. *Alimentação do tambaqui jovem (Colossoma macropomum CUVIER, 1818) e sua relação com a comunidade zooplanctonica do Lago*

- Grande-Manauquiri. Solimões*. Dissertação de Mestrado, INPA/FUA, Manaus, Amazonas. 90p.
- Caraballo, P. 1992. *História de vida e dinâmica populacional de Daphnia gesneri e Ceriodaphnia cornuta*. Dissertação de Mestrado, INPA/FUA. Manaus. 137p.
- Cavicchioli, M.; Leonhardt, J. H. 1993. Estudo do desenvolvimento morfológico de larvas de curimatá, *Prochilodus scrofa* (Steindachner, 1882), obtidas de reprodução induzida. *UNIMAR*, 15(supl.): 109-124.
- Cervellini, P. M.; Bsattini, M. A.; Cussac, E. E.. 1993. Ontogenetic Shifts in the diet of *Galaxias maculatus* (Galaxidae) and *Odontesthes microlepidotus* (Atherinidae). *Environ. Biol. Fishes.* 36: 283-290.
- Coughlin, D. J; Strickler, J. R.; Sanderson, B. 1992. Swimming and search behaviour in clownfish, *Amphiprion perideraion*, larvae. *Anim. Behav.*, 44: 427-440.
- Craig, H. 1953. The geochemistry of the stable carbon isotopes. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 3: 53-92.
- Craig, E. W.; Gilbert, J. J. 1980. Variation among Zooplankton Predators: The Potencial of *Asplanchna*, *Mesocyclops* and *Cyclops* to Attack, Capture, and Eat Various Rotifer Prey. In: Kerfoot W. C. (Ed) *Evolution and Ecology of Zooplankton Communities, Special Symposium*, 3. University Press. London, pp. 508-517.
- Cushing, D. H. 1975. The possible density dependence of larval mortality and adult mortality in fishes. Pp. 103-111, In: Blaxter, J. H. S. (Ed). *Early Life History of Fishes* Springer-Verlag, New-York.

- Cushing, D. H. 1990. Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the math/mismatch hypothesis *In*: Blaxter, J.H.S. (Ed). *Advances in Marine Biology*. Academic Press. p. 249-293.
- Dabrowski, K. 1984. The feeding of fish larvae: present "state of the art" and perspectives. *Reprod. Nutr. Develop.*, 24: 807-833.
- Dabrowski, K.; Bardega, R. 1984. Mouth size and predicted food size preferences of larvae of three cyprinid fish species. *Aquaculture*, 40: 41-46.
- De Niro, M. J.; Epstein, S. 1978. Carbon isotopic evidence for different feeding patterns in two hyrax species occupying the same habitat. *Science*, 201: 906-908.
- DeNiro, M. L.; Epstein, S. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 45: 341-351
- Dumont, H. H; Velde, I. V. & Dumont, S. 1975. The Dry Weight Estimate of Biomass in a Selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera (Berl.). *Oecologia.*, 19: 75-97.
- Dutton, P. 1992. Effects of experience on feeding success by larval white seabass. *Atractocion nobilis*. *J. Fish Biol.*, 41: 765-774.
- Engle, D.L.; Melack, J. M. 1993. Consequences of riverine flooding for seston and the periphyton of floating meadows in an Amazon floodplain lake. *Limnology and Oceanography* 38:1500-1520.
- Esteves, F. A. 1988. *Fundamentos de Limnologia*. Interciência/FINEP, Rio de Janeiro, 575p.
- Fernandes, C. C. 1997. Lateral migrations of fishes in Amazon floodplains. *Ecology of Freshwater Fish*. 6: 36-44.



- Fernandez, J. M. 1993. *Fontes autotróficas de energia em juvenis de jaraqui Semaprohilodus insignis* (SCHOMBURGKI, 1841) e *curimatã. Prochilodus nigricans* AGASSIZ, 1829 (PISCES: PROCHILODONTIDAE) da Amazônia Central. Dissertação de Mestrado. INPA/FUA. Manaus. 56p.
- Fisher, T. R; Melack, J. ; Robertson, B; Hardy, E. R.; Alves, L. F. 1983. Vertical distribution of zooplankton and physico-chemical conditions during a 24-hour period in an amazon floodplain lake – Lago Calado – Brasil. *Acta Amazonica*, 13: 475-487.
- Fortier, L.; Leggett, W.C. 1982. Fickian transport and the dispersal of fish larvae in estuaries. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39: 1150-1163.
- Forsberg, B; Araujo-Lima, C.A.R.M; Martinelli, L. A. Victoria, R.L.; Bonassi, J. A. 1993. Autotrophic carbon sources for fish of the Central Amazon. *Ecology*, 74: 543-652.
- France, R. L. 1995. Source variability in  $^{15}\text{N}$  of autotrophs as a potential aid in measuring allochthony in freshwaters. *Ecography*, 18: 318-320.
- France, R. L. 1995a. Differentiation between littoral and pelagic food webs in lakes using stable carbon isotopes. *Limnology and Oceanography*, 40: 310-313.
- France, R. L. 1995b. Carbon isotopic variability in the composition pelagic foodweb of four oligotrophic lakes: feeding diversity or metabolic fractionations? *Journal of Plankton Research*. 125: 512-518.
- France, R. L.; Peters, R. H. 1997. Ecosystem differences in the trophic enrichment of  $^{13}\text{C}$  in aquatic food webs. *Can. Fish. Aquat. Sci.*, 54:1255-1258.

- Frank, K. T. 1988. Independent distributions of fish larvae and their prey natural paradox or sampling artifact? *Can. J. Fish. Aqu. Sci.*, 45: 48-59.
- Fregadolli, C. H. 1993. Seleção Alimentar das Larvas de Pacu, *Piaractus mesopotamicus* HOLMBERG, 1987 e Tambaqui, *Colossoma macropomum* Cuvier. 1818 em laboratório. *Bol. Tec. CEPTA.* 6: 1-50.
- France, R. 1995. Stable Nitrogen Isotopes in Fish: Literature Synthesis on the Influence of Ecotonal Coupling. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 41:737-742.
- France, R. L. 1995 a. Source variability in  $^{15}\text{N}$  of autotrophs as a potential aid in measuring allochthony in freshwaters. *Ecography*. 18:318-320.
- France, R; Westcott, K; del Giorgio; P. Klein, G; Klein. G; Kalff, J. 1996. Vertical foodweb structure of freshwater zooplankton assemblages estimated by stable nitrogen isotopes. *Res. Popul. Ecol.* 38:283-287.
- France, R; Westcott, K; del Giorgio; P. Klein, G; Klein. G.; Kalff, J. 1996. Vertical foodweb structure of freshwater zooplankton assemblages estimated by stable nitrogen isotopes. *Res. Popul. Ecol.*, 38: 283-287.
- France, R. L; Peters, R. H. 1997. Ecosystem differences in the trophic enrichment of  $^{13}\text{C}$  in aquatic food webs. *Can. Fish. Aquatic. Sci.* 54: 1255-1258.
- France, R. L; Cattaneo, A. 1998.  $^{13}\text{C}$  variability of benthic algae effects of water colour via modulation by stream current *Freshwater biology*, 39: 101-106.
- Forsberg, B; Araujo-Lima, C.A.R.M; Martinelli, L. A. Victoria, R.L.; Bonassi, J. A. 1993. Autotrophic carbon sources for fish of the Central Amazon. *Ecology*, 74: 543-652.

- Fry, B.; Sherr, E. B. (1984)  $^{13}\text{C}$  Measurements as Indicators of Carbon Flow in Marine and Freshwater Ecosystems. *Contrib. Mar. Sci.*, 27: 15-47.
- Fry, B. 1986. Sources of carbon and sulfur nutrition for consumers in three meromictic lakes of New York State. *Limnol. Oceanogr.*, 31: 77-88.
- Fry, B. 1991. Stable isotope diagrams of freshwater food webs. *Ecology*, 72: 2293-2297.
- Fukuhara, O. 1978. Development of Biological characters in early stages of seed production of commercially important marine fishes. In: Sindermann C. J. (Eds). *Proc. of 7th US-Japan meeting on aquaculture*. NOAA Tech Rep NMFS 10, Tokyo. pp 3-9.
- Furch, K. 1984. Water chemistry of the Amazon basin. The distribution of chemical elements among freshwaters. In: H. Sioli (Ed). *The Amazon; limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. Dr. W. Junk, Dordrecht, The Netherlands. p. 167-199.
- Furch, K.; Junk, W. J., 1997. Physicochemical Conditions in Floodplains. In: Junk, W. J. (Ed). *The Central Amazon Floodplain - Ecology of a Pulsing System*. Springer. p. 109-117.
- Gehrke, P. C. 1992. Diel abundance, migration and feeding of fish larvae (Eleotridae) in a floodplain billabong. *J. Fish Biol.*, 40: 695-707.
- Gerking, S. D. 1994. *Feeding ecology of fish*. Academic Press Inc. San Diego. 415 p.
- Ghan, D.; Sprules, W. G. 1993. Diet, prey selection, and growth of larval and juvenile burbot *Lota lota* (L). *J. Fish Biol.*, 42: 47-64.

- Goulding, M. 1980. *The Fishes and the forest: Explorations in Amazonian Natural History*. University of California Press. Berkeley, California. 280 pp.
- Guma'a, S. A. 1978. The food and the feeding of young perch, *Perca fluviatilis* in Windermere. *Fresh. Biol.*, 8:177-187.
- Grosberg, R. K.; Levitan, D. R. 1992. For adults only? Supply-side ecology and the history of larval biology. *Trends in Ecology and Evolution*. 7: 130-133.
- Gill, A. B.; Hart, P. J. B. 1994 - Feeding behaviour and prey choice of the threespine stickleback : the interacting effects of prey size, fish size and stomach fullness. *Animal Behaviour*, 47: 921-932.
- Gill, A. B. & Hart, P. J. B. 1998. Stomach capacity as a directing factor in prey size selection of three-spined stickleback. *J. Fish Biol.*, 53: 897-900.
- Gulland, J. A. (Ed). 1988. *Fish population dynamics: the implication for management*. Chichester, John Wiley and Sons. 422p.
- Hamilton, S.K.; Lewis Jr. W. M. 1992. Stable carbon and nitrogen isotopes in algae and detritus from the Orinoco River floodplain, venezuela. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 56: 4237-4246.
- Hanba, Y.T; Mori, S; Lei, T.; Koike, T.; Wada, E. 1997. Variations in <sup>13</sup>C along a vertical profile of irradiance in a temperate forest. *Oecologia*, 110: 253-261.
- Hansson, S; Hobbie, J. E; Elmgren, R; Larsson, U; Fry, B.; Johansson, S. 1997. The stable nitrogen isotope ration as a marker of food-web interations and fish migration. *Ecology*, 78: 2249-2257.
- Hardy. E. R. 1980. Composição do zooplankton em cinco lagos da Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 10: 577-609.

- Hardy, E. R. 1992. Changes in species composition of Cladocera and food availability in a floodplain lake, Lago Jacaretinga, Central Amazon. *Amazoniana*, XII :155-168.
- Hartmann, J. 1983. Two feeding strategies of young fishes. *Archiv für Hydrobiologie*, 96: 496-509.
- Henderson, P. A.; Hamilton, H. F. 1995. Standing crop and distribution of fish in drifting and attached floating meadow within an Upper Amazonian várzea lake. *J. Fish Biol.*, 47: 266-276.
- Hesslein, R. H.; Capel, D. E.; Hallard, K. A. 1991. Stable isotope of sulfur, carbon and nitrogen as indicators of trophic level and fish migration in the lower Mackenzie river basin, Canada. *Can. J. Aquat. Sci.*, 48: 2258-2265.
- Hillgruber, N.; Kloppmann, M.; Wahl, E.; von Westernhagen, H. 1997. Feeding of larval blue whiting and Atlantic mackerel: a comparison of foraging strategies. *J. Fish Biol.*, 51: 230-249.
- Houde, E. D. 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. *American Fisheries Society Symposium*, 2: 17-29.
- Houde, E. D. 1989. Comparative growth, mortality and energetics of marine fish larvae/temperature and implied latitudinal effects. *Fishery Bulletin*, 87: 471-495.
- Horeau, V.; Cerdain, P.; Champeau, A.; Richard, S. 1996. Importance des apports exogènes dans le régime alimentaire de quelques poissons de "criques" du bassin versant du fleuve Sinnamary (Guyane Française). *Revue d'Écologie (Terre Vie)*, 51: 29-41.

- Hunter, J. R. 1981. Feeding ecology and predation of marine fish larvae. *In*: Lasker, R. (Ed). *Marine Fish Larvae: Morphology, Ecology and relation to Fisheries* Washington Sea Grant Program. p. 33-77.
- Howard-Williams, C.; Junk, W. J. 1977. The chemical composition of Central Amazonian aquatic macrophytes with special reference to their role in the ecosystem. *Archives für Hydrobiologia*, 79: 446-464.
- Hyatt, K. D. 1979. *Feeding strategy*. Fish Physiology. Academic Press, 8: 71-119.
- Hyslop, E. J. 1980. Stomach contents analysis – a review of methods and their application. *J. Fish. Biol.*, 17: 411-429.
- Ikewaki, Y.; Tanaka, M. 1993. Feeding Habits of Japanese Flounder (*Paralichthys olivaceus*) Larvae in the Western Part of Wakasa Bay, the Japan Sea. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 59: 951-956.
- Jamielson, C. D. 1980. The Predatory feeding of Copepodid stages III to Adult *Mesocyclops leuckarti* (Claus). *In*: Kerfoot W.C. (Ed). *Evolution and Ecology of Zooplankton Communities, Special Symposium*, 3. Univ. Press. London, p. 518-537.
- Jenkins, P. G. 1987. Comparative diets, prey selection, and predatory impact of co-occurring larvae of two flounder species. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1987. 110: 147-170.
- Junk, W. J. 1973. Investigations on the ecology and production-biology of the “floating-meadows” (Paspalo-Echinochloetum on the Midle Amazon). II – The aquatic fauna in the root-zone of floating vegetation. *Amazoniana*, IV: 9-102.

- Junk, W.J. 1976. Faunal ecological studies in inundated areas and the definition of habitats and ecological niches. *Animal Research and Development*, 4: 47-54.
- Junk, W. J; Soares, G. M; Carvalho, F. M. 1983. Distribution of fish species in a lake of the Amazon river floodplain near Manaus (Lago Camaleão). with special reference to extreme oxygen conditions. *Amazoniana*, VII: 397-431.
- Junk, W. J. 1985. The Amazon Floodplain – a Sink or Source for Organic Carbon? *Mitt. Geol. – Paläont. Inst. Univ. Hamburg*, SCOPE/UNEP Sonderband, 58: 267-283.
- Junk, W. J.; Piedade, M. T. F. 1993. Biomass and primary-production of herbaceous plant communities in the Amazon Floodplain. *Hydrobiologia*. 263: 155-162.
- Junk, W. J.; Piedade, M. T. F. 1997. Plant Life in the Floodplain with special reference to Herbaceous Plants. *In: Junk, W. J. (Ed). The Central Amazon Floodplain - Ecology of a Pulsing System*, Springer. p. 147-185.
- Junk, W. J.; Robertson, B. A. 1997. Animal Life in the Floodplain. *In: Junk, W. J. (Ed). The Central Amazon Floodplain - Ecology of a Pulsing System*. Springer. p. 279-296.
- Karjaleinen, J.; Viljanen, M. 1992. Experimental estimation of the food intake of larvae vendance *Coregonus albula* L. under field conditions. *Hydrobiologia* 243/244: 203-209.
- Kirk, K. L. 1991. Suspended clay reduces *Daphnia* feeding rate: behavioural mechanisms. *Freshwater Biol.*, 25: 357-365.
- Knöppel, H. A. 1970. Food of Central Amazonian Fishes. *Amazoniana*, 2: 257-352.

- Korinek, V. 1984. Cladocera. In: Symoens, J. J. (Ed). *Hydrobiological survey of the Lake Bangweulu Luapula river basin*. Belgian Ministry of National Education and French Culture. Bruxelles, 117p.
- Koste, W. 1978. *Rotatoria. Die Radertiere Mitteleuropas. Ein Bestimmungswerk, begründet von Max Voigt Überordnung Monogononta*. Gebrüder Borntraeger - Berlin Stuttgart. 234 tab.
- Kronkjaer, P.; Wieland, K. 1997. Ontogenetic and environmental effects on vertical distribution of cod larvae in the Bornholm basin, Baltic sea. *Marine Ecology-Progress Series*, 154: 91-105.
- Lagler, K. F; Bardach, J. E; Miller, R. R. 1962. *Ictiology*. New York, John Wiley, 545p.
- Lazzaro, X. 1987. Feedings behaviours and seletivities, ingestion and filtering rates of planktivorous fishes. *Sciences de L'eau*, 6: 11-29.
- Lowe-McConnell, R. H. 1975. *Fish communities in tropical fresh-waters: their distribution, ecology, and evolution*, Longman Press, London. 337 p.
- Lowe-McConnell, R. H. 1987. *Ecological Studies in Tropical Fish Communities*. Cambridge, London. 382p.
- Machado-Allison, A.1977. Aspectos de la biologia de *Hoplostenuun littorale*. In: Memoria, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, 103 p (Mimeo).
- Machado-Allison, A. 1982a. *Studies on the Systematics of the Subfamily Serrasalminae (Pisces, Characidae)*. Ph.D. Thesis. The George Washington University, Washington D. C.. 267p.



- Machado Allison, A. J. 1987. *Los peces de los llanos de Venezuela. Un ensayo sobre su Historia Natural*. Univ. Central de Venezuela. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico. Caracas. 144p.
- Machado-Allison, A. 1990. Ecología de los peces de las áreas inundables de los llanos de Venezuela. *Interciência*, 15: 411-423.
- Mago-Leccia, F. 1967. Notas preliminares sobre los peces de los llanos de Venezuela, *Bol. Soc. Cienc. Nat.*, 27: 237-263.
- Mago-Leccia, F. 1970. Estudios preliminares sobre la ecología de los peces de los llanos de Venezuela. *Acta Biol. Venez.* 7: 71-102.
- Margalef, R. 1983. *Limnología*. Ediciones Omega, S.A/Platon. Barcelona. 1010p.
- Martinelli, L. A.; Victoria, R. L.; Trivelin, P.C.O.; Devol, A. H.; Richey, J. E. 1992. <sup>15</sup>N Natural abundance in plants of the Amazon river floodplain and potential atmospheric N<sub>2</sub> fixation. *Oecologia*, 90: 591-596.
- McCafferty, W. P.; Provonsha, A. V. 1983. *Aquatic Entomology. The Fishermen's and Ecologist illustrated Guide to Insects and their relatives*. Jones & Batlett Publishers. Inc. Boston. Portola Valley. 449p.
- Medina, E.; Montes, G.; Cuevas, E.; Rokzandic, Z. 1986. Profiles of CO<sub>2</sub> concentration and δ<sup>13</sup>C values in tropical rain forests of the upper Rio Negro Basin, Venezuela. *J. Trop. Ecol.*, 2: 207-217.
- Mendiola, B. R. 1974. Food of the larval Anchoveta *Engraulis ringens*. In: Blaxter J.H.S. (Ed). *Early life history of Fishes*. Springer Verlag, Berlin, p. 277-285.

- Mergulies. 1898. Size-specific Vulnerability to Predation and Sensory system Development of White Seabass, *Atractoscion nobilis*, Larvae. *Fish. Bull.*, 87: 537-552.
- Mérigoux. S.; Ponton, D. 1998. Body shape, diet and ontogenetic diet shifts in young fish of the Sinnamary River, French Guiana, South America. *J. Fish Biol.*, 52: 556-569.
- Mills, E. L.; Confer, J. L.; Kretchmer, D.W. 1986. Zooplankton Selection by Young Yellow Perch: The Influence of Light, Prey Density, and Predator Size. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 115: 716-725
- Minagawa. M.; Wada. E. 1984. Stepwise enrichment of  $^{15}\text{N}$  along food chains; further evidence and the relation between  $^{15}\text{N}$  and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48: 1135-1140.
- Miyake, Y.; Wada, E. 1967. The abundance ratio of  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  in marine environments. *Records of Oceanographic Works in Japan*. 9: 37-53.
- Mol, J.H. A. 1995. *Interespecific Competition Predation & the Coexistence of Three Closely related Neotropical Armoured Catfishes* (Siluriformes-Callichthyidae). PhD. Tesis. Department of Experimental Animal Morphology & Cell Biology, Wageningen Agricultural University (WAU). 174p.
- Nagasawa, T.; Domon, K. 1997. The early life history of kurosoi, *Sebastes schegeli* (Scorpaenidae) in the Sea of Japan. *Ichthyological Research*, 44: 237-248.
- Nascimento, F. L.; Araujo-Lima, C.A.R.M. 1993. Descrição das larvas de *Psectrogaster amazonica* e *Potamorhina altamazonica* (Curimatidae, Pisces) da Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 23: 457-472.

- Needham, J. G.; Needham P. R. 1978. *A guide to the study of Fresh-water Biology*. Holden-Day Inc., San Francisco, 131p.
- Nikolski, G. V. 1963. *The ecology of fishes*. London, Academic Press, 352p.
- O'Leary, M. H. 1981. Carbon isotope fractionations in plants. *Phytochemistry*, 20: 553-567.
- Oliveira, E. C.; Araujo-Lima, C.A.R.M. 1998. Distribuição espacial e temporal das larvas de *Mylossoma duriventre* e *M. aureum* no rio Amazonas. *Rev. Brasil. Biol.*, 58: 280-291.
- Osse, J. W. M. 1991. *Growth of fish larvae, changes in swimming, feeding and respiration*. Erasmus course. Unpublished manuscript.
- Padovani, C. R. 1992. *Determinação das fontes autotróficas de carbono para camarões em um lago de várzea da amazônia Central utilizando isótopos estáveis de carbono*. Dissertação de Mestrado, INPA/FUA. Manaus. 72p.
- Paggi, J.C. 1995. Crustacea Cladocera. In: Lopretto C. (Ed.). *Ecosistemas de Aguas Continentales. Metodologias para su estudio*. Ediciones Sur, La Plata. p. 909-951.
- Peterson, B; Fry, B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annu. Ver. Ecol. Syst.*, 18: 293-320.
- Petry, P. 1989. *Deriva de Ictioplanckton no Paraná do Rei, várzea do Careiro, Amazônia Central, Brasil*. Dissertação de Mestrado, INPA/FUA, Manaus. 68p.
- Piedade, M. T. F; Junk, W. J.; De Mello, J. A. N. 1992. A floodplain grassland of the central Amazon, 127-158. In: Long, S. P.; Jones, B. M.; Roberts, M. J (Eds).

*Primary Productivity of Grass Ecosystems of the Tropics and Sub-tropics.*

Chapman & Hall, London.

- Poulin, R.; Fitzgerald, G. J. 1989. Early life histories of three sympatric sticklebacks in a salt-marsh. *J. Fish. Biol.*, 34: 207-221.
- Rabelo, H. 1999. *A dieta e o consumo diário de alimento de Cichla monoculus na Amazônia Central*. Dissertação de Mestrado, INPA/FUA. Manaus. 40p.
- Robertson, B.; Hardy, E. R. 1984. Zooplankton of Amazonian Lakes and rivers. In: Sioli (Ed). *The Amazon – Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. Monographiae Biologicae. Junk, Dordrecht, p. 337-352.
- Sanchez-Velasco, L. 1998. Diet composition and feeding habits of fish larvae of two co-occurring species (Pisces:Callionymidae and Bothidae) in the North-western Mediterranean. *Ices Journal of Marine Science*, 55: 299-308.
- Santos, G. M. 1981. Estudos de alimentação e hábitos alimentares de *Schizodon fasciatus* Agassiz, 1829, *Rhytiodus microlepis* Kner, 1859, e *Rhytiodus argenteofuscus* Kner, 1859, do Lago Janauacá-AM, *Acta Amazônica*. 11: 267-283.
- 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 Amazonica*, 12: 713-739.
- Sazima, I; Zamprogno, C. 1985. Use of water hyacinths as shelter, foraging place, and transport by young piranhas. *Serrasalmus spilopleura*. *Environmental Biology of Fishes*, 12: 237-240.

- Schwassmann, H. O. 1978. Times of annual spawning and reproductive strategies in Amazonian fishes. *In: Thorpe, J. E. (Ed). Rhythmic Activity of Fishes.* London, Academic Press. p. 187-200.
- Schoeninger, M. J; DeNiro, M.J; Taber, H. 1983. Stable nitrogen isotope ratios of bone collagen reflect marine and terrestrial components of prehistoric human diet. *Science*, 220: 1381-1383.
- Sherman, K.; Smith, W.; Morse, W.; Berman, M.; Gree, J.; Ejsymont, L. 1984. Spawning strategies of fishes in relation to circulation, phytoplankton production, and pulses in zooplankton of the northeastern United States. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 18: 1-19.
- Shirota, A . 1970. Studies on the mouth size of fish larvae. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 36: 353-368.
- Shoji, J; Kishida, T.; Tanaka, M. 1997. Piscivorous habits of Spanish mackerel larvae in the Seto Inland Sea. *Fish. Science*, 63: 388-392.
- Smith, B. N.; Espstein, R.; 1971. Two categories of  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ratios for higher plants. *Plant Physiology*, 47: 3380-384.
- Snyder, D. E. 1983. Fish eggs and larvae. *In: Nielsen. L. A; Johnson, D. L. (Ed). Fisheries Thechniques.* Bethesda, MD: The American Fisheries Society. p. 165-197.
- Suárez-Mera, P. A. 1980. *Atlas das algas do reservatório da Hidrelétrica de Curuá-Una - Santarém (PA).* CNPq. Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico. INPA. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. 79p.

- Sumida, B. Y.; Moser, G. H. 1984. Food and Feeding of Bocaccio (*Sebastes paucispinis*) and comparison with Pacific Hake (*Merluccius productus*) larvae in the California Current. *CalCOFI Rep.*, XXV: 112-118.
- Sutela, T.; Huusko, A. 1994. Digestion of zooplankton in the alimentary tract of vendace (*Coregonus albula*) larvae. *J. Fish Biol.*, 44: 591-596.
- Sutton, T. M.; Bowen, S. H. 1994. Significance of Organic detritus in the diet of larval lampreys in the Great Lakes Basin. *Can. J. Fish. Aq. Sci.*, 51: 2380-2387.
- Swedberg, D. V.; Walburg, C. H. 1970. Spawning and early life history of the freshwater drum in Lewis and Clark lake, Missouri river. *Trans. Amer. Fish Soc.*, 99: 560-570.
- Theilacker, G.; Dorsey, K. 1980. Larval fish diversity, a summary of laboratory and field research. UNESCO, *International Oceanographic Committee Workshop*, 36: 362-365.
- Threlkeld, S. T.; Soballe, D. M. 1988. Effects of mineral turbidity on freshwater plankton communities: three exploratory tank experiments of factorial design. *Hydrobiologia*. 159: 223-236.
- Tiezen, L. L.; Bouton, T. W.; Tesdahl, K. G.; Slade, N. A. 1983. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: Implications for <sup>13</sup>C analysis of diet. *Oecologia*. 57:32-37.
- Turner, J. T.; Tester, P. A. (1992). Zooplankton feeding ecology: bacterivory by metazoan microzooplankton. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 160: 149-167.

- Vander zanden, M. J.; Rasmussen, J. B. 1996. A trophic position model of pelagic food webs: impact on contaminant biomagnification in lake trout. *Ecol. Monogr.* 66: 451- 477.
- Vander Zanden, M. J; Cabana, G. & Rasmussen, J. B. 1997. Comparing Trophic position of freshwater fish calculated using stable nitrogen isotope ratios  $\delta^{15}\text{N}$  and literature dietary data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54: 1142-1158.
- Waichman, A.V. 1995. *Autotrophic carbon sources for bacteria in a "várzea"lake of Central Amazon*. Master of Sciences Thesis. INPA/UA. Manaus. 63p.
- Wainwright, P. C.; Richard, B. A. 1995. Predicting patterns of prey use from morphology of fishes. *Environ. Biol. of Fishes.* 44: 97-113.
- Watanabe, Y.; Saito, H. 1998. Feeding and growth of japanese sardines in the Pacific waters of Central Japan. *J. Fish Biol.*, 52: 519-53.
- Webb, P. W.; Weihs, D. 1986. Functional Locomotor Morphology of Early Life History Stages of Fishes. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 115: 115-127.
- Weber, G. E. 1997. Modelling Nutrient Fluxes in Floodplain Lakes. In: Junk, W. J. (Ed). *The Central Amazon Floodplain - Ecology of a Pulsing System*. Springer. p. 109-117.
- Welcomme, R. 1975. The fisheries ecology of African Floodplains. CIFA Tech. Pap. 3, 51 p.
- Welcomme, R. 1985. "River Fisheries". *FAO Fisheries Technical Paper*, 262: 1-330.
- Werner, E. E.; Hall, D. J. 1974. Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis machrochirus*). *Ecology*, 55: 1042-1052.



- Westneat, M. W. 1995. Phylogenetic systematics and biomechanics in ecomorphology. *Environ. Biol. of Fishes*, 44: 263-283.
- Winemiller, K. O. 1989. Ontogenetics diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuelan Llanos. *Environ. Biol. of Fishes*, 26: 177-199.
- Winemiller, K. O.; Polis, G. A. 1995. Food Webs: What Cant They Tell Us About the World? In: G. A. Polis; K. O. Winemiller(Eds). *Food Webs: Integration of patterns and dynamics*. Chapman and Hall. New York. p. 1-22.
- Winemiller, K. O; Jepsen, D. B. 1998. Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *J. Fish Biol.*, 53(Suppl. A): 267-296.
- Wootton, R. J. 1990. *Ecology of Teleost Fishes*. Chapman & Hall, London. 404p.
- Yin, M. C.; Blaxter, J. H. S. 1986. Morphological changes during growth and starvation of larval cod (*Gadus morhua* L.) and flounder (*Paralichthys flesus*). *J. Exper. Mar. Biol. Ecol.*, 104: 215-228.