

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

FONTES AUTOTRÓFICAS DE ENERGIA DE PEIXES DE
IMPORTÂNCIA COMERCIAL DO LAGO GRANDE,
MANACAPURU-AM, BRASIL.

DANIEL PINTO BORGES

MANAUS
2011

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

DANIEL PINTO BORGES

FONTES AUTOTRÓFICAS DE ENERGIA DE PEIXES DE
IMPORTÂNCIA COMERCIAL DO LAGO GRANDE,
MANACAPURU-AM, BRASIL.

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

Orientadora: Dra. Ana Cristina Belarmino de Oliveira

Manaus

2011

Ficha Catalográfica

Ficha catalográfica elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

Borges, Daniel Pinto
B732f Fontes autotróficas de energia de peixes de importância
comercial do lago Grande, Manacapuru-AM, Brasil. / Daniel Pinto
Borges. 2011
61 f.: il. color; 31 cm.

Orientadora: Ana Cristina Belamino de Oliveira
Dissertação (Mestrado em Ciências Pesqueiras nos Trópicos) -
Universidade Federal do Amazonas.

1. várzea. 2. ictiofauna. 3. isótopos estáveis . 4. fontes
autotróficas de energia. I. Oliveira, Ana Cristina Belamino de II.
Universidade Federal do Amazonas III. Título

DANIEL PINTO BORGES

FONTES AUTOTRÓFICAS DE ENERGIA DE PEIXES DE
IMPORTÂNCIA COMERCIAL DO LAGO GRANDE,
MANACAPURU-AM, BRASIL.

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

Aprovado em 14 de setembro de 2011.

BANCA EXAMINADORA

Dr. Maria Gercilia Mota Soares
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

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

Dr. Bruce Gavin Marshall
Universidade Federal do Amazonas

Aos meus pais Borges e Luiza, minha irmã Daniela, minha namorada Rafaely e minha Tia Celeste (em memória), pelo sacrifício, apoio, dedicação e confiança nos meus estudos, principalmente pelo estímulo dado para concretização de mais uma vitória na minha vida.

AGRADECIMENTOS

- Em primeiro lugar agradeço a Deus, São José Operário e Nossa Senhora da Conceição aos quais nas horas difíceis de minha vida ouviram minhas orações e me ajudaram a solucionar os problemas e a pular os obstáculos.
- Aos meus pais Borges e Luiza, minha Irmã Daniela e a tia Celeste pelos momentos de companheirismo, amizade, carinho, amor, força e desabafos.
- A família Lameira em especial a Rafaely das Chagas Lameira (minha namorada) pelas palavras de apoio e carinho nos momentos de estresse e tristeza causados pela pós.
- A Professora Dra. Ana Cristina Belarmino de Oliveira minha orientadora e “Mãe científica” pela confiança na minha capacidade, força e pela dedicação e carinho dado por ela.
- A todos os professores do Programa de Pós-graduação em Ciências Pesqueiras nos Trópicos, pelos ensinamentos, críticas e sugestões, aqui vai o meu agradecimento e o meu muito obrigado.
- Aos meus colegas de turma de 2009: Alfredo Borie, Renata Veiga, Heitor Thury, Maria de Oliveira, Ronã Freitas e Rafael Freitas pela amizade, companheirismo e ajuda durante esses dois longos anos.
- Ao Prof. Pedro Amoedo pela ajuda nas análises e interpretações dos resultados estatísticos.
- Aos colegas do Laboratório LAMPAQ: Ronã Freitas, Fabiane Santos, Jesaías Costa, Missilene Ferreira, Rhayllesson Cruz, André Aranha, Wallon Viana, Felipe Azevedo e Vanessa Altino pela amizade, companheirismo e ajuda nas horas difíceis e momentos de tensão.

- A todos que de uma forma ou de outra, direta ou indiretamente, contribuíram para a conclusão desse curso, e também aqueles que o dificultaram, pois me ensinaram a crescer e a vencer.

AGRADEÇO

“Que os nossos esforços desafiem as impossibilidades. Lembrai-vos que as grandes proezas da história foram conquistas daquilo que parecia impossível”

Charles Chaplin

RESUMO

As áreas de várzea da região Amazônica apresentam uma ictiofauna abundante e diversificada, sustentando a atividade de maior importância da região, a pesca. Essas áreas sofrem variações sazonais no nível das águas, fazendo com que haja uma variação na disponibilidade e diversidade de alimento nos períodos de seca e cheia para as espécies. Este trabalho investigou as fontes autotróficas de energia de peixes de importância comercial do lago Grande. As amostras dos peixes e as fontes autotróficas de energia foram coletadas nos períodos de seca e cheia do lago Grande, Manacapuru, AM, Brasil. Foram determinadas a composição isotópica de C e N do músculo dorsal dos peixes e das fontes autotróficas (fitoplâncton/seston, macrófitas aquáticas C₃ e C₄ e plantas da floresta alagada). Para o cálculo das estimativas das contribuições das fontes autotróficas de energia utilizou-se o modelo de mistura com múltiplas fontes através do programa computacional Isosource. Na seca coletaram-se amostras de fitoplâncton/seston, macrófita C₃ e macrófita C₄ com valores médios de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ de -34,9‰ ($\pm 0,6$) e 5,9‰ ($\pm 0,5$); -29,3‰ ($\pm 1,6$) e 7,1‰ ($\pm 1,5$) e -12,7‰ ($\pm 0,4$) e 8,4‰ ($\pm 1,3$), respectivamente. No período de cheia coletaram-se amostras de fitoplâncton/seston, macrófitas C₃, macrófitas C₄ e plantas da floresta alagada com valores médios de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ de -31,8‰ ($\pm 0,3$) e 6,1‰ ($\pm 0,2$), -29,3‰ ($\pm 1,5$) e 3,6‰ ($\pm 1,6$), -11,3‰ ($\pm 0,1$) e 6,6‰ ($\pm 2,9$), -29,1‰ ($\pm 1,5$) e 3,3‰ ($\pm 1,9$), respectivamente. As espécies de peixes nos períodos de seca e cheia apresentaram uma faixa de variação de $\delta^{13}\text{C}$ de -27,4‰ a -34,7‰ e de $\delta^{15}\text{N}$ de 2,5‰ a 11,9‰. Para os cálculos das estimativas das contribuições das fontes autotróficas foi necessário unir as fontes macrófitas C₃ e plantas da floresta alagada, pois essas apresentaram valores isotópicos de carbono e nitrogênio similares, passando esse grupo a ser definido como macrófitas C₃/plantas da floresta alagada. As estimativas da contribuição das fontes autotróficas no período de seca demonstraram que *O. bicirrhosum*, *P.*

nigricans, *Astronotus* sp. e *C. macropomum* possuem como fonte de maior contribuição o fitoplâncton/seston, com valores de contribuição de 54,6%, 98,3%, 70,4% e 94,7%, respectivamente. A única espécie que apresentou macrófitas C₃ no período de seca como fonte de maior contribuição foi a *P. brachypomus* com 48,4%. No período de cheia *Astronotus* sp. continuou tendo o fitoplâncton/seston como fonte de maior contribuição (84,0%), enquanto *C. macropomum* e *P. brachypomus* apresentam as macrófitas C₃/plantas da floresta alagada com 48% e 82,5%, respectivamente. As espécies *C. monoculus*, *M. duriventre*, *P. squamosissimus*, *P. nattereri* apresentaram como fonte autotrófica de energia durante os períodos de estudo as macrófitas C₃/plantas da floresta alagada como fonte de maior contribuição, com valores de 64,6%, 96%, 50% e 80,5%, respectivamente. A espécie *H. malabaricus* durante os períodos de estudo apresentou o fitoplâncton/seston como fonte de maior contribuição para a espécie (46,1%). A investigação das fontes autotróficas de energia demonstrou que para as espécies *O. bicirrhosum* e *P. nigricans* o fitoplâncton/seston foi a fonte de maior importância para as espécies no período de seca. As espécies *C. monoculus*, *M. duriventre*, *P. squamosissimus* e *P. nattereri* não mudaram sua fonte autotrófica de energia durante os períodos de estudo apresentando como fonte de maior importância para sua biomassa as macrófitas C₃/plantas da floresta alagada. As espécies *Astronotus* sp. e *H. malabaricus* não mudaram também sua fonte autotrófica de energia durante os períodos de estudo apresentando o fitoplâncton/seston como fonte de maior importância. Entre as espécies estudadas somente as espécies *C. macropomum* e *P. brachypomus* mudaram sua fonte autotrófica de energia. Na cheia apresentaram as macrófitas C₃/plantas da floresta alagada, na seca *C. macropomum* o fitoplâncton/seston e *P. brachypomus* as macrófitas C₃ como fonte de maior importância.

Palavras chave: Várzea, ictiofauna, isótopos estáveis e fontes autotróficas de energia.

ABSTRACT

The lowland areas of the Amazon region have an abundant and diverse ichthyofauna, supporting the activity of major importance in the region, fishing. These areas suffer from seasonal variations in water levels, so that there is a change in the availability and diversity of food in periods of high and low water for the species. This study investigated autotrophic energy sources commercially important fish of the Grande Lake. Samples of fish and autotrophic energy sources were collected during periods of drought and flood season with the Grande Lake, Manacapuru, Amazonas, Brazil. We determined the isotopic composition of C and N of the dorsal muscle of fish and autotrophic sources (phytoplankton/seston, macrophytes C₃ and C₄ and plants the flooded forest). To calculate the estimates of the contributions of autotrophic energy sources, we used the mixture model with multiple sources through the computer program Isosource. During the dry season samples were collected phytoplankton/seston, macrophyte C₃ and macrophyte C₄ with average values of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of -34.9‰ (± 0.6) and 5.9‰ (± 0.5), -29.3‰ (± 1.6) and 7.1‰ (± 1.5) and -12.7‰ (± 0.4) and 8.4‰ (± 1.3), respectively. In flood period samples were collected phytoplankton/seston, macrophytes C₃, macrophyte C₄ and plants of the flooded forest with average values of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and -31.8‰ (± 0.3) and 6.1‰ (± 0.2), -29.3‰ (± 1.5) and 3.6‰ (± 1.6), -11.3‰ (± 0.1) and 6.6‰ (± 2.9) and -29.1‰ (± 1.5) e 3.3‰ (± 1.9), respectively. The fish species during dry periods and had a full range of variation of $\delta^{13}\text{C}$ of -27.4 ‰ – -34.7 ‰ and $\delta^{15}\text{N}$ of 2.5 ‰ – 11.9 ‰. For the calculations of estimates of the contributions of autotrophic sources was necessary to combine the sources macrophytes C₃ and plants of the flooded forest, as these had isotopic values similar carbon and nitrogen, from this group to be defined as macrophytes C₃/plants of the flooded forest. Estimates of the contribution of autotrophic sources during the dry season showed that *O. bicirrhosum*, *P.*

nigricans, *Astronotus* sp. and *C. macropomum* have greater contribution as source of phytoplankton/ seston, with contribution values of 54.6%, 98.3%, 70.4% and 94.7%, respectively. The only species that showed macrophytes C₃ during the dry season as source of greatest contribution was to *P. brachypomus* of 48.4%. *Astronotus* sp. continued with the phytoplankton/ seston as source of greater contribution (84.0%), while *C. macropomum* and *P. brachypomus* present macrophytes C₃/plants of the flooded forest with 48% and 82.5%, respectively. The species *C. monoculus*, *M. duriventre*, *P. squamosissimus*, *P. nattereri* presented as autotrophic source energy of during periods of study of the macrophytes C₃/plants of the flooded forest as source of major contribution, with values of 64.6%, 96%, 50% and 80.5%, respectively. The species *H. malabaricus* during the study periods presented phytoplankton/ seston as source of greater contribution to the species (46.1%). The investigation of autotrophic energy sources for the species showed that *O. bicirrhosum* and *P. nigricans* phytoplankton/ seston was the source of greatest importance for the species in the dry season. The species *C. monoculus*, *M. duriventre*, *P. squamosissimus* and *P. nattereri* not changed its autotrophic energy source of during periods of study presented as source of greater importance to the biomass of the macrophytes C₃/plants of the flooded forest. The species *Astronotus* sp. and *H. malabaricus* also have not changed their autotrophic energy source during periods of study by presenting the phytoplankton/ seston as source of greater importance. Among the species studied only the species *C. macropomum* and *P. brachypomus* changed its autotrophic source energy. In the period of high waters had the macrophytes C₃/plants of the flooded forest. During the dry season *C. macropomum* phytoplankton/ seston and *P. brachypomus* the macrophytes C₃ as source of greater importance.

Keywords: Floodplain, ichthyofauna, stable isotopes, autotrophic energy sources.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Imagem do Satélite Land Sat da área de coleta, em maio 2008.....	30
Figura 2. Área de estudo no período de águas baixas (seca), em novembro de 2007.....	30
Figura 3. Área de estudo no período de águas altas (cheia), em maio de 2007.....	31

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1. Valores médios e desvio padrão de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ das fontes autotróficas de energia coletadas no lago Grande (Manacapuru, AM) nos períodos de seca e cheia.....**40**
- Tabela 2. Número de exemplares (N), valores médios (\bar{x}) de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$, valores médios (\bar{x} CP) do comprimento padrão e resultado da análise multivariada (Teste de Wilks) das espécies de maior importância comercial do lago Grande, Manacapuru, AM, coletados no período de seca e cheia.....**42**
- Tabela 3. Percentual das contribuições mínimas – máximas (médias) das fontes autotróficas de energia para os peixes de importância comercial do lago Grande, Manacapuru, AM, no período de seca (MC₃=Macrófitas C₃; MC₄=Macrófitas C₄ e FS=Fitoplâncton/seston).....**45**
- Tabela 4. Percentual das contribuições mínimas – máximas (médias) das fontes autotróficas de energia para os peixes de importância comercial do lago Grande, Manacapuru, AM, no período de cheia e seca/cheia (anual) (MC/PFA=Macrófitas C₃/Plantas da floresta alagada; MC₄=Macrófitas C₄ e FS=Fitoplâncton/seston).....**46**

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	16
2. OBJETIVOS	19
2.1 Objetivo Geral	19
2.2 Objetivos específicos	19
3. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	20
3.1 Fundamentação para o uso dos isótopos estáveis	20
3.2 Ecologia alimentar de peixes	22
3.3 Modelos de determinação de fontes de energia	23
3.4 Utilização dos modelos de determinação de fontes de energia na região Amazônica	26
4. MATERIAL E MÉTODOS	29
4.1 Localização da área de estudo	29
4.2 Espécies estudadas	31
4.3 Coletas	32
4.3.1 Peixes	32
4.3.2 Fontes autotróficas de energia dos peixes	33
4.4 Preparação das amostras	34
4.4.1 Peixes	34
4.4.2 Fontes autotróficas de energia	35
4.5 Análise isotópica	35
4.6 Determinação da contribuição das fontes autotróficas de energia	36
4.7 Análises estatísticas	36
5. RESULTADOS	38
5.1 Caracterização isotópica das fontes autotróficas de energia	38
5.2 Caracterização isotópica das espécies de peixes	41
5.3 Contribuição relativa das fontes autotróficas de energia	42
6. DISCUSSÃO	47
7. CONCLUSÃO	55
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	56

1. INTRODUÇÃO

Os lagos de várzea apresentam uma ictiofauna abundante e diversificada que sustenta a atividade econômica de importância na região Amazônica, a pesca (Batista, 1998). Esses lagos apresentam variação sazonal no nível das águas, com períodos bem definidos de seca e cheia de fundamental importância para os organismos, balanço de nutrientes, cadeia alimentar e ciclo de energia (Junk, 1984).

Na seca as condições ambientais obrigam muitas espécies de peixes a migrarem em busca de outros locais, por causa da retração das águas, aumentando a competição por espaço e alimento. Mesmo sob essas condições, várias espécies permanecem nos lagos, não efetuando deslocamentos (Goulding, 1980). Na época de cheia, o aumento da área alagada favorece a exploração de vários habitats, incrementando potencialmente o espectro alimentar dos peixes (Soares et al., 1986). Desta forma, a dinâmica das águas faz com que haja uma variação de disponibilidade e diversidade de alimento nos períodos de seca e cheia para as espécies (Lowe-McConnel, 1999).

A paisagem amazônica vem sofrendo grandes modificações resultantes do desmatamento, das atividades agropecuárias e do desenvolvimento urbano que ocorrem na região. A retirada da floresta primária, seja para exploração de madeira ou para outros usos da terra, principalmente para a criação de gado e atividades agrícolas (Fearnside, 2005), pode promover mudanças físicas, químicas e biológicas nos cursos de água adjacentes, que afetam a estrutura e funcionamento dos ecossistemas (Townsend e Riley, 1999).

Diversos trabalhos de ecologia alimentar de peixes em lagos de várzea têm sido realizados, gerando informações científicas para o entendimento das complexas relações tróficas nos ecossistemas aquáticos Amazônicos (Soares et al, 1986; Goulding e Carvalho, 1982, Yamamoto et al., 2004). A grande maioria desses trabalhos são realizados utilizando o método de análise de conteúdo estomacal. Esse método é restritivo e difícil de interpretar,

pois em cadeias alimentares aquáticas os organismos não utilizam somente itens alimentares macroscópicos (Levey e Karasov, 1994), o que impossibilita conclusões mais precisas sobre a importância das fontes de energia, e principalmente sobre o seu verdadeiro papel na nutrição das espécies (Oliveira, 2003).

A metodologia que dimensiona as fontes de energia e as relações entre os organismos que sustentam a base da cadeia alimentar é a metodologia isotópica. Essa metodologia compara a variação natural entre os isótopos estáveis de elementos químicos como o $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ e $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ na matéria orgânica. A variação natural reflete um sinal específico para cada matéria orgânica. As reações físicas, químicas e/ou biológicas por que passam a matéria orgânica, promovem a discriminação de um dos isótopos, resultando no enriquecimento ou deplecionamento da matéria orgânica transformada (Martinelli et al, 1988). O uso de isótopos estáveis baseia-se no fato de que a composição isotópica varia de uma forma previsível, conforme o elemento se move entre os mais diversos compartimentos de um ecossistema (Martinelli et al., 2009).

Na Amazônia vários trabalhos têm sido realizados com a metodologia isotópica (Araújo-Lima et al., 1986; Martinelli et al., 1992; Forsberg et al., 1993; Leite, 2000; Benedito-Cecílio et al., 2000; Oliveira, 2003; Oliveira et al., 2006) contribuindo com informações de fontes de energia, que podem ser utilizadas como subsídio para o monitoramento e manejo dos recursos pesqueiros e o uso racional dos estoques (Christensen e Moore, 2009).

O lago Grande (local do presente estudo) está localizado numa área que vem sofrendo grande pressão antrópica, seja pelo desmatamento, pesca comercial, criação de gado e com a passagem dos dutos do Gasoduto Coari-Manaus. Para conhecer e entender os efeitos destas atividades nos ecossistemas aquáticos são necessárias informações científicas que possam ser

utilizadas para minimizar os possíveis danos ao meio ambiente e principalmente para realizar manejo efetivo da ictiofauna.

Neste contexto, este trabalho investigou as fontes autotróficas de energia de peixes de importância comercial do lago Grande em Manacapuru, Amazonas, Brasil, gerando informações das relações tróficas entre os organismos e a base da cadeia alimentar, que poderão ser utilizadas para o monitoramento e subsídio de manejos de populações de peixes na região.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo Geral

Investigar as fontes autotróficas de energia de peixes de importância comercial do lago Grande em Manacapuru, Amazonas, Brasil, gerando informações das relações tróficas entre os organismos e a base da cadeia alimentar.

2.2 Objetivos específicos

a) Identificar as principais fontes de energia disponíveis aos peixes comerciais no lago Grande nos períodos de seca e cheia;

b) Determinar a composição isotópica em C e N das fontes alimentares dos peixes comerciais nos períodos de seca e cheia;

c) Determinar a composição isotópica em C e N das principais espécies de peixes comerciais do lago Grande nos períodos de seca e cheia;

d) Estimar a contribuição relativa das fontes autotróficas de energia das principais espécies de peixes comerciais do lago Grande nos períodos de seca e cheia.

3. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

3.1 Fundamentação para o uso dos isótopos estáveis

A composição isotópica da matéria orgânica é mensurada ou detectada pelo espectrômetro de massa sendo expressa pela razão entre o isótopo raro (pesado) e o isótopo mais abundante (leve), em relação a um padrão. Estas razões são expressas pela notação δ , onde resultam em números pequenos da ordem de 10^{-2} . Esses resultados são multiplicados por mil, passando ser denominados como partes por mil ou ‰. Os padrões utilizados são fixos para cada elemento químico. Para o carbono, é o Pee dee Belamite (PDB), que foi extraído de uma formação Peedee da Carolina do Sul (EUA) e para o nitrogênio, utiliza-se o ar atmosférico.

A utilização de isótopos estáveis em estudos de ecologia alimentar tem como condições básicas que as fontes que compõe a dieta do animal investigado possuam valores isotópicos distintos. Em ecossistemas aquáticos, as fontes autotróficas de energia utilizadas pelos animais são as vegetações aquáticas e as terrestres (direta ou indiretamente) (Bouton, 1991; Forsberg et al, 1993).

As plantas de acordo com os processos fotossintéticos (C_3 , C_4 e CAM) se diferenciam quanto a discriminação isotópica do carbono. As plantas C_3 reduzem o CO_2 para fosfoglicerato (um composto de três carbonos) através da enzima RuBP carboxilase. Essa enzima discrimina o ^{13}C , resultando em valores de $\delta^{13}C$ relativamente mais leve (mais negativos), entre -32 e -20‰, com média de -27‰. As plantas C_4 reduzem o CO_2 a ácido aspártico ou ácido málico, ambos compostos por quatro carbonos, através da enzima PEP carboxilase. Tal enzima não discrimina o ^{13}C como RuBP carboxilase. Assim, plantas C_4 têm valores de $\delta^{13}C$ relativamente mais pesado (mais positivos). Esses valores variam entre -17 e -9‰, com média de -12‰ (Bouton, 1991). Nas plantas CAM, as enzimas de carboxilação

são as mesmas utilizadas no ciclo C_4 , porém a atividade enzimática é dependente da luminosidade. À noite, o CO_2 é capturado pela PEP-carboxilase, e o malato formado pela carboxilação do oxaloacetato é armazenado no vacúolo, e durante o dia, o malato formado pela carboxilação é transportado ao citoplasma, sendo descaboxilado, e o CO_2 é fixado por meio do ciclo C_3 . Portanto, as plantas CAM apresentam valores isotópicos intermediários entre as plantas C_3 e C_4 (Ometto et al., 2005). Entretanto, as plantas C_3 e C_4 apresentam valores de $\delta^{13}C$ suficientemente distintos de forma a não sofrer sobreposição, o que favorece a utilização do método de isótopos estáveis para distingui-las como fontes diferenciadas (Boutton, 1991; Lajtha e Marshall, 1994).

O fitoplâncton, embora de metabolismo semelhante das plantas de via fotossintética C_3 , são produtores primários mais empobrecidos. Enquanto as outras plantas C_3 utilizam o CO_2 atmosférico (-8‰) como substrato, o fitoplâncton utiliza preferencialmente o CID (carbono inorgânico dissolvido) (Boutton, 1991). O fitoplâncton é a fonte de carbono mais negativa nos lagos de várzea da região Amazônica, variando entre -40 a -30 , com média de -33‰ (Araújo-Lima et al., 1986; Forsberg et al., 1993). Nas áreas alagadas do rio Orinoco, pode alcançar valores médios mais negativos, próximos a -38‰ (Hamilton et al., 1992).

A variação dos valores $\delta^{15}N$ em plantas é devido à forma de fixação de N_2 em sistemas terrestres. Isto ocorre devido ao fato de que no solo o nitrogênio é geralmente mais abundante em ^{15}N do que no N_2 atmosférico, de modo que plantas que utilizam o nitrogênio do solo (nitrogênio inorgânico como amônia ou nitrato) são mais enriquecidas em ^{15}N do que plantas que obtém o nitrogênio da atmosfera por meio da fixação simbiótica. Portanto, classificam-se as plantas em fixadoras e não-fixadoras de N_2 atmosférico. Plantas que fixam N_2 atmosférico apresentam valores de $\delta^{15}N$ próximos aos do N_2 atmosférico, ou seja, valores mais empobrecidos, enquanto plantas não-fixadoras de N_2 atmosférico apresentam valores de $\delta^{15}N$

mais enriquecidos, devido as variações isotópicas da amônia e do nitrato do solo (DeNiro e Epstein, 1981).

A metodologia isotópica, através dos isótopos de carbono e nitrogênio vem sendo utilizada como uma ferramenta para determinar as fontes de energia e as interações na cadeia alimentar dos ecossistemas de água doce (Peterson e Fry, 1987). A determinação das fontes de energia autotrófica é realizada através do $\delta^{13}\text{C}$ e as inferências sobre as relações tróficas dos consumidores com a sua dieta através do $\delta^{15}\text{N}$ (Vander-Zanden et al., 1997).

3.2 Ecologia alimentar de peixes

O estudo de ecologia alimentar de uma população de peixes auxiliam na compreensão e na investigação do funcionamento do ecossistema (Rosecchi e Nouaze, 1987). Podendo esse estudo ser realizado através das metodologias da análise de conteúdo estomacal e isótopos estáveis. A análise de conteúdo estomacal fornece informações importantes sobre a atividade alimentar e o índice de importância alimentar dos peixes. Essa metodologia é realizada através de observações diretas, sendo determinados os alimentos que se encontram no trato digestivo dos peixes (Kawakami e Vazzoler, 1980).

As análises de conteúdo estomacal, apesar de apresentarem resultados importantes sobre as relações tróficas dos peixes, esclarecem apenas a dieta aparente, e não a real contribuição das fontes ao tecido muscular (Araújo-Lima et al., 1986). Com esse método é difícil inferir com exatidão quais e quanto das fontes disponíveis no seu habitat são importantes para a manutenção dos estoques das espécies (Oliveira, 2003).

Diferentemente da análise de conteúdo estomacal, a análise de isótopos estáveis permite estimar as fontes autotróficas de energia e as relações entre os organismos que sustentam a base da cadeia alimentar (Lopes e Benedito-Cecílio, 2002).

Vander-Zanden et al. (1997) trabalhando no leste da América do Norte compararam os resultados de análise de conteúdo estomacal com análise de isótopos estáveis, a fim de verificar qual método melhor identificava os níveis tróficos dos peixes. Esses autores concluem que ao utilizar dados de conteúdo estomacal os resultados gerados fornecem informações momentâneas, não determinando informações do seu ciclo de vida, além disso, que a metodologia isotópica necessita de informações básicas da análise de conteúdo estomacal para conclusões mais precisas.

Diversos trabalhos têm sido realizados na Amazônia (Leite et al., 2002; Oliveira, 2003, Oliveira et al., 2006, Marshall et al., 2007; Santos, 2009; Soares, 2010) complementando os resultados de análise de conteúdo estomacal dos peixes. Essas informações geradas pela análise de isótopos estáveis podem ser usadas para determinar padrões, comparar processos de diferentes áreas, e determinar os efeitos de alterações, causados principalmente pela pressão antrópica (Minshall e Rugenski, 2007). Além disso, permite investigar de forma mais precisa dentre os alimentos consumidos, qual realmente está sendo incorporado na sua biomassa (Araújo-Lima et al, 1986).

As vantagens no uso dessa metodologia são as melhores compreensões dos elos dos componentes do ecossistema, fornecendo informações importantes dos processos físicos e biológicos que acarretam em variações na abundância natural dos isótopos (Pereira e Benedito-Cecílio, 2007), oferecendo conhecimentos científicos que ajudam a nortear o manejo e a conservação dos recursos pesqueiros.

3.3 Modelos de determinação de fontes de energia

Para metodologia de isótopos estáveis diferentes modelos foram propostos para estimar a contribuição das fontes de energia dos animais. Os modelos foram sofrendo correções e adaptações para tentar ajustar os diferentes ecossistemas e os números de fontes investigadas.

O modelo mais simples utilizado para determinar a contribuição das fontes de energia foi o balanço de massas ou diluição isotópica, onde se utiliza apenas um isótopo como indicador do carbono. Este modelo compara os valores de carbono de duas fontes de energia com o valor de carbono do animal (Martinelli, 1988).

Kline et., (1993) propuseram o uso de dois isótopos (C, N) para determinar a contribuição de três fontes de energia. A partir da utilização do cálculo da distância euclidiana relacionando graficamente os valores de C e N da fonte com o do animal, partindo do princípio de que a contribuição de cada fonte para a dieta do animal é inversamente proporcional à distância entre os valores de composição isotópica da fonte e do animal.

Phillips e Gregg (2001) desenvolveram o modelo de mistura linear com uso de cálculo de matrizes para solucionar equações com três variáveis, utilizando dois isótopos para determinar a contribuição de três fontes, partindo do pressuposto que a composição isotópica dos tecidos do produto (animal) é igual à média ponderada da composição isotópica dos componentes da dieta. Posteriormente, Phillips (2001) testou o desempenho do modelo de mistura linear e aquele proposto pelo Kline et., (1993). Concluindo que não se pode utilizar a distância euclidiana para quantificar a contribuição de fontes e que ao utilizar o modelo de mistura linear deve-se levar em consideração os fracionamentos que ocorrem entre o animal e as possíveis fontes.

Phillips e Koch (2002) realizaram alguns ajustes no modelo de mistura linear, que resultou no modelo de mistura linear de concentração ponderada, onde foram inseridas nesse modelo fontes de variações, as diferenças no sinal isotópico entre as fontes e a concentração elementar dos isótopos usados. Este modelo permite determinar, mais precisamente, a contribuição das fontes alimentares, com contribuição fracional para espécie em biomassa, carbono e nitrogênio.

Finalmente, Phillips e Gregg (2003) ampliaram o modelo de mistura linear proposto por Phillips e Gregg (2001), e propuseram o modelo de mistura com múltiplas fontes, para ser usado em sistemas considerados complexos, ou seja, sistemas que apresentam acima de três fontes de contribuição. Sendo assim, foi elaborado um programa computacional denominado Isosource 1.3.1, com a finalidade de facilitar a utilização do modelo. Para utilizar o programa é necessário a utilização de incrementos (1 ou 2%) e de tolerância (0,1%). Os incrementos têm a finalidade de impor limites para cada valor de contribuição testado. Todas as possíveis combinações das fontes que estão contribuindo aos peixes (0-100%) são examinadas conforme os valores de incrementos fornecidos (1 ou 2%). Ao iniciar os cálculos de contribuição no programa resultam dois resultados, sendo denominados de previstos e observados. Posteriormente há uma comparação entre os resultados a fim de verificar se eles são iguais ou estão dentro do valor de tolerância (0,1%). Em caso de igualdade ou dentro da tolerância são geradas estimativas de contribuição de cada fonte.

Dentre os vários modelos que foram sofrendo ajustes, são poucos os trabalhos que determinam a contribuição das fontes de energia para peixes com uso modelo de mistura com múltiplas fontes através do programa computacional Isosource. Esse modelo está difundido em outras regiões do mundo, faltando se difundir pelo Brasil e principalmente na região Amazônica.

Benstead et al., (2006) testaram o desempenho do programa Isosource, ao avaliar lagos da Micronésia no oceano Pacífico com 35 espécies de peixes e cinco prováveis fontes de energia autotróficas (plantas da água doce, plantas do mangue, algas marinhas, algas epifíticas e material orgânico particulado marinho). Observou-se que a fonte de maior contribuição para as espécies são as algas marinhas, seguida de algas epifíticas, material orgânico particulado, plantas do mangue e plantas da água doce, concluindo que o Isosource é útil para determinar a contribuição das fontes autotróficas de energia para peixes.

Christensen e Moore (2009) trabalhando em lagos mesotróficos em Washington (EUA) utilizaram o programa Isosource para determinar a contribuição das fontes de energia aos peixes *Micropterus salmoides* e *Notemigonus crysoleucas*. Concluindo que os resultados de contribuição podem conter erros ao serem utilizadas apenas duas fontes de energia, desta forma, corrobora com as informações de Phillips e Gregg (2003) sobre indicações do programa para sistemas que apresentam acima de duas fontes de energia.

3.4 Utilização dos modelos de determinação de fontes de energia na região Amazônica

Na Amazônia um dos primeiros trabalhos com a finalidade de determinar a contribuição das fontes de energia para peixes através de isótopos estáveis foi o de Forsberg et al, (1993). Esses autores utilizaram o modelo de balanço de massa simples para determinar se as fontes de energia dos peixes do rio Solimões/Amazonas eram derivadas de fontes C₃ ou C₄. Foram utilizados valores de $\delta^{13}\text{C}$ das plantas e dos peixes, concluindo que para as espécies de peixes *Semaprochilodus insignis*, *Semaprochilodus taeniurus*, *Hypophthalmus edentatus*, *Potamorhina altamazonica*, *P. latior*, *P. amazônica*, *Anodus elongatus*, *Psectrogaster rutiloides*, *Hemiodus microlepis*, *Pyrocentrus nattereri* e *Prochilodus nigricans* as suas fontes de energia autotrófica são provenientes 100% de fontes C₃ (plantas C₃, macrófitas C₃ e algas), com um percentual mínimo de 36%. A única espécie que possui uma fonte de energia autotrófica diferenciada das demais é *Schizodon fasciatus*, com uma contribuição mínima de 47,8% e máxima 65,9% de plantas C₄.

Benedito-Cecilio et al., (2000) através do modelo de balanço de massa simples utilizaram um isótopo ($\delta^{13}\text{C}$) para determinar a contribuição de três fontes autotróficas (plantas C₃, plantas C₄ e Algas) para peixes do rio Solimões/Amazonas na região Amazônica. Os autores concluíram que algas é a fonte que mais contribui para *Colossoma macropomum*, *P. nigricans*, *S. insignis* e *S. taeniurus*. Durante os dois períodos de coleta (seca e cheia) a

única espécie que apresentou variação da contribuição da fonte de energia no período de cheia foi *Mylossoma duriventre*, apresentando o maior valor de contribuição (46%) para plantas C₃.

A contribuição de plantas aquáticas C₃ e C₄ para oito espécies de peixes na fase larval em cinco lagos da Amazônia-Central, foi determinada por Leite et al. (2002) através do isótopo estável de carbono, utilizando o modelo de balanço de massa simples, determinando que as plantas C₄ apresentou pouca importância na contribuição de energia para *Mylossoma aureum*, *M. duriventre*, *Brycon cephalus*, *Triporthus elongatus*, *Liposarcus pardalis*, *S. insignis*, *Plagioscion* spp. e *Engraulidae*.

Oliveira (2003) utilizando o modelo de mistura linear de concentração ponderada determinou a contribuição de material vegetal e zooplâncton para o tambaqui (*C. macropomum*), sendo o material vegetal dividido em fontes C₃ (incluindo as algas) e C₄. Os resultados apontaram que as plantas C₃ (incluindo frutos e sementes) foram o principal contribuinte da fração biomassa do tambaqui. A contribuição das plantas C₃ foi especialmente maior durante os períodos de cheia e de vazante e menor durante a seca. Durante a cheia, a contribuição da fonte C₃ foi superior a 90%, e, na seca, foi responsável por aproximadamente 60% da fração biomassa. A contribuição do zooplâncton na fração biomassa aumentou com a descida do nível das águas, alcançando seu valor máximo no período de seca. As plantas C₄ apresentaram uma contribuição na fração biomassa considerável, durante os períodos de enchente e de seca. A contribuição na fração carbono, de cada fonte alimentar, foi semelhante à contribuição na fração biomassa. Por outro lado, contribuíram diferentemente na fração nitrogênio.

Oliveira et al. (2006) utilizando o modelo de mistura linear de concentração ponderada investigaram a contribuição relativa das fontes primárias de peixes do lago Camaleão. As plantas C₃ apresentam maior contribuição nos períodos de seca e cheia para *C. macropomum* (81 e 63%), *M. duriventre* (73 e 72%) e *C. monoculus* (79 e 71%). Para *Triporthus angulatus*

e *P. nigricans* a fonte primária de maior contribuição é o Seston, com 36% para ambas as espécies. No caso da espécie *S. fasciatus* a fonte de maior contribuição foram as plantas C₄ apresentando valores superiores a 55%.

Soares (2010) determinou se as fontes autotróficas de energia das espécies juvenis *T. angulatus*, *Brycon amazonicus*, *S. insignis* e *M. duriventre* eram provenientes de fontes C₃ ou fontes C₄, utilizando o modelo de balanço de massa simples. Determinado que as plantas C₃ são mais importantes para os juvenis, sendo observado que esses peixes nessa fase juvenil alteram suas fontes de energia entre as mais negativas e as menos negativas na medida em que crescem.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1 Localização da área de estudo

O município de Manacapuru está localizado na margem esquerda do Rio Solimões, pertencente à área central da região fisiográfica Solimões/Tefé (Amazonas-Brasil). Apresenta uma área total de 7.367,9 km² e clima tropical chuvoso.

Nessa região está localizado o Lago Grande de Manacapuru, situado na margem esquerda do rio Solimões (S 03° 17' 06,73" e W 060° 41' 04,32"; Figura 1) a cerca de 84 km da cidade de Manaus. O lago Grande pode ser considerado como um complexo lacustre, um sistema de lagos interligados, que recebem nomes diferentes conforme sua localização no contexto geral da área. Esse lago é caracterizado pela flutuação do nível das águas com cerca de 10 m, os quais resultam em períodos de cheia e seca bem definidos (Garcez e Freitas, 2008). Essa região de várzea apresenta áreas baixas, periodicamente inundáveis durante os períodos de cheia (Figura 2 e Figura 3).

O lago apresenta formato oval e entrecortado por médios e pequenos paranás. Os paranás recebem várias denominações, como Jaitêua de cima, Jaitêua de baixo e São Lourenço. Essas áreas são habitadas por grande variedade de espécies de peixes migradoras e residentes, sendo por isso, de interesse amplo para a pesca comercial regional (Freitas e Garcez, 2004 e Garcez, 2009).

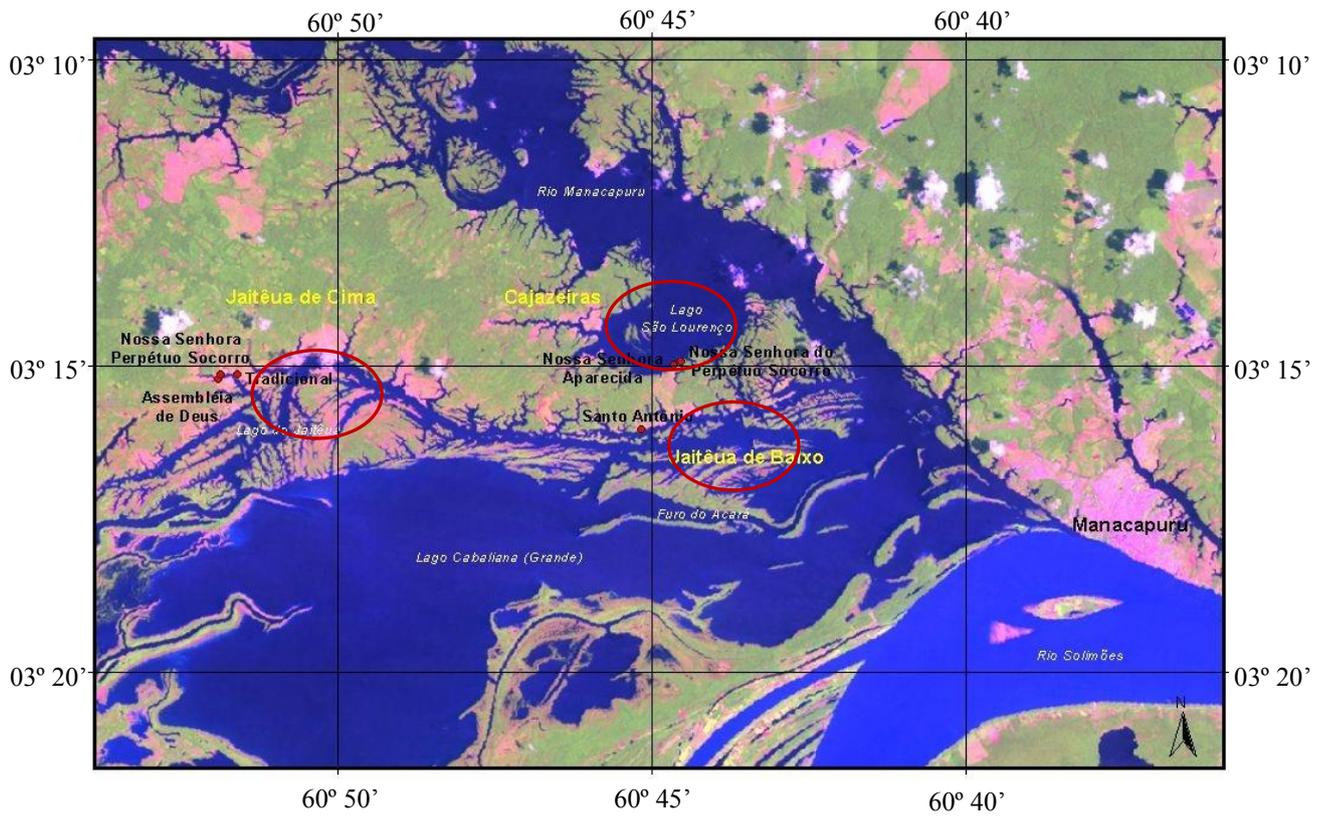


Figura 1. Imagem do Satélite Land Sat da área de coleta, em maio 2008.



Figura 2. Área de estudo no período de águas baixas (seca), em novembro de 2007.



Figura 3. Área de estudo no período de águas altas (cheia), em maio de 2007.

4.2 Espécies estudadas

Garcez (2009) trabalhando com desembarque de peixes no porto do Panairzinho em Manacapuru (AM) determinou o percentual de ocorrência nos desembarques das principais espécies de peixes comerciais oriundas do lago Grande: Tambaqui (*Colossoma macropomum*) 19%, Tucunaré (*Cichla monoculus*) 15%, Curimatã (*Prochilodus nigricans*) 12%, Acará-Açu (*Astronotus* sp.) 9%, Aruanã (*Osteoglossum bicirrhosum*) 8%, Piranha-cajú (*Pygocentrus nattereri*) 8%, Pacu (*Mylossoma duriventre*) 7%, Pescada (*Plagioscion squamosissimus*) 4%, Pirapitinga (*Piaractus brachypomus*) 3% e Traíra (*Hoplias malabaricus*) 3%. Com base nessas informações caracterizou essas espécies como de maior importância comercial provenientes do lago Grande para investigação das fontes autotróficas de energia.

4.3 Coletas

As coletas foram realizadas nos períodos de seca e cheia durante as excursões do projeto “Biologia e Ecologia de Peixes de Lago de Várzea: Subsídios para Conservação e Uso dos Recursos Pesqueiros da Amazônia”, da Sub-Rede de Pesquisa “Bases para a Sustentabilidade da Pesca na Amazônia”, (MCT/CNPq /PPG7/PIATAM), nos meses de novembro e dezembro de 2006 (Seca) e maio e julho de 2007 (Cheia). No período da seca, devido à retração das águas e com as mudanças drásticas dos ambientes, as coletas foram realizadas em locais onde os peixes tinham um acesso à alimentação, sendo que neste período é uma época de restrição alimentar devido à pouca disponibilidade de alimentos (Lowe-McConnell, 1999). Diferindo deste, na cheia há um aumento da área alagada favorecendo a exploração de diversos habitats pelos peixes. As coletas nesse período foram realizadas junto às margens da floresta alagada, nos bancos de macrófitas aquáticas e em ambiente de águas abertas. Em ambos os períodos os pontos de coleta foram georreferenciados com uso de um aparelho de GPS (*Global Position System*), como forma de assegurar que as amostras fossem obtidas nos mesmos locais nos dois períodos.

4.3.1 Peixes

Os peixes foram coletados com baterias de malhadeiras com tamanho de malhas de 30 a 130 mm entre nós opostos, expostas durante um período de 24 horas, com despescas em intervalos de 6 horas. Os peixes capturados foram identificados com auxílio de chaves taxonômicas, pesados e medidos com precisão de 0,1g e 0,1cm, respectivamente. De cada exemplar foram retiradas amostras da musculatura dorsal, sendo essas etiquetadas, armazenadas em sacos plásticos, refrigeradas e posteriormente transportadas ao Laboratório de Matérias Primas Aquícolas – Lampaq, na Universidade Federal do Amazonas – UFAM.

4.3.2 Fontes autotróficas de energia dos peixes

Em lagos de várzeas da região amazônica é possível caracterizar as plantas da floresta alagada, as macrófitas aquáticas e o fitoplâncton como fontes que compõem a base da cadeia alimentar. No lago Grande coletaram-se amostras de plantas da floresta alagada, macrófitas aquáticas e fitoplâncton, nos períodos de seca e cheia quando possível. Para o fitoplâncton por impossibilidade em obter amostras puras, coletaram-se amostras de fitoplâncton/seston, sendo essas amostras compostas de fitoplâncton vivo + detrito orgânico.

Fitoplâncton/seston

Nas coletas de fitoplâncton/seston utilizaram-se redes de fitoplâncton com abertura de 20 μm . Essas redes eram lançadas na água a 2,0 metros do bote, permitindo um arrasto sub-superficial numa velocidade aproximada de 10 km/h, obtendo-se amostras concentradas. Esse processo era repetitivo até a obtenção de 20 litros de amostra.

Essas amostras de água foram submetidas a um processo de filtragem com a finalidade de separar as impurezas do fitoplâncton/seston, tais como folhas, galhos e pedaços de macrófitas. O processo de filtragem foi realizado com auxílio de uma bateria de peneiras contendo diferentes tamanhos de malhas (500 μm ; 330 μm ; 120 μm ; 80 μm ; 60 μm ; 30 μm ; 20 μm e 10 μm). Nas peneiras de 20 μm e 10 μm , utilizou-se um aparelho de aspiração compacto (Modelo Aspiramax MA520) para facilitar a passagem da água pelas malhas. As amostras de fitoplâncton/seston foram obtidas das peneiras com malhas de 20 μm e 10 μm , posteriormente submetidas à inspeção através de lupa estereoscópica (Modelo *Wild Heerbrugg*), separando assim as amostras mais limpas. Essas amostras foram armazenadas em tubo coletores de vidro, refrigeradas e transportadas ao Lampaq, na UFAM.

Macrófitas aquáticas e floresta alagada

Das macrófitas flutuantes foram retiradas amostras da planta inteira, enquanto que as macrófitas fixas e das submersas coletaram-se partes de folhas, talos, raízes, inflorescências, sementes e frutos, quando presentes. Das plantas da floresta alagada presentes no ecótono terra-água retiraram-se também amostras contendo caules, folhas, inflorescência, sementes e frutos, quando presentes. Essas amostras foram homogeneizadas para se obter valores representativos de carbono e nitrogênio da espécie de macrófita ou da planta inteira.

Foram feitas exsicatas das amostras do material botânico coletado. Aquelas que não foram possíveis identificar em campo foram encaminhadas ao Laboratório de Botânica na Universidade Federal do Amazonas (UFAM), para realização da identificação com auxílio de especialistas, bibliografia especializada e comparação com material do herbário.

4.4 Preparação das amostras

4.4.1 Peixes

No Laboratório de Matérias Primas Aquícolas (Lampaq) as amostras da musculatura dorsal dos peixes foram secas em estufa de circulação forçada a 55°C e moídas com pistilo em almofariz até a forma de pó fino. As amostras foram armazenadas em tubos plásticos, para posterior análise de composição isotópica em carbono e nitrogênio no laboratório de Ecologia Isotópica do Centro de Energia Nuclear para Agricultura – CENA, na Universidade de São Paulo - USP.

4.4.2 Fontes autotróficas de energia

As amostras de macrófitas aquáticas e das plantas da floresta alagada foram limpas com água destilada, secas em estufa de circulação forçada a 55°C, trituradas com auxílio de um mini-processador de alimentos (modelo HC31) e maceradas com pistilo em almofariz até a forma de pó fino. As amostras de fitoplâncton/seston após secas em estufa de circulação forçada a 55°C foram armazenadas em tubos plásticos para posterior análise isotópica no CENA, da mesma forma que as amostras de macrófitas aquáticas e floresta alagada.

4.5 Análise isotópica

As composições isotópicas em carbono e nitrogênio das amostras foram determinadas a partir da tomada de uma alíquota de aproximadamente um miligrama de cada amostra. As análises foram realizadas no Laboratório de Ecologia Isotópica do Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA) – Universidade de São Paulo (USP), através da combustão das amostras sob fluxo contínuo de hélio, em um analisador elementar (Carlo Erba, CHN – 1110) acoplado ao espectrômetro de massa Thermo Finnigan Delta Plus. Os gases CO₂ e N₂, resultantes da combustão das amostras, foram analisados em duplicata, com erro analítico de 0,3‰ e 0,5‰, respectivamente.

Os resultados foram calculados pela equação:

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

A composição das amostras foram expressas pela notação delta (δ), em partes por mil (‰) utilizando os padrões internacionais, PDB para carbono e ar atmosférico para nitrogênio. Com base nas razões isotópicas das amostras ($R_{amostra}$) em relação aos padrões ($R_{padr\tilde{a}o}$).

4.6 Determinação da contribuição das fontes autotróficas de energia

A determinação da contribuição das fontes autotróficas foi realizada utilizando o modelo isotópico de misturas com múltiplas fontes proposto por Phillips e Gregg (2003). Este modelo permite a estimativa da contribuição relativa de fontes proporcionais a uma mistura, com base nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$. Este modelo é aplicável em estudos com peixes de amplo espectro alimentar, por permitir o detalhamento das contribuições percentuais das fontes autotróficas utilizadas. Os valores de carbono e nitrogênio das fontes autotróficas foram ajustados pelo fator de fracionamento trófico de 1‰ para $\delta^{13}\text{C}$ (DeNiro e Epstein, 1978) e 2,7‰ para $\delta^{15}\text{N}$ (Oliveira, 2003).

Os resultados foram gerados com auxílio do programa computacional denominado de IsoSource (Versão 1.3.1, disponível em <http://www.epa.gov/wed/pages/models/isosource>). Este software possui matrizes para cálculos do modelo isotópico de misturas com múltiplas fontes. São necessários para utilização do programa dados de composição isotópica de ^{13}C e ^{15}N dos peixes e das fontes, além de dados de incremento e tolerância, padronizados em 1% e 0,1 respectivamente, como proposto por Phillips e Gregg (2003).

4.7 Análises estatísticas

A análise estatística descritiva foi realizada gerando resultados de médias e desvio padrão de carbono e nitrogênio para as fontes e para os peixes. Posteriormente, para cada espécie foi realizada a análise multivariada, através do teste de Wilks, a fim de verificar se há diferença entre as espécies em relação aos valores de composição isotópica (Carbono e Nitrogênio) nos períodos de seca e cheia, utilizando a hipótese:

H₀: Não há diferença nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ para cada espécie (x) entre os períodos de seca e cheia.

As espécies em que H_0 foi aceite utilizaram-se valores médios anuais das fontes autotróficas e dos peixes para determinação da contribuição das fontes. No caso das espécies que apresentaram resultado de rejeição a H_0 foram utilizados dados das fontes autotróficas e dos peixes para cada período (seca e cheia).

As análises estatísticas foram conduzidas com o auxílio do Programa STATISTICA 6.0.

5. RESULTADOS

5.1 Caracterização isotópica das fontes autotróficas de energia

As 54 amostras de fontes autotróficas de energia do lago Grande foram caracterizadas isotopicamente pelos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$. As amostras foram agrupadas nas fontes denominadas de fitoplâncton/seston, plantas da floresta alagada, macrófitas aquáticas C₃ e macrófitas aquáticas C₄ (Tabela 1).

No período de seca foi possível coletar 12 amostras, sendo quatro amostras de fitoplâncton/seston, quatro de macrófitas C₃ e quatro de macrófitas C₄. Os valores médios de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ do fitoplâncton/seston, macrófita C₃ e macrófita C₄ foram de -34,9‰ ($\pm 0,6$) e 5,9‰ ($\pm 0,5$); -29,3‰ ($\pm 1,6$) e 7,1‰ ($\pm 1,5$) e -12,7‰ ($\pm 0,4$) e 8,4‰ ($\pm 1,3$), respectivamente (Tabela 1).

No período de cheia com o aumento da área alagada foi possível coletar 42 amostras, divididas em duas amostras de fitoplâncton/seston, 13 de macrófitas C₃, duas de macrófitas C₄ e 25 plantas da floresta alagada. Os valores médios de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ dos grupos fitoplâncton/seston, macrófita C₃, macrófita C₄ e das plantas da floresta alagada, foram de -31,8‰ ($\pm 0,3$) e 6,1‰ ($\pm 0,2$), -29,3‰ ($\pm 1,5$) e 3,6‰ ($\pm 1,6$), -11,3‰ ($\pm 0,1$) e 6,6‰ ($\pm 2,9$), -29,1‰ ($\pm 1,5$) e 3,3‰ ($\pm 1,9$), respectivamente (Tabela 1).

Em ambos os períodos de estudo coletaram-se amostras de *Pistia estratiodes* L. (macrófita C₃), *Echinochloa polystachya* (H.B.K.) Hitchc (macrófitas C₄) e *Paspalum* sp. (macrófitas C₄) (Tabela 1). Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ para *P. estratiodes* nos períodos de seca e cheia foram de -28,4‰ a -28,6‰, entretanto os valores de $\delta^{15}\text{N}$ durante os períodos apresentaram uma maior variação de 7,2‰ a 4,4‰ (Tabela 1). A macrófita C₄ *E. polystachya* durante os períodos de seca e cheia apresentaram valores de $\delta^{13}\text{C}$ de -13,1‰ a -11,3‰ e $\delta^{15}\text{N}$ de 10,0‰ a 8,7‰, respectivamente (Tabela 1). Para *Paspalum* sp. os valores de $\delta^{13}\text{C}$ variaram

entre os períodos de -12,7‰ a -11,3‰, já para $\delta^{15}\text{N}$ esses valores foram de 7,5‰ na seca e 4,5‰ na cheia (Tabela 1).

Comparando-se os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ entre as fontes fitoplâncton/seston, macrófitas C_3 e macrófitas C_4 é possível verificar que os mesmos não são similares entre os períodos de seca e cheia. No período de cheia as únicas fontes que apresentaram valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ similares foram as plantas da floresta alagada e as macrófitas C_3 (Tabela 1).

Tabela 1. Valores médios e desvio padrão de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ das fontes autotróficas de energia coletadas no lago Grande (Manacapuru, AM) nos períodos de seca e cheia.

Fontes autotróficas	Seca		Cheia		Anual	
	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
Fitoplâncton/Seston (n = 4)	-34,9±0,6	5,9±0,5	-31,8±0,3	6,1±0,2	-33,9±1,7	5,8±0,4
Macrófitas C₃						
<i>Aeschynomene</i> sp.	-31,7	-0,7	-	-		
<i>Eichhornia crassipes</i> (Mart.) Solms	-28,4	8,5	-	-		
<i>Luziola</i> sp.	-28,8	5,5	-	-		
<i>Pistia estratiotes</i> L.	-28,4	7,2	-28,6	4,4		
<i>Azolla filiculoides</i> Lam.	-	-	-29,9	-0,6		
<i>Cabomba</i> sp.	-	-	-32,0	4,9		
<i>Ceratopteris pteridoides</i> (Hook.) Hieron	-	-	-29,4	4,1		
<i>Cyperus gardneri</i> Ness.	-	-	-29,3	3,3		
<i>Leersia hexandra</i> Sw.	-	-	-28,7	4,0		
<i>Ludwigia elegans</i> (Cambess.) Hara	-	-	-30,7	2,8		
<i>Ludwigia helminorrhiza</i> (Mart.) Hara	-	-	-28,3	3,4		
<i>Ludwigia</i> sp.	-	-	-28,6	5,4		
<i>Neptunia plena</i> (L.) Benth.	-	-	-30,7	0,9		
<i>Oryza</i> sp.	-	-	-25,7	4,3		
<i>Phyllanthus fluitans</i> Muell. Arg.	-	-	-29,5	4,8		
<i>Salvinia auriculata</i> Aubl.	-	-	-29,3	4,7		
Média	-29,3±1,6	7,1±1,5	-29,3±1,5	3,6±1,6	-29,3±1,5	3,9±2,4
Macrófitas C₄						
<i>Cyperus esculentus</i> L. var. <i>leptostachyus</i> Boeck.	-12,2	8,8	-	-		
<i>Echinochloa polystachya</i> (H.B.K.) Hitchc	-13,1	10,0	-11,3	8,7		
<i>Gymnocroronis</i> sp.	-12,8	7,4	-	-		
<i>Paspalum</i> sp.	-12,7	7,5	-11,3	4,5		
Média	-12,7±0,4	8,4±1,3	-11,3±0,1	6,6±2,9	-12,2±0,8	7,8±1,9
Floresta alagada						
<i>Acosmium nitens</i> (Vog.) Yakoulev	-	-	-26,9	0,7		
<i>Arrabidaea</i> sp.	-	-	-31,1	3,9		
<i>Calyptanthus cuspidatum</i> D.C.	-	-	-30,0	2,1		
<i>Campsiandra comosa</i> var. <i>laurifolia</i> (Benth.) Cowan	-	-	-29,2	3,3		
<i>Caperonia castaneifolia</i> (L.) St. Hil	-	-	-31,9	3,9		
<i>Cassia leiandra</i> Benth	-	-	-28,2	5,2		
<i>Cassia occidentalis</i> L.	-	-	-31,1	3,9		
<i>Cassia reticulata</i> Willd	-	-	-28,1	2,7		
<i>Cissus hassleriana</i> Chod.	-	-	-27,7	4,4		
<i>Clitoria amazonum</i> Mart	-	-	-29,9	6,3		
<i>Dioclea</i> sp.	-	-	-26,8	4,1		
<i>Elvasia calophylla</i> D. C.	-	-	-27,4	0,7		
<i>Hevea spruceana</i> Muell. Arg.	-	-	-27,7	2,5		
<i>Hiraea schultesii</i> Cuatrec	-	-	-30,2	2,8		
<i>Hymenachne amplexicaulis</i> (Rudge) Nees	-	-	-28,6	4,8		
<i>Ipomoea</i> sp.	-	-	-28,7	-2,4		
<i>Nectandra amazonun</i> Ness	-	-	-30,4	3,1		
<i>Phoradendron</i> sp.	-	-	-31,3	3,3		
<i>Phthirusa stelis</i>	-	-	-28,7	6,0		
<i>Phyllanthus fluitans</i> Muell. Arg.	-	-	-29,5	4,8		
<i>Piranhea trifoliata</i> Baill	-	-	-28,6	5,1		
<i>Ruprechtia tangara</i> Standl.	-	-	-29,7	4,5		
<i>Securidaca rinviinaefolia</i> St. Hill var. <i>pavifolia</i> Benn	-	-	-28,4	2,7		
<i>Tabebuia barbata</i> (E.Mey) Sandwith	-	-	-27,2	0,9		
Média	-	-	-29,1±1,5	3,3±1,9	-29,1±1,5	3,3±1,9

5.2 Caracterização isotópica das espécies de peixes

As dez espécies de peixes de maior importância comercial do lago Grande foram caracterizadas isotopicamente a partir de amostragem do músculo dorsal de 79 exemplares, divididos em 45 exemplares na seca e 34 na cheia. Para a espécie *Osteoglossum bicirrhosum* sua coleta foi possível somente no período de seca (Tabela 2).

As espécies nos períodos de seca e cheia apresentaram valores médios de $\delta^{13}\text{C}$ variando de -27,4‰ a -34,7‰ (Tabela 2). No período de seca a espécie *P. brachypomus* apresentou o valor médio mais enriquecido (-27,7‰) e *C. macropomum* o valor médio mais empobrecido (-34,5‰) (Tabela 2). No período de cheia *M. duriventre* apresentou valor médio de -27,4‰ caracterizado-a como espécie mais enriquecida desse período, já a espécie mais empobrecida foi *P. nigricans* por apresentar valor médio de -34,7‰ de $\delta^{13}\text{C}$. (Tabela 2).

Nos dois períodos (seca e cheia) os valores médios de $\delta^{15}\text{N}$ dos peixes variaram de 2,5‰ a 11,9‰ (Tabela 2). Em ambos os períodos observou-se que a espécie com valor médio mais enriquecido de $\delta^{15}\text{N}$ foi *P. squamosissimus*, apresentando 11,2‰ na seca e 11,9‰ na cheia (Tabela 2). No entanto, a espécie mais empobrecida em ambos os períodos foi *P. brachypomus*, apresentando valores médios de 5,5‰ na seca e 2,5‰ na cheia (Tabela 2).

O teste multivariado de Wilks utilizado para verificar diferença entre as espécies de peixes em relação aos valores de composição isotópica em Carbono e Nitrogênio entre os períodos de seca e cheia, revelou que *Astronotus* sp. ($p=0,02$), *Colossoma macropomum* ($p=0,04$) e *Piaractus brachypomus* ($p=0,015$) apresentaram diferenças entre os períodos de seca e cheia em relação aos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ (Tabela 2). Para *Prochilodus nigricans* não foi possível verificar estatisticamente se houve diferença entre os períodos, pois foi possível a obtenção de apenas um exemplar na cheia e dez na seca, o que impossibilitou a utilização do teste multivariado de Wilks (Tabela 2).

Tabela 2. Número de exemplares (N), valores médios (\bar{x}) de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$, valores médios (\bar{x} CP) do comprimento padrão e resultado da análise multivariada (Teste de Wilks) das espécies de maior importância comercial do lago Grande, Manacapuru, AM, coletados no período de seca e cheia.

Espécies	Seca			Cheia			\bar{X} CP (cm)	λ - Wilks	p-valor
	N	$\bar{X}\delta^{13}\text{C}$	$\bar{X}\delta^{15}\text{N}$	N	$\bar{X}\delta^{13}\text{C}$	$\bar{X}\delta^{15}\text{N}$			
<i>Astronotus sp.</i>	5	-30,3±4,2	8,3±0,9	4	-31,2±0,6	8,7±0,6	17,1±4,7	0,079	0,002*
<i>C. monoculus</i>	5	-29,2±1,2	9,5±0,7	2	-31,6±0,7	10,5±0,7	25,9±5,1	0,235	0,060
<i>C. macropomum</i>	4	-34,5±1,1	7,2±0,4	5	-30,4±1,8	7,9±0,5	20,5±3,0	0,164	0,004*
<i>H. malabaricus</i>	3	-27,9±0,9	10,3±0,3	4	-29,3±0,9	10,3±0,6	27,4±2,9	0,489	0,239
<i>M. duriventre</i>	5	-28,4±0,5	6,7±1,1	5	-27,4±1,5	5,9±0,9	13,7±3,6	0,465	0,069
<i>O. bicirrhosum</i>	2	-28,9±0,9	9,2±0,9	0	-	-	40,5±9,2	-	-
<i>P. brachypomus</i>	4	-27,7±0,5	5,5±0,8	3	-28,4±0,4	2,5±0,5	19,3±1,7	0,122	0,015*
<i>P. squamosissimus</i>	4	-31,2±2,6	11,2±0,6	5	-31,3±1,7	11,9±0,9	24,1±5,9	0,696	0,337
<i>P. nigricans</i>	10	-33,8±1,5	5,9±0,4	1	-34,7	6,21	19,6±3,9	-	-
<i>P. nattereri</i>	3	-31,5±0,9	9,5±0,5	5	-31,2±0,9	9,5±0,8	12,8±2,9	0,942	0,862

Nota: *significativo a 5% de significância.

5.3 Contribuição relativa das fontes autotróficas de energia

No cálculo das contribuições das fontes autotróficas de energia foram utilizadas no período de seca as fontes macrófitas C₃, macrófitas C₄ e fitoplâncton/seston, considerando estas como fontes isotopicamente distintas. No período de cheia verificou-se que macrófitas C₃ e plantas da floresta alagada não apresentaram valores isotópicos distintos, o que acarretou na fusão desses grupos para efeito dos cálculos de contribuição das fontes de energia autotróficas, utilizando assim três grupos: fitoplâncton/seston, macrófitas C₃/plantas da floresta alagada e macrófitas C₄. Os resultados de contribuição da fonte macrófitas C₃/plantas da floresta alagada demonstram que as espécies podem se alimentar exclusivamente de macrófitas C₃, exclusivamente de plantas da floresta alagada ou até mesmo misturar macrófitas C₃ e plantas da floresta alagada.

As espécies *O. bicirrhosum* e *P. nigricans* apresentaram resultados de contribuição relativa das fontes autotróficas de energia somente para o período de seca, devido a quantidade de espécimes não serem suficientes no período de cheia.

A espécie *O. bicirrhosum* obteve sua fonte de energia autotrófica principalmente de fitoplâncton/seston, apresentando contribuição média de 54,6%. As outras fontes de importância para a espécie são macrófitas C₃, com valor de contribuição média de 36,5%, seguida de macrófitas C₄, com média de 8,9% (Tabela 3).

A espécie *P. nigricans* apresentou também o fitoplâncton/seston como a fonte de maior contribuição no período de seca, com valor de contribuição média de 98,3%. As outras fontes macrófitas C₃ e macrófitas C₄ somadas contribuíram com menos de 2% para a biomassa dessa espécie (Tabela 3).

As espécies *Astronotus* sp., *C. macropomum* e *P. brachypomus* apresentaram diferenças estatísticas entre os períodos de seca e cheia, com diferentes resultados de contribuição relativa das fontes autotróficas de energia. A fonte de maior contribuição para as espécies *Astronotus* sp. e *C. macropomum* durante o período de seca foi o fitoplâncton/seston, com valores de contribuições média de 70,4% e 94,7%, respectivamente. A espécie *Astronotus* sp. apresentou como fontes complementares as macrófitas C₃ com contribuição média de 23,7% e as macrófitas C₄ com contribuição média de 5,9% (Tabela 3). A espécie *C. macropomum* complementa sua fonte autotrófica de energia através das macrófitas C₃ com contribuição média de 4,3% e das macrófitas C₄ com média de 1% (Tabela 3).

No período de cheia mesmo com o aumento da área alagada e com o aumento do número de fontes autotróficas disponíveis aos peixes, o fitoplâncton/seston continuou a ser a fonte autotrófica de energia de maior contribuição para a espécie *Astronotus* sp., com 84% de valor médio de contribuição (Tabela 4). As outras fontes foram macrófitas C₃/plantas da floresta alagada e macrófitas C₄, as quais apresentaram contribuições médias de 15% e 1,0%, respectivamente (Tabela 4).

Para *C. macropomum* no período de cheia observou-se que macrófitas C₃/plantas da floresta alagada apresentaram contribuição média de 82,5%, seguida das fontes fitoplâncton/seston com média de 11,8% e macrófitas C₄ com média de 5,8% (Tabela 4).

Diferindo das espécies anteriores no período de seca a espécie *P. brachypomus* obteve energia de macrófitas C₃ com contribuição média de 48,4%, seguida de fitoplâncton/seston com média de 35,6% e complementada com macrófitas C₄ com média de 16% (Tabela 3). No período de cheia esta espécie apresentou as mesmas fontes de contribuição, sendo os valores de macrófitas C₃/plantas da floresta alagada 48,0% e fitoplâncton/seston 41,8%. As macrófitas C₄ contribuíram com média de 10,2% nesse período.

As espécies *M. duriventre*, *C. monoculus*, *H. malabaricus*, *P. squamosissimus* e *P. nattereri*, não apresentarem diferenças estatísticas na composição isotópica entre os períodos de seca e cheia, o que caracteriza não haver mudança na contribuição das fontes no ciclo hidrológico.

Para *M. duriventre* observou-se que a fonte macrófitas C₃/plantas da floresta alagada foi a mais importante, contribuindo com valor médio de 96%. As menores contribuições foram para as fontes macrófitas C₄ com média de 2,4% e para fitoplâncton/seston com média de 1,6% (Tabela 4).

Da mesma forma, a fonte de maior contribuição para *C. monoculus* foi macrófitas C₃/plantas da floresta alagada apresentando contribuição média de 64,6%. A segunda fonte de maior contribuição foi o fitoplâncton/seston com contribuição média de 24%, seguida das macrófitas C₄ com média de 11,4% (Tabela 4).

A espécie *H. malabaricus* apresentou como fonte autotrófica de energia o fitoplâncton/seston com contribuição média de 46,1%. A segunda fonte de maior contribuição para a espécie foram macrófitas C₃/plantas da floresta alagada, com contribuição média de 37,5%, seguida das macrófitas C₄ com média de 16,4% (Tabela 4).

A fonte de maior importância para a espécie *P. squamosissimus* foi macrófitas C₃/plantas da floresta alagada, com contribuição média de 50,0%. A segunda fonte de maior contribuição foram o fitoplâncton/seston, com 34,7% de valor médio de contribuição e as macrófitas C₄ com 15,3% de contribuição (Tabela 4).

A espécie *P. nattereri* apresentou também como fonte de maior contribuição as macrófitas C₃/plantas da floresta alagada, com valor médio de 80,5%. As outras fontes de contribuição para a espécie são o fitoplâncton/seston e as macrófitas C₄, com valores de contribuições médias de 16,0% e 3,5%, respectivamente (Tabela 4).

Tabela 3. Percentual das contribuições mínimas – máximas (médias) das fontes autotróficas de energia para os peixes de importância comercial do lago Grande, Manacapuru, AM, no período de seca (MC₃=Macrófitas C₃; MC₄=Macrófitas C₄ e FS=Fitoplâncton/seston).

Espécies	Fontes autotróficas de energia		
	MC ₃ (%)	MC ₄ (%)	FS (%)
<i>O. bicirrhosum</i>	0 - 73 (36,5)	0 - 18 (8,9)	27 - 82 (54,6)
<i>P. nigricans</i>	0 - 3 (1,5)	0 - 1 (0,2)	97 - 99 (98,3)
<i>Astronotus</i> sp.	0 - 48 (23,7)	0 - 12 (5,9)	52 - 88 (70,4)
<i>C. macropomum</i>	0 - 9 (4,3)	0 - 2 (1,0)	91 - 98 (94,7)
<i>P. brachypomus</i>	0 - 96 (48,4)	0 - 28 (16,0)	0 - 72 (35,6)

Tabela 4. Percentual das contribuições mínimas – máximas (médias) das fontes autotróficas de energia para os peixes de importância comercial do lago Grande, Manacapuru, AM, no período de cheia e seca/cheia (anual) (MC/PFA=Macrófitas C₃/Plantas da floresta alagada; MC₄=Macrófitas C₄ e FS=Fitoplâncton/seston).

Espécies	Período	Fontes autotróficas de energia		
		MC/PFA (%)	MC ₄ (%)	FT (%)
<i>Astronotus</i> sp.	Cheia	12 - 18 (15,0)	1 - 1 (1,0)	81 - 87 (84,0)
<i>C. macropomum</i>	Cheia	79 - 86 (82,5)	5 - 6 (5,8)	9 - 15 (11,8)
<i>P. brachypomus</i>	Cheia	0 - 96 (48,0)	4 - 17 (10,3)	0 - 83 (41,7)
<i>M. duriventre</i>	Seca/Cheia	94 - 98 (96,0)	2 - 3 (2,4)	0 - 3 (1,6)
<i>C. monoculus</i>	Seca/Cheia	61 - 68 (64,6)	11 - 12 (11,4)	21 - 27 (24,0)
<i>H. malabaricus</i>	Seca/Cheia	34 - 41 (37,5)	16 - 17 (16,4)	43 - 49 (46,1)
<i>P. squamosissimus</i>	Seca/Cheia	47 - 53 (50,0)	15 - 16 (15,3)	32 - 37 (34,7)
<i>P. nattereri</i>	Seca/Cheia	77 - 84 (80,5)	3 - 4 (3,5)	13 - 19 (16,0)

6. DISCUSSÃO

As fontes autotróficas são consideradas como organismos que manufacturam o alimento a partir de substâncias inorgânicas simples, disponibilizando assim nutrientes para os demais organismos da teia alimentar (Lopes e Benedito-Cecilio, 2002). No lago Grande as fontes autotróficas disponíveis aos peixes são fitoplâncton/seston, macrófitas C₃, macrófitas C₄ e plantas da floresta alagada. Devido ao ciclo hidrológico de seca e cheia, as plantas da floresta alagada, são disponíveis aos peixes somente em uma época do ano (cheia). Estudos anteriores (Araújo-Lima, 1986; Benedito-Cecilio et al, 2000; Leite et al 2002; Oliveira et al, 2006; Soares, 2010) com a finalidade de determinar as fonte autotróficas de energia de peixes da região Amazônica utilizaram também fitoplâncton/seston, macrófitas C₃, macrófitas C₄ e plantas da floresta alagada nos cálculos de contribuição, entretanto a maioria dos trabalhos caracterizaram essas fontes somente com o valor de $\delta^{13}\text{C}$.

Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ do fitoplâncton/seston do lago Grande (-33,9‰) foram os mais empobrecidos dentre as fontes autotróficas. Esses resultados são similares aos valores encontrados por Araujo-Lima et al, (1986) (-33,3‰), que caracterizaram as possíveis fontes autotróficas para peixes detritívoros da região Amazônica. Esse empobrecimento do fitoplâncton/seston é atribuído ao substrato que esses organismos utilizam, pois mesmo apresentando um metabolismo semelhante o das plantas C₃ utilizam preferencialmente o Carbono Inorgânico Dissolvido (CID), enquanto as plantas C₃ utilizam o CO₂ atmosférico (Boutton, 1991).

Os valores $\delta^{13}\text{C}$ de *Eichhornia crassipes* (seca), *Pistia estratiotes* (seca e cheia) e *Oryza* sp (cheia) são próximos ao encontrado por Benedito-Cecilio et al (2000) na região de Vargem Grande e Óbidos no rio Amazonas, onde demonstraram o resultado do valor médio do grupo macrófitas C₃ (-28,8‰), sem especificar o valor isotópico para cada espécie que

compunha o grupo. Para os valores isotópicos de $\delta^{15}\text{N}$, Leite et al (2002) encontraram valores médio de 5,0‰ para o grupo macrófita C_3 . Esses resultados são próximos ao encontrados nesse estudo para as espécies *Pistia estratiotes* (seca e cheia) e *Oryza* sp (seca), mas diferem da espécie *Eichhornia crassipes* (seca) que apresentou valor isotópico enriquecido. Esse enriquecimento é explicado pela composição química ou composição isotópica de nitrogênio disponível no solo ou mudanças fisiológicas no metabolismo do nitrogênio das macrófitas (Martinelli et al, 1992).

As macrófitas C_4 *Paspalum* sp. e *E. polystachya* foram coletadas nos períodos de seca e apresentando valores médios de $\delta^{13}\text{C}$ médios de -12,0‰ e -12,2‰ entre os dois períodos. Os valores médios de $\delta^{15}\text{N}$ foram de 6,0‰ e 9,4‰, respectivamente. Esses resultados são próximos ao encontrados por Forsberg et al (1993) em vários pontos de coletas da bacia Amazônica, Benedito-Cecilio et al (2000) na região de Vargem Grande e Óbidos no rio Amazonas e Oliveira et al (2006) no lago Camaleão no Amazonas, onde o grupo macrófitas C_4 definidos por esses autores foram formados pelas espécies *Paspalum* sp. e *E. polystachya*.

As únicas macrófitas que se coletaram em ambos os períodos neste estudo foram a macrófita C_3 *Pistia estratiodes* e as macrófitas C_4 *Echinochloa polystachya* e *Paspalum* sp.. Essas macrófitas apresentaram uma variação isotópica média entre os períodos de seca e cheia de 1‰ para $\delta^{13}\text{C}$ e 2,5‰ para $\delta^{15}\text{N}$. Essa variação de $\delta^{13}\text{C}$ entre os períodos está relacionada com a fonte inorgânica de carbono disponível, que pode variar substancialmente dependendo de quanto o CO_2 atmosférico está em equilíbrio com a massa d'água e pela sazonalidade das taxas de fotossíntese e respiração entre os períodos (Fry e Sher, 1984; Bouton, 1991). Para o $\delta^{15}\text{N}$ essa diferença isotópica entre os períodos é explicada pela variação do ciclo hidrológico, que refletem em mudanças na especiação química e na composição isotópica do nitrogênio, e principalmente em decorrência das mudanças fisiológicas no metabolismo do nitrogênio das macrófitas aquáticas (Martinelli et al, 1992).

Das 24 amostras de plantas da floresta alagada coletadas no lago Grande, o valor isotópico médio foi de -29,1‰ para $\delta^{13}\text{C}$ e 3,3‰ para $\delta^{15}\text{N}$. Esses resultados de $\delta^{13}\text{C}$ são próximos ao encontrados por Araújo-Lima et al (1986) quando caracterizaram isotopicamente as fontes de energia para peixes detritívoros, dividindo o grupo plantas da floresta alagada em amostras com talos e galhos e amostras com frutos e sementes, apresentando valores de -27,6‰ e -28,3‰, respectivamente. Forsberg et al (1993) estudando as fontes autotróficas dos peixes da Amazônia-Central, caracterizaram isotopicamente através de $\delta^{13}\text{C}$ 29 amostras de plantas da floresta alagada, que apresentaram valor médio de -28,8‰. Oliveira et al (2006) caracterizaram isotopicamente 16 plantas com amostras de frutos e sementes do lago Camaleão na Amazônia-Central e obtiveram resultados de $\delta^{13}\text{C}$ de -29,3‰ e de $\delta^{15}\text{N}$ 4,5‰. De um modo geral, as plantas da floresta alagada do lago Grande apresentaram valores isotopicamente próximos aos de outros ambientes estudados na Amazônia.

Dentre as dez espécies de peixes de maior importância comercial do lago Grande apenas as espécies *Astronotus* sp., *C. macropomum* e *P. brachypomus* apresentaram diferenças estatísticas entre os períodos de seca e cheia. Esses resultados diferem dos encontrados para região Amazônica (Oliveira, 2003; Oliveira et al., 2006; Soares, 2010), podendo essa diferença estar relacionada com a análise estatística utilizada para verificar a diferença entre os períodos (seca e cheia) utilizando os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ separadamente e não numa análise multivariada como realizado nesse estudo.

Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ das espécies de peixes variaram de -34,7 a -27,4‰, esses resultados assemelham-se aos obtidos por Hamilton et al., (1992) em quatro lagos da planície de inundação do rio Orinoco na Venezuela, onde os valores de $\delta^{13}\text{C}$ variaram de -35 a -27‰. Araújo-Lima et al, (1986) trabalhando com peixes detritívoros de lagos do rio Solimões/Amazonas obtiveram valores de $\delta^{13}\text{C}$ variando de -34,2 a -32,5‰, diferindo da faixa de variação de $\delta^{13}\text{C}$ encontrada nesse trabalho. Essa diferença pode está relacionada pela

caracterização isotópica de espécies da mesma categoria trófica pelo autor. Forsberg et al, (1993) analisando amostras coletadas em diversos pontos do rio Solimões/Amazonas obtiveram uma faixa de variação bem mais ampla (-37,0 a 19,8‰) do que a encontrada no lago Grande. Essa diferença pode ser atribuída ao amplo número de espécies (35) investigadas e pela ampla área de estudo. Entretanto, Oliveira et al., (2006) caracterizando isotopicamente seis espécies de peixes do lago Camaleão (Amazonas) observaram uma faixa de variação de -28,8 a -18,6‰, apresentando as espécies faixa menos enriquecida que a faixa de variação encontrada para os peixes desse estudo.

Os valores de δN^{15} das espécies de peixes desse estudo apresentaram uma ampla faixa de variação de 2,5‰ a 11,9‰. Essa faixa foi maior que a encontrada por Oliveira et al (2006) onde investigaram seis espécies de peixes no lago Camaleão, das quais *C. macropomum*, *C. monoculus*, *M. duriventre* e *P. nigricans* são espécies também investigadas nesse estudo e encontraram uma faixa de variação de 7,3 a 11,0‰. A ampla faixa de variação encontrada no lago Grande foi influenciada pelo valor empobrecido da espécie *P. brachypomus* no período de cheia (2,5‰). No entanto, dentre os poucos trabalhos que caracterizam isotopicamente espécies de peixes através de $\delta^{15}N$, Hamilton et al., (1992) investigando peixes do rio Orinoco encontraram uma faixa de variação de 5,0 a 11,0‰, apresentando-se como a faixa mais próxima da encontrada no lago Grande.

Na estimativa da contribuição das fontes autotróficas de energia para as espécies *O. bicirrhosum* e *P. nigricans* no período de seca evidenciou-se a fonte fitoplâncton/seston, como de maior importância. Rebelo et al (2010) analisando o conteúdo estomacal de nove espécies de peixes na mesma área de estudo desse trabalho, categorizou a espécie *O. bicirrhosum* como carnívora piscívora. Esse resultado indica que mesmo essa espécie apresentando como fonte o fitoplâncton/seston, está é proveniente da ingestão de peixes. Já

que essa espécie está no 4º nível e é considerada espécie de topo, segundo estudo de estrutura trófica no lago Grande realizado por Santos (2009).

A espécie *P. nigricans* tem como fonte autotrófica de energia o fitoplâncton/seston. Sendo essa espécie detritívora atribui-se a importância do fitoplâncton/seston a composição do detrito neste lago, já que é uma espécie que se alimenta de material orgânicos particulado do fundo do lago. Esse resultado é similar ao encontrado por Araújo-Lima et al (1986) e Forsberg et al (1993) que determinaram a origem das fontes autotróficas de peixes detritívoros, concluindo que a energia obtida por esses peixes eram provenientes de detritos do fitoplâncton e não das plantas aquáticas C₄. Para esses autores essa espécie detritívora possui seletividade por fitoplânctons tanto na ingestão quanto na digestão, pois geralmente se alimentam de sedimentos de fitoplâncton decomposto ou de uma mistura de matéria orgânica composta de fitoplâncton.

Entretanto, Oliveira et al (2006) estimando a contribuição de fontes de energia autotrófica de seis espécies de peixes do lago Camaleão, dentre as quais *P. nigricans*, concluíram que a fonte autotrófica de maior importância para essa espécie são as plantas C₃. Esses autores afirmam que esse resultado encontrado se deve a grande contribuição das plantas C₃ na formação do detrito do lago.

A espécie *Astronotus* sp. durante o período de seca e cheia, tem como fonte de maior importância o fitoplâncton/seston. Trabalhos com isótopos estáveis com esse gênero ou espécie ainda são escassos, mas ao comparar esses resultados com trabalhos de análise de conteúdo estomacal é possível verificar que essa espécie apresenta um amplo espectro alimentar. Sua alimentação é baseada em material vegetal, insetos e principalmente de peixes e camarões, (Rebello et al., 2010). Esse amplo espectro alimentar demonstra que essa espécie no lago Grande pode se alimentar de peixes e camarões fitoplanctófagos transformando a energia vinda desses animais de forma mais eficiente em biomassa.

A estimativa de contribuição das fontes para a espécie *C. macropomum* durante o período de seca indica que essa espécie tem como fonte de energia autotrófica de maior importância o fitoplâncton/seston. Isso ocorre devido à retração das águas e a diminuição na oferta de alimentos nesse período. Essa espécie é categorizada como onívora nos estudos de análise de conteúdo estomacal, apresentando uma dieta baseada em material vegetal (principalmente frutos/sementes) e zooplânctons (Araújo-Lima e Goulding, 1998). Com a ausência da floresta alagada no período de seca, o *C. macropomum* obtém energia da fonte autotrófica fitoplâncton. No período de cheia é possível verificar que com o aumento da área alagada e da disponibilidade de alimentos, o *C. macropomum* muda a sua fonte de energia autotrófica passando a obter sua energia de macrófitas C_3 e/ou plantas da floresta alagada. Rebelo et al., (2010) avaliaram a dieta consumida de *C. macropomum* e verificaram que 94% dos estômagos analisados apresentam plantas da floresta alagada, corroborando com os resultados desse estudo.

Outros autores também corroboram com esses resultados, Forsberg et al (1993) utilizando o modelo de balanço de massa simples com duas fontes (C_3 e C_4) e apenas o isótopos de C em vários rios e lagos da região Amazônica determinaram que a fonte de energia do *C. macropomum* era oriunda de fontes do ciclo fotossintético C_3 (incluindo plantas, macrófitas e fitoplânctons) e que o ciclo hidrológico não influenciava em mudanças nas fontes de carbono. Benedito-Cecilio et al (2000) utilizando também o modelo de balanço de massa simples na região de Vargem Grande e Óbidos no rio Amazonas, determinaram que o *C. macropomum* no período de seca obtém sua energia autotrófica de fitoplânctons. No período de cheia verificaram que com o aumento da disponibilidade de alimentos (cheia) essa espécie diminui a contribuição de fitoplânctons e aumenta a contribuição de fontes C_3 (plantas e macrófitas). Oliveira et al (2006) trabalhando nos quatro períodos do ciclo hidrológico (enchente, cheia, vazante e seca) determinaram que a fonte C_3 é a fonte de maior importância

para a espécie durante os quatro períodos, além disso concluíram que conforme a subida das águas a contribuição de zooplâncton vai diminuindo. Ocorrendo assim, da mesma forma para o *C. macropomum* do lago Grande, conforme as águas sobem a contribuição de fitoplâncton/seston diminui e a espécie vai tendo uma especificidade por macrófitas C₃ e/ou plantas da floresta alagada.

A pouca contribuição de fontes C₄ encontrada neste trabalho para o *C. macropomum* corroboram com os resultados de Forsberg et al (1993) e Oliveira et al (2006). Fontes C₄ (incluindo plantas e macrófitas) apresentam alta quantidade de fibras e são menos nutritivas. Isso foi verificado por Oliveira et al (2010) que investigaram o turnover das fontes C₃ e C₄ para essa espécie e concluíram que a síntese de tecido ocorre mais rapidamente nos peixes que se alimentam com fontes C₃.

A espécie *P. brachypomus* no período de seca apresentou como fonte de maior importância as macrófitas C₃. No período de cheia verificou-se que essa espécie apresentou macrófitas C₃ e/ou plantas da floresta alagada e fitoplâncton/seston como fonte de maior contribuição para a espécie corroborando com os resultados de Forsberg et al (1993) ao determinarem que a fonte autotrófica de energia dessa espécie era proveniente de fontes C₃.

A espécie *M. duriventre* possui como fonte de energia autotrófica as macrófitas C₃ e/ou as plantas da floresta alagada como mais importantes para a biomassa da espécie durante o ciclo hidrológico, corroborando os resultados de Forsberg et al (1993) e Oliveira et al (2006). No entanto, esses resultados diferem com os encontrados por Benedito-Cecilio et al (2000). Para esses autores a espécie *M. duriventre* durante a seca apresenta na ordem de importância as fontes fitoplâncton, macrófitas C₄ e macrófitas C₃. Na cheia continuam sendo as mesmas fontes passando a ordem ser macrófitas C₃, fitoplâncton e macrófitas C₄.

Leite et al (2002) estudando a contribuição das fontes autotróficas de larvas de peixes nos lagos Jacaré, Janauacá, Camaleão, Arapemã e Rei verificaram que para larvas de *M.*

duriventre a fonte de energia autotrófica são oriundas de macrófitas C₃. Portanto, no lago Grande os indivíduos jovens dessa espécie continuam a obter energia de macrófitas C₃ e/ ou plantas da floresta alagada.

As espécies *C. monoculus*, *P. squamosissimus* e *P. nattereri* apresentaram como fonte de maior contribuição durante o ciclo hidrológico as fontes macrófitas C₃ e/ou plantas da floresta alagada. A espécie *H. malabaricus* apresentou como fonte de maior contribuição o fitoplâncton/seston. Essas espécies são categorizadas como carnívoras (Mérona et al, 2001; Mérona e Rankin-de-Mérona, 2004; Pouilly et al, 2003; Rebelo et al, 2010).

Hamilton et al (1992) estudando nos lagos Orsinera, Tineo, Fundación, e Tasajeras da planície de inundação do rio Orinoco determinaram as fontes de energia de oito espécies que eram categorizadas como carnívoras. Os resultados encontrados por esses autores são similares ao do lago Grande, pois os peixes apresentam como fonte de energia material vegetal e fitoplânctons. Oliveira et al (2006) determinou que a espécie *C. monoculus* durante os períodos de seca, enchente, vazante e cheia apresentou como fonte de energia autotrófica as plantas C₃, demonstrando que essa espécie carnívora alimenta-se de presas que estão na base da cadeia alimentar. Forsberg et al (1993) determinaram que as espécies *C. monoculus*, *H. malabaricus*, *P. squamosissimus* e *P. nattereri* obtêm energia de fontes C₃, sendo incluídas nesse grupo as plantas C₃, macrófitas C₃ e fitoplâncton. Os resultados do lago Grande são similares ao encontrado por esses autores, devido às espécies apresentarem como fonte de energia autotrófica as macrófitas C₃ e/ou plantas da floresta alagada e fitoplâncton/seston e essas fontes se enquadram no grupo de fontes C₃ proposto pelos autores.

7. CONCLUSÃO

A investigação das fontes autotróficas de energia das espécies *Astronotus* sp., *C. monoculus*, *M. duriventre*, *H. malabaricus*, *P. squamosissimus*, *P. nattereri* permitiu verificar que essas espécies não alteraram sua fonte autotrófica de energia durante os períodos de seca e cheia. As fontes macrófitas C₃/plantas da floresta alagada foram as fontes de maior importância para as espécies, com exceção para espécies *Astronotus* sp. e *H. malabaricus* que possuem como fonte autotrófica de energia o fitoplâncton/seston.

As estimativas da contribuição das fontes autotróficas de energia variaram durante o período de seca e cheia para as espécies *C. macropomum* e *P. brachypomus*. Na cheia as macrófitas C₃/plantas da floresta alagada foram a fonte de maior importância para ambas as espécies, na seca *C. macropomum* tem como fonte de energia o fitoplâncton/seston e *P. brachypomus* as macrófitas C₃.

Para as espécies *O. bicirrhosum* e *P. nigricans* observou-se que a investigação das fontes autotróficas de energia foi possível ser realizada somente no período de seca. Sendo nesse período a fonte fitoplâncton/seston a fonte de maior importância para ambas as espécies.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

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

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

BATISTA, V. S. Distribuição, dinâmica da frota e dos recursos pesqueiros da Amazônia Central. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade Federal do Amazonas, Brasil, 291pp, 1998.

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

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

BENSTEAD, J. P.; MARCH, J. G.; FRY, B.; EWEL, K. C.; PRINGLE, C. M. Testing Isosource: Stable Isotope Analysis of a Tropical Fishery with Diverse Organic Matter Sources. **Ecology**, 87(2):326-333, 2006.

CHRISTENSEN, D. R. ; MOORE, B. C. Using stable isotopes and a multiple-source mixing model to evaluate fish dietary niches in a mesotrophic lake. **Lake and Reservoir Management**, 25(2):167-175, 2009.

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

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

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

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

FREITAS, C. E. C.; GARCEZ, R. C. S. Fish communities of natural canals between floodplain lakes and Solimões-Amazonas River. **Acta Limnológica Brasiliensia**, 16(3): p. 273-280. 2004.

FEARNSIDE, P.M. Deforestation in Brazilian Amazonia: History, rates and consequences. **Conservation Biology** 19(3): 680-688. 2005.

GARCEZ, R. Distribuição espacial da pesca no lago Grande de Manacapuru (amazonas) – Bases para subsidiar políticas de sustentabilidade para a pesca regional. Dissertação de mestrado do Programa de Pós-Graduação em Ciências do Ambiente e Sustentabilidade na Amazônia da Universidade Federal do Amazonas. 93p. 2009.

GOULDING, M. *The fishes And The Forest: Explorations In Amazonian Natural History*. University of California Press, Berkeley. 280 p. 1980.

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

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

JUNK, W. J. Ecology of the varzea, floodplain of Amazonian, whitewater rivers. In SIOLI, H. (ed.). *The Amazon: limnology and landscape of a mighty tropical river and its basin*. Dordrecht, dr. W. Junk. P.215-243. 1984.

KAWAKAMI, E. & VAZZOLER, G. Método gráfico e estimativa de índice alimentar aplicado no estudo de alimentação de peixes. **Bol. Inst. Oceanogr.**, 29(2), 205-207, 1980.

KLINE T.C. JR; GOERING J.J.; MATHISEN O. A.; POE P. H.; PARKER P. L.; SCALAN R. S. Recycling of elements transported upstream by runs of Pacific salmon. II. ^{15}N and ^{13}C evidence in the Kvichak River watershed, Bristol Bay, southwestern Alaska. **Can. J. Fish Aquat. Sci.** 50:2350–2365, 1993.

LEVEY, D. J.; KARASOV, W. H. Gut passage of insects by European starlings and comparison with other species. **Auk**, 111, 478–481. 1994.

LEITE, R.G. Alimentação e fontes autotróficas de energia utilizadas pelas larvas de peixes do rio Solimões/Amazonas e suas áreas inundáveis. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas, AM. 118p, 2000.

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

LOWE-MCCONNELL, R. H. Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge: Cambridge University Press, 382p. 1999.

LOPES, C. A.; BENEDITO-CECILIO, E. Variabilidade isotópica ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$) em produtores primários de ambientes terrestres e de água doce. **Acta Scientiarum**, Maringá, v. 24, n. 2, p. 303-312, 2002.

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

MARTINELLI, L.A.; VICTORIA, R.L.; TRIVELIN, P.C.O.; DEVOL, A.H. and RICHEY, J.E.. ^{15}N natural abundance of plants of the Amazon river floodplain and potential atmospheric N_2 fixation. **Oecologia**, 90: 591-596, 1992.

MÉRONA, B.; SANTOS, G.M.; ALMEIDA, R.G. Short term effects of Tucuruí Dam (Amazonia, Brazil) on the trophic organization of fish communities. **Environ. Biol. Fishes** 60:375-392. 2001.

MÉRONA, B.; RANKIN-DE-MERONA, J. Food resource partitioning in a fish community of the central Amazon floodplain. **Neotrop. Ichthyol.** 2(2):75-84. 2004.

MARSHALL, B.G.; FORSBERG, B.R.; THOMÉ-SOUZA, M.J.F. Autotrophic energy sources for *Paracheirodon axelrodi* (Osteichthyes, Characidae) in the middle Negro River, Central Amazon, Brazil. **Hydrobiologia** 596:95-103, 2007.

MINSHALL, G. W.; RUGENSKI, A. Riparian processes and interactions. In: HaVER, F. R.; LAMBERTi, G. A (Ed.) **Methods in stream ecology**, 2nd ed. San Diego: Academic Press, C. 31, p. 721- 742, 2007.

MATINELLI, L.A.; OMETTO, J.P.H.B.; FERRAZ, E.S.; VICTORIA, R.L.; CAMARGO, P. B.; MOREIRA, M.Z. Desvendando questões ambientais com isótopos estáveis. 144 p. São Paulo: Oficina de Textos, 2009.

OLIVEIRA, A. C. B. Isótopos estáveis de C e N como indicadores qualitativo e quantitativo da dieta do tambaqui (*Colossoma macropomum*) da Amazônia Central. Tese (Ph.D.) - Centro de Energia Nuclear na Agricultura/CENA/USP.86 p, 2003.

OMETTO, J.P.H.B.; MARTINELLI, L.A.; CAMARGO, P. B.; MOREIRA, M.Z. Uso de isótopos estáveis em estudos ambientais. In: ROLAND, F; CÉSAR, D.; MARINHO, M. (Org.) **Lições de Limnologia**. São Carlos: RIMA, p. 461 – 485, 2005.

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

PETERSON B. J.; FRY, B. Stable isotopes in ecosystem studies. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 18, p. 293-320, 1987.

PHILLIPS, D. L. Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: a critique. **Oecologia**, Berlin, v. 127, n. 166-170, 2001.

PHILLIPS, D. L.; GREGG, J. Uncertainty in source partitioning using stable isotopes. **Oecologia**, Berlin, v. 127, n. 171-179, 2001.

PHILLIPS, D. L.; KOCK, P. L. Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models. **Oecologia**, Berlin, v. 130, p. 114-125, 2002.

PHILLIPS, D. L.; GREGG, J. W. Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. **Oecologia**, Berlin, v. 136, n. 261-269, 2003.

POUILLY, M.; LINO, F.; BRETENOUX, J. G.; ROSALES, C. Dietary- morphological relationships in a fish assemblage of the bolivian amazonian floodplain. **J. Fish Biol.** 62:1137-1158. 2003.

PEREIRA, A. L.; BENEDITO-CECÍLIO. Isótopos estáveis em estudos ecológicos: métodos, aplicações e perspectivas. **Rev. biociên.**, Taubaté, v.13, n.1-2, p.16-27, 2007.

ROSECCHI, E.; NOUAZE, Y. Comparaison de cinq indices alimentaires utilisés dans l'analyse des contenus stomacaux. **Rev. Trav. l'Inst. Peches Marit.**, 49, 111-123, 1987.

REBELO, S. R. M., FREITAS, C. E. C.; SOARES, M. G. M. Fish diet from Manacapuru Big Lake complex (Amazon): a approach starting from the traditional knowledge. **Biota Neotrop.** 10(3). 2010.

SANTOS, F.A. Estrutura trófica de peixes do lago Grande, Manacapuru, AM com base nos isótopos estáveis de C e N. Dissertação de mestrado do Programa de Pós-Graduação em Ciências Pesqueiras nos Trópicos da Universidade Federal do Amazonas. 68p. 2009

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

SOARES, S. S.; Fontes autotróficas de energia e dieta de Characiformes juvenis em herbáceas aquáticas do rio Solimões/Amazonas. Dissertação de mestrado do Programa de Pós-graduação em Biologia de Água doce e Pesca Interior do Instituto Nacional de Pesquisas na Amazônia. 41p. 2010.

TOWNSEND C.R.; RILEY R.H. Assessment of river health: accounting for perturbation pathways in physical and ecological space. **Freshwater Biology**, 41, 393–405, 1999.

VANDER ZANDEN, M.J.; CABANA, G.; RASMUSSEN, J.B. Comparing trophic position of freshwater fish calculated using stable nitrogen isotope ratios ($\delta^{15}\text{N}$) and literature dietary data. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**. 54: 1142–1158, 1997.

YAMAMOTO, K. C.; SOARES, M. G. M.; FREITAS, C. E.C. Alimentação de *Tripottheus angulatus* (Spix & Agassiz, 1829) no lago Camaleão, Manaus, AM, Brasil. **Acta Amazônica**. vol.34, n.4, pp. 653-659, 2004.