

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

**INFLUÊNCIA DO RIO NEGRO E SOLIMÕES PARA A**  
**CONTRIBUIÇÃO DAS FONTES AUTOTRÓFICAS DE ENERGIA DO**  
***SEMAPROCHILODUS INSIGNIS***

**NEILIANE DO NASCIMENTO SOARES**

**MANAUS**

**2017**

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

**NEILIANE DO NASCIMENTO SOARES**

**INFLUÊNCIA DO RIO NEGRO E SOLIMÕES PARA A  
CONTRIBUIÇÃO DAS FONTES AUTOTRÓFICAS DE ENERGIA DO  
*SEMAPROCHILODUS INSIGNIS***

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

**ORIENTADORA: DR<sup>a</sup>. KEDMA CRISTINE YAMAMOTO**

**CO-ORIENTADORA: DR<sup>a</sup>. ANA CRISTINA BELARMINO DE OLIVEIRA**

**CO-ORIENTADOR: Ph.D. PIETER A. P. deHART**

**MANAUS**

**2017**

## Ficha Catalográfica

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

S676i Soares, Neiliane do Nascimento  
Influência do rio Negro e Solimões para a contribuição das fontes  
autotróficas de energia do *Semaprochilodus insignis* / Neiliane do  
Nascimento Soares. 2017  
66 f.: il. color; 31 cm.

Orientadora: Kedma Cristine Yamamoto

Coorientadora: Ana Cristina Belarmino de Oliveira

Coorientador: Pieter A. P. deHart

Dissertação (Mestrado em Ciências Pesqueiras nos Trópicos) -  
Universidade Federal do Amazonas.

1. Isótopos estáveis. 2. Detritívoro. 3. Rios oligotrófico e eutrófico.  
4. Simmr. I. Yamamoto, Kedma Cristine II. Universidade Federal do  
Amazonas III. Título

NEILIANE DO NASCIMENTO SOARES

INFLUÊNCIA DO RIO NEGRO E SOLIMÕES PARA A CONTRIBUIÇÃO DAS  
FONTES AUTOTRÓFICAS DE ENERGIA DO SEMAPROCHILODUS INSIGNIS

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

Aprovada em 29 de setembro de 2017

BANCA EXAMINADORA

Dra. Cláudia Pereira de Deus

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

Dra. Cristhiana Paula Röpke

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

Dr. Carlos Edwar de Carvalho Freitas

Universidade Federal do Amazonas

## AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal do Amazonas, pelo excelente quadro de professores, os quais contribuíram para meu desenvolvimento científico e profissional desde a graduação até esse momento.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Pesqueiras nos Trópicos, da Universidade Federal do Amazonas, pelos excelentes professores e pesquisadores, os quais contribuíram para meu desenvolvimento científico na área de recursos pesqueiros, em especial em ecologia trófica de peixes.

À Fundação de Apoio à Pesquisa do Estado do Amazonas – FAPEAM, pela concessão de bolsa de pesquisa.

À professora Dra. Kedma Cristine Yamamoto, por me acolher como sua orientada no meio em uma hora difícil e por sua contribuição na melhoria da dissertação e do meu profissionalismo.

À professora Dra. Ana Cristina Belarmino de Oliveira, pela toda dedicação e confiança que teve comigo no sentido de sempre melhorar, pelos conselhos, os quais foram valiosos para muitas decisões positivas minhas durante a pós-graduação.

Ao professor Dr. Carlos Edwar de Carvalho Freitas pela sua colaboração na melhoria do projeto de pesquisa e da dissertação em si.

Ao professor Dr. Marc Pouly, pelas aulas de *Stable Isotope in Aquatics Ecosystems*, que ajudaram bastante. E pela análise crítica positiva do meu projeto de pesquisa e pela colaboração nas análises de dados em pacotes SIAR.

Ao professor Dr. Pieter DeHard, pela co-orientação, pelas análises isotópicas das minhas amostras e pela toda colaboração na melhoria da minha dissertação.

Ao professor Dr. Bruce Gavin Marshall, pelos dados cedidos e pela sua colaboração nas análises de dados.

Ao técnico Ivanildo Lima Alves dos Santos, pela ajuda nas coletas realizadas na Ilha da Paciência e em Anavilhanas.

Aos mestrandos Jairo Ferreira da Silva e Sara de Castro Loebens, pela ajuda na coleta do sedimento realizada no Arquipélago.

A meus pais, Francisca Elenir Peixoto do Nascimento e Luiz dos Santos Soares, que mesmo nas dificuldades, me educaram e me ensinaram que o melhor caminho para atingir o sucesso é pelo estudo, mesmo que demore a vim.

Ao meu esposo Joubert da Costa e Silva, pela incansável ajuda, conselhos, paciência, por estar sempre ao meu lado, nas horas boas ou ruins, e pelo seu carinho incontestável.

Agradeço

## Encontro das águas

Vê bem, Maria, aqui se cruzam: este é o Rio Negro, aquele é o Solimões. Vê bem como este contra aquele investe, como as saudades com as recordações.

Vê como se separam duas águas, que se querem reunir, mas visualmente é um coração que quer reunir as mágoas de um passado, às venturas de um presente.

É um simulacro só, que as águas donas d'esta região não seguem o curso adverso, todas convergem para o Amazonas, o real rei dos rios do Universo;

Para o velho Amazonas, soberano que, no solo brasílio, tem o Paço; para o Amazonas, que nasceu humano, porque afinal é filho de um abraço!

Olha esta água, que é negra como tinta. Posta nas mãos, é alva que faz gosto; dá por visto o nanquim com que se pinta, nos olhos, a paisagem de um desgosto.

Aquela outra parece amarelaça, muito, no entanto é também limpa, engana: é direito a virtude quando passa pela flexível porta da choupana.

Que profundeza extraordinária, imensa, que profundeza, mais que desconforme! Este navio é uma estrela, suspensa neste céu d'água, brutalmente enorme.

Se estes dois rios fôssemos, Maria, todas as vezes que nos encontramos, que Amazonas de amor não sairia de mim, de ti, de nós que nos amamos!...

Quintino Cunha

## RESUMO

O *Semaprochilodus insignis* é uma espécie detritívora que consome matéria orgânica de organismo vegetais e animais. Forma grandes cardumes migrando entre rios de águas pretas e brancas, os quais apresentam diferentes concentrações de nutrientes e de fontes autotróficas de energia, os rios Negro e Solimões. Investigar a contribuição das fontes autotróficas de energia para o *S. insignis* do baixo rio Negro e do baixo rio Solimões foi o objetivo desse estudo. Análises isotópicas de carbono e nitrogênio foram realizadas das amostras de músculos dos peixes capturados nos diferentes ambientes. Os valores isotópicos dos peixes e das fontes autotróficas de energia foram utilizados no pacote Stable isotope mixing model in R (Simmr) para determinação das estimativas de contribuições das fontes. Os resultados isotópicos indicaram que o *S. insignis* explora as fontes autotróficas de energia de forma diferenciada, de acordo com o ambiente. No baixo rio Negro explora o perifíton (84%) como fonte de energia majoritária. No baixo rio Solimões explora o sedimento de fundo na várzea, consumindo o detrito representativo das fontes autotróficas, plantas terrestres/macrófitas C<sub>3</sub> (50%) e fitoplâncton (42%). Esses resultados evidenciam que a ecologia alimentar dessa espécie é singular, uma vez que apresenta uma variação nas fontes autotróficas de energia na qualidade e quantidade, e que se complementam em distintos ambientes. Neste sentido, a manutenção das condições necessárias para o completo ciclo de vida e conseqüentemente os estoques naturais requer uma atenção maior por envolver dois ambientes distintos e imprescindíveis.

**Palavras chave:** Isótopos estáveis. Detritívoro. Rios oligotrófico e eutrófico. Simmr.

## ABSTRACT

*Semaprochilodus insignis* is a detritivorous species that consumes of organic matter from plant and animal organisms. It forms large schools migrating between rivers of black and white waters, which were different concentrations of nutrients and sources of energy, the rivers Negro and Solimões. Investigating a contribution of the autotrophic sources of energy to the *S. insignis* of the lower Negro river and the lower Solimões river was the objective of this study. Carbon and nitrogen isotopic analyzes were performed on samples of fish muscle captured in the different environments. The isotopic values of the fish and the autotrophic energy sources used in the Stable isotope mixture model package in R (Simmr) for the determination of the estimates of the contributions of the sources. The results are isotopic indicating that *S. insignis* explores as autotrophic sources of energy in a differentiated way, according to the environment. In the low black river it explores the periphery (84%) as majority source. In the lower Solimões river it explores the bottom sediment in the floodplain, the detritus of terrestrial plants/macrophytes C<sub>3</sub> (50%) and phytoplankton (42%). These results show that the food ecology of this species is unique, since it presents a variation in the autotrophic energy sources in quality and quantity, and that complement each other in different ambient. In this sense, maintaining the necessary conditions for the complete life cycle and consequently the natural stocks require a greater attention to involve two environments, in distinct and essential.

**Keywords:** Stable isotopes. Detritivore. Oligotrophic and eutrophic rivers. Simmr.

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – <i>S. insignis</i> , com detalhe na nadadeira caudal e anal. Fonte: Soares (2015) – a autora.....	21
Figura 2 – Esquema da migração do <i>Semaprochilodus</i> . Elaborado a partir do modelo de Ribeiro (1983). [A], [B] e [C] são movimentos da migração de dispersão.....	23
Figura 3 – Esquema do trato digestivo do jaraqui de escama grossa. CP = cecos pilóricos, EC = estômago cardíaco, EP = estômago pilórico, I = intestino.Fonte: Fernández (1993).....	25
Figura 4 – Mapa de localização das áreas de estudo e dos pontos de coleta (círculo preenchido em vermelho).....	30
Figura 5 – Valores médios e desvio padrão do comprimento padrão do <i>S. insignis</i> do baixo rio Negro e baixo Solimões e sua relação com o nível da água. Clasificação do ciclo hidrológico segundo Bittencourt e Amadio (2007).....	35
Figura 6 – Histograma de frequência absoluta do comprimento padrão do <i>S. insignis</i> do baixo rio Solimões e baixo rio Negro.....	35
Figura 7 – Relação dos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ do tecido muscular do <i>S. insignis</i> e os valores isotópicos médios e desvio padrão das fontes autotróficas de energia.....	38
Figura 8 – Relação entre os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ do <i>S. insignis</i> do baixo rio Negro e do baixo rio Solimões.....	39

Figura 9 – Contribuições relativas (%) das fontes autotróficas para o *S. insignis*  
do rio baixo rio Negro (a) e do baixo rio Solimões  
(b)..... 40

## LISTAS DE TABELAS

Tabela 1 – Características físicas e químicas dos rios Negro e Solimões.....	19
Tabela 2 – Estimativas de produção primária de quatro tipos de grupos de plantas do rio Negro e rio Solimões.....	19
Tabela 3 – Valores médios ( $\bar{X}$ ) de $\delta^{13}\text{C}$ e de $\delta^{15}\text{N}$ das fontes de energia do rio Negro e do Solimões. n = número de amostras; SD = desvio padrão.....	36
Tabela 4 – End members utilizados no modelo de mistura Simmr.....	39

## SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	15
2 REVISÃO DE LITERATURA.....	18
2.1 Características gerais do rio Negro e do rio Solimões.....	18
2.2 Ecologia do <i>Semaprochilodus insignis</i> .....	20
2.2.1 Migração e reprodução.....	22
2.2.2. Hábito alimentar.....	24
2.3 Fontes autotróficas de energia para <i>S. insignis</i> .....	25
3 MATERIAIS E MÉTODOS.....	30
3.1 Área de estudo.....	30
3.2 Amostragem.....	31
3.3 Procedimentos para obtenção da $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ das fontes autotróficas.....	32
3.4 Análises laboratoriais.....	32
3.5 Análise dos dados.....	33
4 RESULTADOS.....	35
4.1 Comprimento padrão do <i>S. insignis</i> do baixo rio Negro e baixo Solimões.....	35
4.2 Composição isotópica das fontes de energia e do <i>S. insignis</i> do baixo rio Negro e baixo Solimões.....	36
4.3 Contribuição das fontes autotróficas de energia para <i>S. insignis</i> do baixo rio Negro e baixo Solimões.....	39
5 DISCUSSÃO.....	41
5.1 Comprimento padrão do <i>S. insignis</i> do baixo rio Negro e baixo Solimões e sua relação com o período hidrológico.....	41

5.2 Influência dos valores isotópicos das fontes autotróficas de energia nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ do <i>S. insignis</i> do baixo rio Negro e baixo Solimões.....	43
5.3 Contribuição das fontes autotróficas para o <i>S. insignis</i> do baixo rio Negro e Solimões.....	48
6 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	56
7 REFERÊNCIAS.....	57

## 1 INTRODUÇÃO

A Amazônia é conhecida pela sua grande disponibilidade hídrica, com vasto e denso conjunto de rios de características químicas e físicas distintas formando uma complexa rede hidrográfica (Sioli, 1991; MMA, 2006). Estes rios são classificados como rios de águas pretas, brancas e claras de acordo com a coloração de suas águas e suas características químicas (Sioli, 1991).

Rios de águas pretas têm suas nascentes originadas dos Escudos das Guianas. Tais formações geológicas são antigas e apresentam pouca carga sedimentária que lhe confere baixa concentração de íons dissolvidos (Prance, 1980; Sioli, 1991; Alves, 2003; Franzinelli, 2011).

Por outro lado, os rios de águas brancas têm suas nascentes originadas da Cordilheira dos Andes, uma formação geológica mais nova que sofre grande processo de erosão, disponibilizando grande concentração de carga sedimentar para os rios (Prance, 1980; Sioli, 1991; Franzinelli, 2011).

As diferenças químicas destes rios não são as únicas características limnológicas que os diferenciam. A produtividade primária desses rios também é diferenciada. Devido à baixa concentração de nutrientes em rios de águas pretas a produtividade primária é menor do que os rios de águas brancas (Marshall, 2010), cujo o fitoplâncton e as macrófitas são menos abundantes (Marshall, 2010).

Esses sistemas abrangem uma ampla diversidade de espécies de peixes (Goulding et al., 1988; Lowe-McConnell, 1999). Algumas apresentam grande importância comercial, dentre elas destacamos o *S. insignis* que migra entre rios de água preta, clara e branca (Ribeiro, 1983; Ribeiro & Petrere Junior, 1990; Benedito-Cecílio & Araújo-Lima, 2002; Batista et al. 2012).

O padrão de migração do *S. insignis* é complexo e dinâmico. No início da enchente os *S. insignis* deslocam-se das áreas de igapó dos rios de água preta até o rio Solimões-Amazonas para realizarem a desova e posteriormente retornarem as áreas de igapó (Ribeiro, 1983). As larvas são carreadas até os lagos de várzea onde encontrarão proteção e alimentação durante a fase juvenil (Leite et al., 2002; Lima & Araújo-Lima, 2004; Leite et al., 2002; Mounic-Silva & Leite, 2013), de onde posteriormente deslocam-se para as áreas de igapó (Ribeiro, 1983).

Nesses ambientes os *S. insignis* exploram o detrito das fontes autotróficas de energia que estão disponíveis, tais como, plantas terrestres, macrófita C<sub>3</sub>, macrófitas C<sub>4</sub>, perifíton e fitoplâncton (Yossa & Araújo-Lima, 1998; Fernández, 1993).

As fontes autotróficas de energia para *S. insignis* foram investigadas através do método isotópico em sistemas de água branca (Fernández, 1993; Forsberg et al., 1993; Benedito-Cecílio et al., 2000), sendo apontado o fitoplâncton como uma importante fonte de energia. Benedito-Cecílio e Araújo-Lima (2002) verificaram que os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  do *S. insignis* variam entre rios de água branca e preta, sendo que os indivíduos de água preta são menos enriquecidos em carbono do que os de água branca. Porém a contribuição das fontes autotróficas para a espécie nesses dois ambientes não foi estimada devido a variabilidade das fontes entre os rios, somente a média dos organismos não permitiu estimar a contribuição.

Esses resultados foram obtidos apenas com uso do isótopo de carbono e baseados em modelo de balanço de massas, o que pode induzir interpretações equivocadas na contribuição das diferentes fontes energéticas disponíveis. Além do que, não levaram em conta o padrão de migração e como isso poderia influenciar na contribuição das fontes para essa espécie.

Embora esses trabalhos contribuam com importantes informações para ecologia alimentar dessa espécie, persistem lacunas que dificultam o entendimento quanto a importância da contribuição das fontes de energia para o *S. insignis* em rios de águas pretas e brancas, e que podem ser esclarecidos com modelos atuais mais complexos que fornecem maior confiabilidade na determinação da contribuição das fontes autotróficas

Nesse sentido, este estudo baseia-se na hipótese de que o *S. insignis* utiliza diferentes fontes autotróficas de energia de acordo com ambiente em que habita o longo da rota migratória desencadeada pelo ciclo anual de inundação. E tem como objetivo de pesquisa investigar a contribuição relativa das diferentes fontes autotróficas de energia para *S. insignis* do rio Negro e rio Solimões, considerando sua ocupação em cada um desses ambientes em momentos distintos do ciclo de inundação.

## 2 REVISÃO DA LITERATURA

### 2.1 Características gerais do rio Negro e do rio Solimões

A região hidrográfica da Amazônia é uma grande rede de densos conjuntos de rios e cursos de água de menor extensão e volume (MMA, 2006). As águas dos rios da Amazônia são classificadas de acordo com as suas características geomorfológicas, químicas e físicas (Sioli, 1991). Três tipos podem ser distinguidos, rios de água branca, preta e clara (Sioli, 1991).

Entre os rios de água branca, destaca-se o Solimões, cujas suas nascentes são oriundas dos Andes, onde os processos erosivos são intensos, resultando em uma alta carga de sedimento em suspensão e pouco material orgânico, que lhe confere uma aparência amarelada (Prance, 1980; Sioli, 1991; Franzinelli, 2011).

Entre os de água preta, ressalta-se o rio Negro. As suas nascentes têm origem nos escudos arqueados das Guianas (Goulding et al., 1988; Prance, 1980; Sioli, 1991), os quais são formações geológicas antigas com relevo plano e regular, onde os processos erosivos são poucos intensos, e em consequência, a carga de sedimento é baixa (Prance, 1980; Sioli, 1991; Alves, 2003; Franzinelli, 2011).

Somando-se a isso, a presença da floresta, a temperatura do rio e as peculiaridades do solo dessa região contribuem para a produção de substâncias húmicas, as quais conferem a água um caráter ácido e de coloração marrom (Leenheer, 1980; Sioli, 1991; Franzinelli & Igreja, 2002; Alves, 2003; Queiroz et al., 2009; Franzinelli, 2011).

Esses dois rios apresentam características limnológicas distintas (Tabela 1), mas não são os únicos fatores que os diferenciam. Por conta das suas características,

a produtividade primária do rio Solimões é mais expressiva do que a do rio Negro (Tabela 2).

**TABELA 1.** Características físicas e químicas dos rios Negro e Solimões

Rio	Água	PM (m)	CD (t/ano)	pH	C (µS/cm)	A (mg/L)	T (°C)	Referências
Negro	Negra	20-30*	6x10 <sup>6</sup>	4-5	17±15	0,01	30±1	1,2;3
Solimões	Branca	20-35	205x10 <sup>6</sup>	6-7	77±15	33±3	29±1	3,4,5

PM=Profundidade média; CD=Carga dissolvida; C=Condutividade; A=Alcalinidade; T=Temperatura. 1-Leenheer & Santos (1980); 2-Duncan & Fernandes (2010); 3-Franzinelli (2011); 4-Sánchez et al. (2015); 5-Souto et al. (2015). \*90m máximo próximo ao encontro das águas

**TABELA 2.** Estimativas de produção primária de quatro grupos de plantas do rio Negro e do rio Solimões

Grupos	Rios	t.C/ha.a		Referências
		Negro	Solimões	
Plantas terrestres		2,20	11,35	1, 2
Fitoplâncton		0,67	1,93	1, 2
Macrófitas		1,28*	24,91**	1, 2
Perifíton		1,33	2,13	1, 2

1-Marshall (2010); 2-Melack et al. (2001). \* Apenas macrófitas C<sub>3</sub>. \*\* Estimativa incluindo macrófitas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub>. t.C/ha.a = tonelada de carbono por hectare ao ano.

Os principais grupos de plantas encontrados no rio Negro são as plantas terrestres, representadas principalmente pelas Dicotyledonae, e o perifíton (Thomé-Souza, 2005). Esses grupos de plantas contribuem, respectivamente, com 86,81% e 6,58% para produção primária total no rio Negro (Marshall, 2010). As macrófitas aquáticas e o fitoplâncton são quase ausentes (Lewis, 1988; Sioli, 1991; Thomé-Souza, 2005), representam, respectivamente, 6,30% e 0,31% da produção primária. Embora no baixo rio Negro sejam encontradas algumas espécies de macrófitas, como *Paspalum repens*, *Luziola spruceana* e *Oryza perennis* (Goulding et al., 1988). Os poucos fitoplânctons encontrados são representados por diatomáceas e algas verdes (Goulding et al., 1988; Thomé-Souza, 2005).

Quatro grupos de plantas contribuem para a produção primária no rio Solimões, as plantas terrestres, macrófitas aquáticas, fitoplâncton e perifíton (Melack

& Forsberg, 2001). As macrófitas aquáticas são o grupo mais produtivo, contribuindo com 65% da produção primária total, as plantas terrestres contribuem com 28%, o perífíton e o fitoplâncton com 5% e 2%, respectivamente.

Os rios de água branca, como o Solimões, apresentam alta biomassa de peixes, sendo 5 vezes maior que a biomassa em rios de água preta (Saint-Paul et al., 2000). Porém, a diversidade de peixes é maior em rios de água preta, com 172 espécies em comparação com as 148 de rios de água branca (Saint-Paul et al., 2000; Marshall, 2010). Algumas dessas espécies são encontradas apenas em rios de água preta ou branca, outras fazem uso dos dois tipos de água (Saint-Paul et al., 2000).

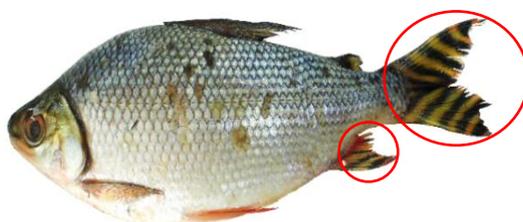
Entre as espécies que utilizam os dois ambientes, destaca-se o *Semaprochilodus*, um peixe detritívoro de grande importância comercial para o estado do Amazonas (Batista & Lima, 2010). Esses peixes realizam uma complexa e dinâmica migração entre os rios Negro e Solimões-Amazonas (Ribeiro, 1983; Barthem et al., 2016).

## **2. 2 Ecologia do *Semaprochilodus insignis***

O gênero *Semaprochilodus* é um grupo de peixes migradores que forma grandes cardumes (Ribeiro & Petrere Junior, 1990; Vieira et al., 1999, Vieira, 2003), com uma ampla distribuição, encontrados nas bacias do Orinoco, Guiana e Amazônica (Ribeiro, 1983). Na Bacia Amazônica, o gênero compreende em duas espécies, *Semaprochilodus taeniurus* e *Semaprochilodus insignis* (Ribeiro & Petrere Junior, 1990).

O *S. insignis* foi descrito em 1841 por Jardine e Schomburgk. Pertence à ordem dos Characiformes e a família dos Prochilodontidae (Reis et al., 2003). A espécie é, em geral, de médio porte, sua boca tem forma de disco com lábios bem

desenvolvidos e repletos de pequenos dentes (Ribeiro, 1983). É diferenciada das outras espécies da família por apresentarem faixas transversais com cores alternadas em preto e amarelo nas nadadeiras caudal e anal (Ribeiro & Petrere Junior, 1990, Reis et al., 2003) (Figura 1).



**FIGURA 1.** *S. insignis*, com detalhe na nadadeira caudal e anal. Fonte: Soares (2015) – a autora

Apresenta o corpo relativamente alto e curto, sua coloração é cinza-prateada, sendo mais escuro no dorso do que no ventre (Soares et al., 2008). Possui aproximadamente de 9 a 14 escamas da nadadeira dorsal até a linha lateral, 19 a 21 escamas circundando o pedúnculo caudal e de 10 a 14 escamas pré-dorsais (Ribeiro, 1983; Soares et al., 2008).

Esta espécie é de grande importância na pesca comercial e de subsistência no estado do Amazonas (Batista & Lima, 2010), além de representar a principal fonte de proteína animal para os ribeirinhos (Ferraz et al., 2012; Sonoda & Shirota, 2012).

Somente no município de Tefé, no Amazonas, segundo o Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá (IDSM, 2015), a produção desembarcada de *S. insignis* no ano de 2015 foi de 310.070 kg, e representou 49,94% das espécies desembarcadas no porto de Tefé. Segundo Ferraz & Barthem (2016) a população de Tefé consome cerca de 30 kg de peixe/habitante, ficando abaixo da média do estado do Amazonas (34,32 kg de peixe/habitante) (Sonoda & Shirota, 2012), e acima da média nacional, (9,6 kg/habitante, FAO, 2016). O *S. insignis* é o peixe mais consumido na cidade de Tefé (Ferraz & Barthem, 2016), mostrando sua importância no abastecimento do mercado local.

### 2.2.1 Migração e reprodução

Espécie de hábito diurno, de desova total e fecundação externa, forma grandes cardumes que migram entre rios de águas pretas e brancas, deslocando-se cerca de 1000 a 1300 km para desovar no encontro dessas águas (Ribeiro, 1983; Ribeiro & Petrere Junior, 1990; Soares et al., 2008).

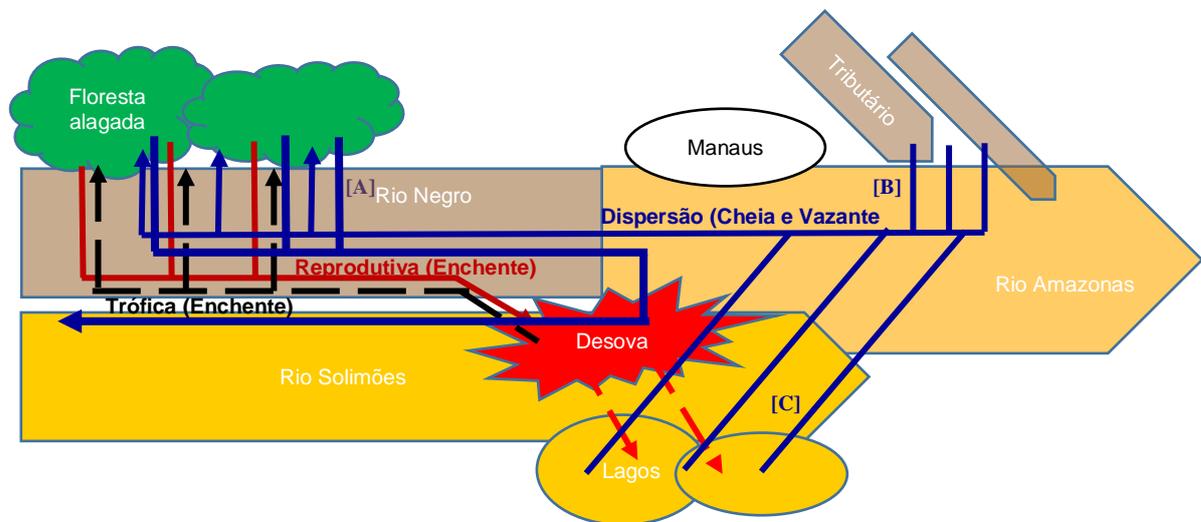
O *S. insignis* apresenta um padrão de migração complexo, segundo Ribeiro (1983) essa espécie realiza três tipos de migrações, a primeira, denominada de migração reprodutiva, a qual inicia no início da enchente. Os cardumes de jaraquis adultos em estágio gonadal maduro deslocam-se das áreas inundadas do baixo rio Negro até o rio Solimões, nas proximidades do encontro desses dois rios para desovarem (Figura 2) (Vieira et al., 1999; Santos et al. 2006).

A segunda migração, a migração trófica (Figura 2), é subsequente a migração reprodutiva. Após a desova, esses jaraquis retornam as áreas inundadas do rio Negro para se alimentarem intensivamente durante 3 meses (Goulding, 1980; Ribeiro, 1983).

As larvas provenientes da migração reprodutiva derivam rio abaixo adentrando em áreas alagáveis de águas brancas por meio de canais, igarapés e paranás, onde encontram alimento e abrigo para seu desenvolvimento até a fase juvenil (Sánchez-Botero & Araújo-Lima, 2001; Leite & Araújo-Lima, 2002; Lima & Araújo-Lima, 2004; Mounic-Silva & Leite, 2013).

Lima e Araújo-Lima (2004) mencionam que as larvas de Prochilodontideos são encontradas em rios de águas brancas, mas não em rios de águas pretas. Leite et al. (2006) mostraram grande abundância de larvas de Characiformes no período da enchente no Lago do Catalão, situado próximo a confluência do rio Negro e Solimões. Entre as espécies de Characiformes, o *S. insignis* apresentou maior abundância (317,5 larvas/50m<sup>3</sup>). O que evidencia a importância dos lagos de várzea como

berçários para essa espécie (Leite & Araújo-Lima, 2002; Lima & Araújo-Lima, 2004; Mounic-Silva & Leite, 2013).



**FIGURA 2.** Esquema da migração do *Semaprochilodus*. Elaborado a partir do modelo de Ribeiro (1983). [A], [B] e [C] são movimentos da migração de dispersão.

O último padrão de migração realizado pelo *S. insignis* é mais dinâmico e complexo, denominada de migração de dispersão (Figura 2) (Ribeiro, 1983). Também conhecida como migração do “peixe gordo”, segundo o autor constitui-se de 3 movimentos: movimentos rio Negro abaixo [A], rio Negro acima [B] e pelo menos um movimento rio acima nas águas brancas [C]. O primeiro movimento consiste no deslocamento daqueles grupos de *S. insignis* adultos que retornaram para o rio Negro após a desova (Figura 2, [A]). Estes após 3 meses deslocando-se rio Negro abaixo, na margem direita, até atingirem as águas brancas do rio Solimões e então adentrarem em seus tributários de águas pretas. O segundo movimento consiste no deslocamento de *S. insignis* vindos das águas brancas do rio Amazonas (Figura 2, [B]), os quais adentram rio Negro pela margem esquerda até alcançarem, na seca, o habitat de pré-desova. Esses dois movimentos acontecem durante a cheia e vazante. O último movimento ocorre na vazante, e é constituído pelo deslocamento de *S.*

*insignis* jovens vindos das áreas de várzeas (Figura 2, [C]), os quais adentram no rio Negro por ambas as margens.

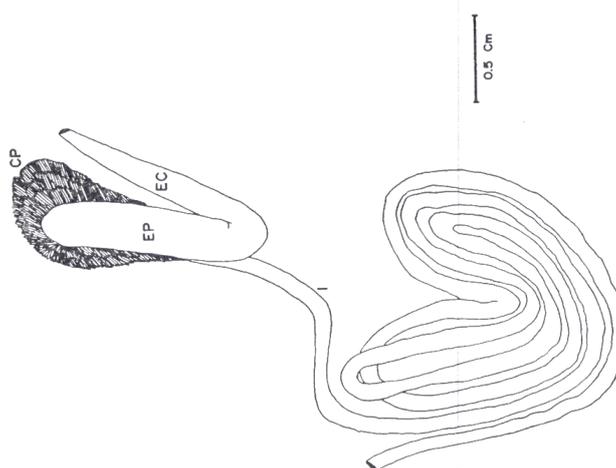
### **2.2.2 Hábito alimentar**

Assim como outras espécies da família Prochilodontidae, o *S. insignis* é um peixe detritívoro (Reis et al., 2003), consumindo detritos compostos por material inorgânico e material orgânico vivo ou morto de vegetais e animais (Yossa & Araújo-Lima, 1998; Fernández, 1993). Apresenta adaptações da morfologia funcional e da fisiologia do sistema digestivo (Chaves & Vazzoler, 1984), assim como adaptações comportamentais que permitem identificar o detrito mais nutritivo (Bowen, 1983).

Dentre as adaptações anatômicas e fisiológicas, os jaraquis possuem uma boca pequena, lábios grossos em forma de disco, os quais contam com uma série de dentes móveis, pequenos, que servem para raspar o detrito e o perifíton aderido à vegetação aquática (Mago-Leccia, 1972).

O estômago é constituído de duas partes, na parte anterior localiza-se o estômago cárdico que apresenta uma parede muscular fina e distensível, e na parte posterior, encontra-se o estômago pilórico de parede muscular grossa e rígida, o qual auxilia na trituração do detrito (Figura 3) (Chaves & Vazzoler, 1984; Fernández, 1993).

Entre o estômago pilórico e o intestino, surgem lateralmente centenas de câmaras de segunda e terceira ordem (Chaves & Vazzoler, 1984; Fernández, 1993), os cecos pilóricos, os quais são em torno de 1240 (Fernández, 1993).



**FIGURA 3.** Esquema do trato digestivo do jaraqui de escama grossa. CP = cecos pilóricos, EC = estômago cardíaco, EP = estômago pilórico, I = intestino. Fonte: Fernández (1993).

Entre as adaptações comportamentais, se destacam as que estão relacionadas com a seleção de alimento mais nutritivo. O alimento dos peixes detritívoros em geral é abundante, no entanto, a qualidade deste alimento é variável, de acordo com a proporção de itens que apresentam diferenças no teor de nutrientes, influenciando conseqüentemente na qualidade do detrito (Fernández, 1993).

### 2.3 Fontes autotróficas de energia para o *S. insignis*

De forma direta ou indireta, na região Amazônica, existem quatro grupos gerais de fontes autotróficas de energia que podem suportar a biomassa de *S. insignis*, as plantas terrestres, fitoplâncton, perifíton e macrófitas (Forsberg et al., 1993; Fernández, 1993).

Tradicionalmente tem-se sugerido que as macrófitas por terem alta produtividade (Bayley, 1989) e as plantas da floresta inundada (Goulding et al., 1988) são as fontes autotróficas de energia com as maiores contribuições para os peixes detritívoros. Por outro lado, as análises de conteúdo estomacal revelam um mosaico complexo de itens alimentares com algas, bactérias, micro-invertebrados e detritos não identificados (Araújo-Lima et al., 1986; Yossa & Araújo-Lima, 1998). Mas não é

claro qual desses itens são assimilados pelo *S. insignis*. Métodos alternativos, como a metodologia isotópica tem sido utilizada para contornar a limitação dos métodos clássicos de análise de conteúdo estomacal.

A metodologia isotópica é uma ferramenta que tem sido amplamente utilizada em estudos ecológicos. A técnica isotópica fornece uma contínua medida da posição trófica que integra a assimilação de energia através de todas as diferentes vias tróficas (Post, 2002).

Esta metodologia consiste na determinação da composição isotópica de uma matéria que convencionalmente é dada em notação delta ( $\delta$ ) e expressa em partes por mil (‰) (Sulzman, 2007; Fry, 2008; Martinelli et al., 2009). Sendo que a composição isotópica é determinada pela razão isotópica ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ou  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ) de uma matéria comparada com razão isotópica de um padrão internacionalmente aceito (Manetta & Benedito-Cecílio, 2003; Ducatti, 2007; Fry, 2008; Martinelli et al., 2009). O padrão para o carbono é o PDB, um fóssil de *Belemnitella americana* da formação PeeDee da Carolina do Sul (EUA). Entretanto, com o esgotamento desse material atualmente se utiliza o Vienna-PDB (VPDB) como padrão alternativo (Ducatti, 2007; Sulzman, 2007; Fry, 2008). O padrão para o nitrogênio é o  $\text{N}_2$  atmosférico (Ducatti, 2007; Sulzman, 2007; Fry, 2008).

É comum utilizar os termos “negativo/positivo” ou “enriquecido/empobrecido” quando se refere aos valores de  $\delta$  (Pereira & Benedito, 2007). Uma amostra é mais ou menos enriquecida que a outra quando seu valor de  $\delta$  para o carbono é menos ou mais negativo (ex:  $-12\text{‰}$  e  $-32\text{‰}$ ), respectivamente, ou ainda, quando o valor de  $\delta$  para nitrogênio for mais ou menos positivo (ex:  $4\text{‰}$  e  $2\text{‰}$ ), respectivamente.

Para que os isótopos estáveis possam ser usados como metodologia em estudos alimentares, uma das condições básicas é que as fontes que compõem a

dieta do animal em questão tenham valores distintos de  $\delta^{13}\text{C}$  (Manetta & Benedito-Cecílio, 2003; Oliveira, 2003; Rezende et al., 2008). Nos ecossistemas aquáticos, as principais fontes primárias de energia para peixes são as plantas aquáticas, e direta ou indiretamente, as plantas terrestres (Oliveira, 2003).

As plantas de forma geral apresentam valores isotópicos menos enriquecidos em carbono do que a sua fonte de energia (Park & Epstein, 1961; Marshall et al., 2007). Estes valores são resultantes dos processos enzimáticos e físicos que ocorrem nelas, tais processos discriminam o carbono 13 ( $^{13}\text{C}$ ) (Park & Epstein, 1961; O'Leary, 1981; Marshall et al., 2007). Essa discriminação varia de acordo com a via fotossintética de assimilação de carbono ( $\text{C}_3$  e  $\text{C}_4$ ) utilizada por elas (Park & Epstein, 1961; Smith & Epstein, 1971; Manetta & Benedito-Cecílio, 2003; Marshall et al., 2007).

Nas plantas de padrão fotossintético  $\text{C}_3$  (Calvin cycle) a enzima ribulose 1,5 bifosfato carboxilase (rubisco) reduz o  $\text{CO}_2$  em um composto de 3 carbonos, o fosfoglicerato (Park & Epstein, 1961; Forgel & Cifuentes, 1993; Oliveira, 2003; Marshall et al., 2007; Pereira & Benedito, 2007). Tal enzima discrimina o  $^{13}\text{C}$ , o que causa um elevado fracionamento, resultando valores isotópicos menos enriquecidos em carbono, variando entre  $-32$  e  $-20\text{‰}$  (Bender, 1971; Oliveira, 2003; Pereira & Benedito, 2007).

Enquanto que nas plantas de padrão fotossintético  $\text{C}_4$  (Hatch–Slack cycle), o  $\text{CO}_2$  é reduzido em um composto de quatro carbonos, ácido málico ou ácido aspártico, através da enzima de carboxilação fosfenolpiruvato (PEP). Tal enzima discrimina menos o  $^{13}\text{C}$ , e, portanto, apresenta valores isotópicos mais enriquecido, variando de  $-17$  a  $-9\text{‰}$  (Park & Epstein, 1961; Forgel & Cifuentes, 1993; Oliveira, 2003; Marshall et al., 2007; Pereira & Benedito, 2007).

As algas fitoplanctônicas por sua vez, embora tenham o mesmo metabolismo que as plantas de padrão fotossintético  $C_3$ , apresentam valores  $\delta^{13}C$  menos enriquecido (Martinelli et al., 1988; Oliveira, 2003). Isso pode ser atribuído a influência de detritos terrestres da vegetação ripária  $C_3$ , que é aproximadamente  $-26\text{‰}$ , do  $CO_2$  dissolvido e do fracionamento que ocorre entre a fonte de carbono e o fitoplâncton (Martinelli et al., 1988; Lopes & Benedito-Cecílio, 2002). Diferente de outras plantas  $C_3$ , o fitoplâncton utiliza preferencialmente o carbono orgânico dissolvido (CID), cujos valores de  $\delta^{13}C$  são reflexo do  $CO_2$  atmosférico e do  $CO_2$  dissolvido nesses ambientes (Martinelli et al., 1988; Hamilton & Lewis Jr., 1992; Lopes & Benedito-Cecílio, 2002; Oliveira, 2003).

As variações isotópicas introduzidas na cadeia alimentar de um nível para outro é cerca de  $1\text{‰}$  para o carbono (DeNiro & Epstein, 1978; Vander-Zander & Rasmussen, 2001) e aproximadamente  $3,4\text{‰}$  para o nitrogênio (Minagawa & Wada, 1984; Vander-Zander & Rasmussen, 2001), observando-se dessa forma, uma preservação na composição isotópica durante a transferência, o que torna possível identificar a origem das fontes de carbono assimilada pelos detritívoros.

O primeiro trabalho realizado com intuito de identificar as fontes autotróficas de energia para alguns peixes detritívoros adultos utilizando isótopo estável de carbono foi realizado por Araújo-Lima et al. (1986), os quais indicaram que o fitoplâncton era a principal fonte de carbono. Forsberg et al. (1993) também indicaram a mesma fonte autotrófica para os detritívoros, enfatizando que esses peixes adquirem o carbono dessa fonte através da seleção no detrito, pois estes apresentam adaptações morfológicas e comportamentais que o permitem selecionar a fonte mais nutritiva. Fernández (1993) indicou que as algas fitoplanctônicas e perifíticas constituem as fontes predominantes de energia para os juvenis de *S. insignis* e

*Prochilodus nigricans* do lago do Catalão, próximo a confluência do rio Negro e Solimões, e que as macrófitas C<sub>4</sub> contribuem significativamente para energia dessas espécies na fase inicial de vida.

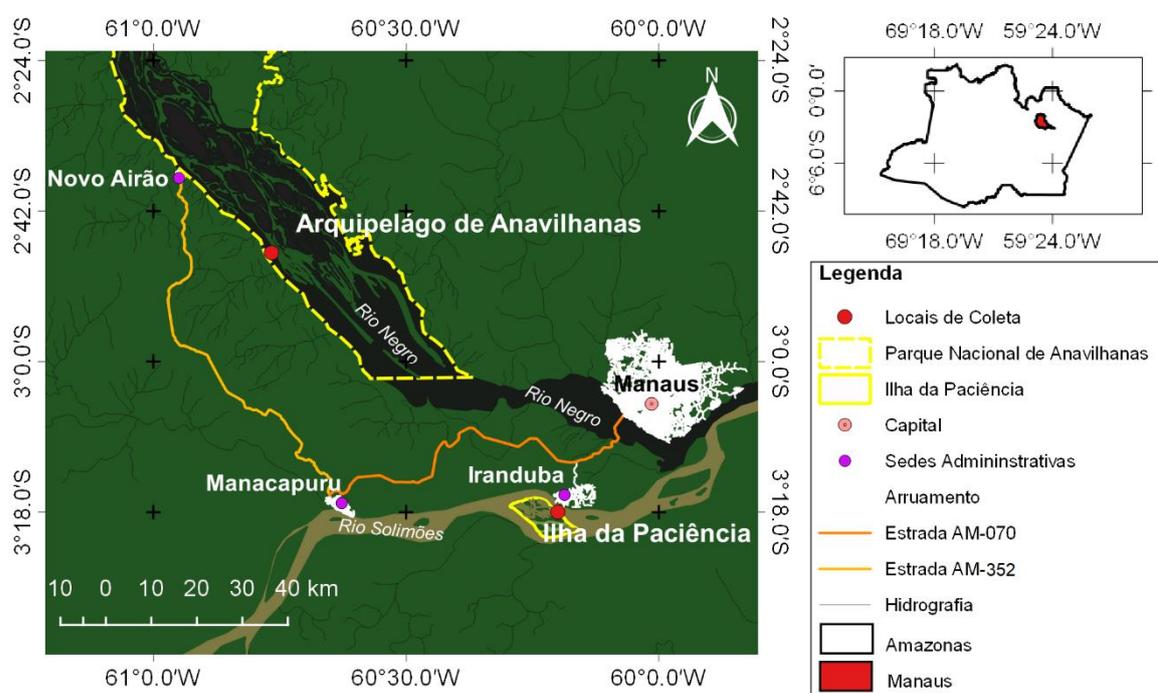
Posteriormente, Benedito-Cecílio et al. (2000) estimaram que o fitoplâncton contribuiu com 54 a 88% como fonte de carbono para o *S. insignis*, evidenciando a dependência dessa espécie pelo carbono algal. Leite et al. (2002) utilizando isótopos estáveis de carbono e nitrogênio na determinação de fontes de energia para larvas de peixes da várzea Amazônica, indicaram que as plantas C<sub>3</sub> são as principais fontes de energia para as larvas de *S. insignis*, principalmente as algas. Mortillaro et al. (2015) utilizando a técnica de composição de ácidos graxos evidenciaram também que as algas são as principais fontes de energias para peixes detritívoros da várzea Amazônica, mostrando que a composição de ácido graxo dos detritívoros era associada com a composição das cianobactérias de sistema de água doce encontrada por Napolitano (1999) e Mortillaro et al. (2011).

Benedito-Cecílio e Araújo-Lima (2002) investigaram a variação da composição isotópica de carbono do *S. insignis* durante a residência deste em diferentes habitats com características química distintas, como rio de água branca, preta e clara. Os resultados indicaram que a composição isotópica de carbono do *S. insignis* variou entre os rios. Os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  dos indivíduos de rios de águas claras e pretas foram menos enriquecidos em comparação aos valores isotópicos dos indivíduos de rios de águas brancas, evidenciando que estes peixes estão assimilando a fonte de carbono dos ambientes onde foram capturados. Os autores enfatizam que somente as médias dos valores isotópicos não são capazes de estimar a contribuição das fontes de energia para o *S. insignis*, pois as fontes são espacialmente variáveis, portanto, sugerem que são necessários mais estudos.

### 3 MATERIAIS E MÉTODOS

#### 3.1 Área de estudo

O estudo foi conduzido em dois ambientes, no baixo rio Negro, no Arquipélago de Anavilhanas, aproximadamente 40 km da cidade de Manaus e no baixo Solimões, na Ilha da Paciência, localizada a 50 km da cidade de Manaus no estado do Amazonas (Figura 4).



**FIGURA 4.** Mapa de localização das áreas de estudo e dos pontos de coleta (círculo preenchido em vermelho).

O Arquipélago de Anavilhanas possui uma área de 3.504 km<sup>2</sup>, coberto pela floresta de igapó e composto por centenas de ilhas, lagos, canais, igapós e bancos de areias (Leenheer & Santos, 1980; Alves, 2003; Latrubesse & Franzinelli, 2005). Cerca de 100 km<sup>2</sup> do arquipélago é inundado sazonalmente com as águas pretas do rio Negro (Nakazono & Piedade, 2004; Franzinelli & Igreja, 2002). A Ilha da Paciência, por outro lado, é composta por diversos lagos que sofrem sazonalmente influência direta do canal principal do rio Solimões (Cardoso, 2015).

Em maio de 2015, mês que foram coletados os *S. insignis* no baixo rio Negro, o nível da água foi de 28,80 metros, correspondendo ao período da cheia, segundo a classificação de Bittencourt e Amadio (2007). Em janeiro de 2016, período que foram capturados os peixes no baixo rio Solimões, o nível da água foi de 19,67 metros, equivalendo ao período da seca (Bittencourt & Amadio, 2007).

### 3.2 Amostragem

Os *S. insignis* foram coletados em maio de 2015 no Arquipélago de Anavilhanas (2°47'S; 60°46'W) no período da cheia. E em janeiro de 2016 na Ilha da Paciência (03°18'S; 60°12'W) no período da seca (Figura 04). Os indivíduos coletados no rio Negro, foram capturados com rede de cerco de 15 m de comprimento, 5 metros de largura e 30 mm de abertura de malhar no horário da manhã (05 às 07 horas). Os peixes do rio Solimões, foram capturados usando rede de emalhar de 1,60 metros de largura por 25 metros de comprimento com comprimento de malha de 60 e 70 mm. As redes de emalhar foram dispostas perpendicularmente no banco de capim aquático por 2 horas durante a manhã (05 às 07 horas).

Quinze peixes de cada local foram capturados, acondicionados em caixa de isopor com gelo e transportados para a Universidade Federal do Amazonas. No laboratório de Ictiologia da Universidade Federal do Amazonas foram registrados os dados biométricos, comprimento padrão (cp) em centímetros (0,10cm) e o peso em gramas (0,10g). Uma amostra do músculo do dorso de cada indivíduo foi coletada, totalizando 30 amostras de músculo, as quais foram preservadas em tubos de Eppendorf em um freezer. Posteriormente as amostras foram secas a 50°C durante 72 horas, estocadas em tubos de Eppendorf e enviadas para o Conservation Biology Laboratory do Virginia Military Institute em Lexington, Virginia (USA).

### 3.3 Procedimentos para obtenção da $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ das fontes autotróficas

Como referência para os valores isotópicos de  $\delta^{13}\text{C}$  e de  $\delta^{15}\text{N}$  das fontes autotróficas foram utilizados para o Solimões os dados compilados de Oliveira et al. (2006), Santos (2009), Costa et al. (2017) e do banco de dados do Projeto biologia e ecologia de peixes de lago de várzea: subsídios para conservação e uso dos recursos pesqueiros da Amazônia (MCT/CNPq/PPG7, nº 557060/2005-2), e para o rio Negro os dados de Thomé-Souza (2005), Marshall et al. (2008) e Marshall (2010), descritos na tabela 3.

Tendo em vista que o *S. insignis* é um peixe detritívoro e não há dados isotópicos de referência para o sedimento do rio Negro, foram coletadas 9 amostras de sedimento do fundo do baixo rio Negro no mês de maio, com auxílio de uma draga. Retirou-se folhas, raízes, galhos e areia, e todo e qualquer material grosseiro até a obtenção de uma matéria orgânica fina e homogênea, que representou o detrito do baixo rio Negro. Após esse processo as amostras foram secas a 50°C durante 72 horas. E em seguida foram acondicionadas em tubo de *Eppendorf* e enviadas para o *Trophic Ecology Laboratory* da *Unity College* em Unity, Maine (USA). Para o detrito do rio baixo rio Solimões utilizou-se como referência os dados de sedimento de Santos (2009) e de Oliveira (2003).

### 3.4 Análises laboratoriais

As trintas amostras de músculo dos *S. insignis* foram previamente limpas com água bidestilada e secas à frio. Cada amostra foi moída e homogeneizada com almofariz e pistilo de vidro. Para obtenção dos valores  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ , foram subamostrados  $1,0 \pm 0,2$  mg dos músculos e dos sedimentos para serem analisados na *Central Appalachians Stable Isotope Facility* in *Frostburg*, Maryland (USA), usando um

analisador elementar Carlo Erba NC2500 interface com um espectrômetro de massa de razão isotópica Thermo Delta V. As razões isotópicas foram expressas utilizando a notação delta ( $\delta$ ) em partes por mil (‰) para  $\delta^{15}\text{N}$  ou  $\delta^{13}\text{C} = ((R_{\text{amostra}}/R_{\text{padrão}}) - 1) \times 1000$ , onde  $R_{\text{amostra}}/R_{\text{padrão}}$  são as razões de  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  ou  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ . O material de referência para  $\delta^{13}\text{C}$  foi o Vienna PeeDee Belemnite e para  $\delta^{15}\text{N}$  o ar atmosférico. A precisão da medida foi estimada em  $\pm 0,12\text{‰}$  e  $\pm 0,11\text{‰}$  para  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ , respectivamente.

### 3.5 Análise dos dados

Todas as análises foram realizadas no *software* R, versão 3.2.5 (*Copyright* © 2016 *The R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*). A significância em todos os testes foi estabelecida em  $\alpha=0,05$ . A média e o desvio padrão das fontes de energia de cada ambiente foram realizadas a partir das médias, dos valores máximos e mínimos e dos desvios padrões dos dados dos autores citado na seção 3.3. Para cada fonte foi montada uma planilha, na qual continha os valores médios, máximos, mínimos e os desvios padrões dos dados dos autores como unidades amostrais. Dessa forma, para o rio Negro, as plantas terrestres continham 10 amostras, as macrófitas C3 e o perifíton continham com 5 e 10 amostras, respectivamente. Para o rio Solimões, as plantas terrestres, macrófitas C3, perifíton, fitoplâncton, macrófitas C4 e o detrito compreenderam 7, 14, 4, 11, 11 e 5 amostras, respectivamente. Os valores médios e o desvio padrão para o detrito do rio Negro foram realizados a partir das coletas.

Para testar as diferenças nas médias isotópicas entre o *S. insignis* do baixo rio Negro e do baixo rio Solimões foi aplicada a Anova de um fator para o carbono, e para o nitrogênio a análise de U Mann-Whitney, pois os dados não atenderam as

premissas de normalidade, homocedasticidade e linearidade. A Anova de um fator foi aplicada para verificar as diferenças isotópicas entre as fontes autotróficas de energia do rio Negro e as diferenças entre as fontes autotróficas de energia do Solimões. E para verificar as diferenças isotópicas das fontes autotróficas entre o Negro e o Solimões foi aplicado a Anova de dois fatores.

O pacote Stable isotope mixing model in R (Simmr, Parnell & Inger, 2016) foi utilizado para comparar as médias de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  do *S. insignis* e as fontes de energia, e para avaliar a contribuição relativa das fontes autotróficas do baixo rio Negro e baixo rio Solimões para a espécie, bem como para verificar a contribuição das fontes autotróficas para o detrito de ambos os rios. Este pacote é baseado em um modelo de mistura isotópica bayesiana atualizado do pacote SIAR.

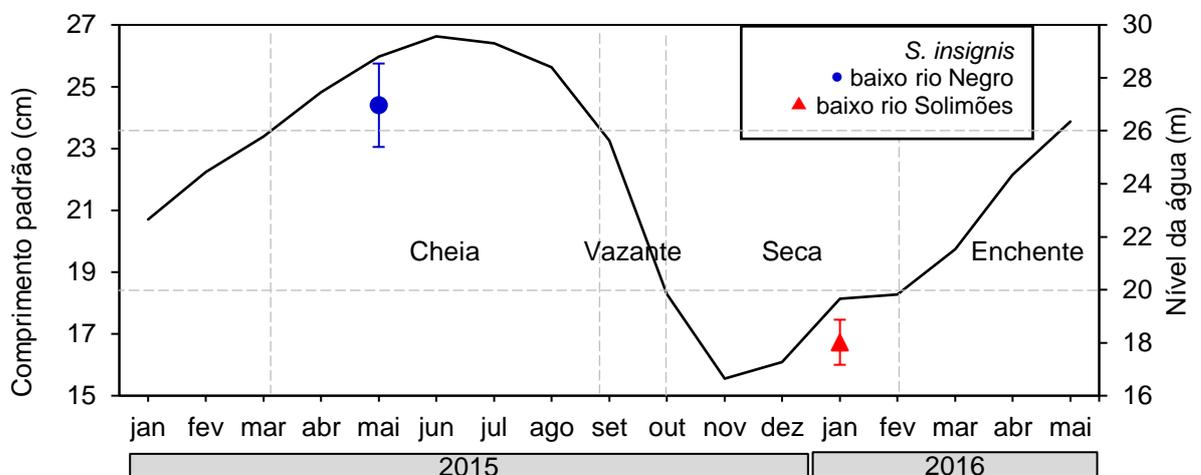
A inferência Bayesiana incorpora fontes de variabilidades no modelo, permite que várias fontes alimentares sejam adicionadas e gera soluções de fontes potenciais como verdadeiras distribuições de probabilidade, contornando, assim, limitações de outros modelos de mistura isotópica. Tais limitações estão relacionadas com as incertezas inerentes aos sistemas biológicos, com subsistemas onde o número de fontes é maior que o número de isótopos, e principalmente, com a variabilidade das fontes e o fator de enriquecimento trófico, assim como, com problemas referentes a fontes externas de variação não ligadas as incertezas isotópicas, como por exemplo, diferenças fisiológicas (Parnell et.al., 2010).

Para fins analíticos, supõe-se que o enriquecimento isotópico do consumidor e da fonte autotrófica se igualam aos valores utilizados na literatura. Assim, foram considerados os valores de fracionamento para  $\delta^{13}\text{C} = 1,0\text{‰}$  (desvio padrão =  $1,1\text{‰}$ ) e para  $\delta^{15}\text{N} = 2,3\text{‰}$  (desvio padrão =  $1,3\text{‰}$ ) (Molina et al., 2011).

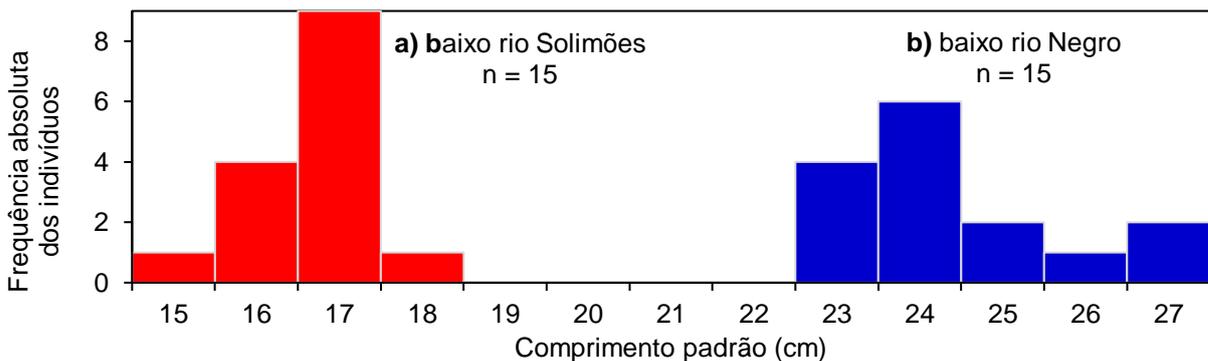
## 4 RESULTADOS

### 4.1 Comprimento padrão do *S. insignis* do baixo rio Negro e baixo Solimões

O *S. insignis* migra entre rios de diferentes características químicas e habita cada um desses rios em uma determinada classe de comprimento padrão. Os *S. insignis* ( $24,40 \pm 1,35$ cm) capturados no Arquipélago de Anavilhanas no baixo rio Negro em maio de 2016 no período da cheia foram estatisticamente maiores do que os *S. insignis* ( $16,73 \pm 0,73$ cm) coletados na Ilha da Paciência no Solimões no período da seca em janeiro de 2016 ( $W=225$ ;  $p < 0,001$ ; Figura 5; Figura 6).



**FIGURA 5.** Valores médios e desvio padrão do comprimento padrão do *S. insignis* do baixo rio Negro e baixo Solimões e sua relação com o nível da água. Classificação do ciclo hidrológico segundo Bittencourt e Amadio (2007).



**FIGURA 6.** Histograma de frequência absoluta do comprimento padrão dos *S. insignis* do baixo rio Solimões e baixo rio Negro

## 4.2 Composição isotópica das fontes de energia e do *S. insignis* do baixo rio Negro e baixo Solimões

As fontes autotróficas de energia disponíveis nos dois ambientes explorados pelo *S. insignis*, a partir da literatura, foram as plantas terrestres, macrófitas C<sub>3</sub>, perifíton, fitoplâncton e as macrófitas C<sub>4</sub> (Tabela 3; Figura 7), sendo que estas duas últimas estão disponíveis apenas no rio Solimões.

Por ser uma espécie detritívora, o *S. insignis* tem acesso as fontes autotróficas de energia na forma de resíduos das plantas, com exceção para aquelas classificadas como perifíton, que aderidos à vegetação aquática são ingeridas diretamente por raspagem. O detrito, neste estudo foi incluído como possível fonte de energia para o *S. insignis* e entende-se como uma mistura de mais de uma fonte autotrófica.

**TABELA 3.** Valores médios ( $\bar{X}$ ) de  $\delta^{13}\text{C}$  e de  $\delta^{15}\text{N}$  das fontes de energia do rio Negro e do Solimões. n = número de amostras; SD = desvio padrão.

Ambientes Fontes	Rio Negro			Rio Solimões		
	n	$\bar{X}\delta^{13}\text{C}\pm\text{SD}(\text{‰})$	$\bar{X}\delta^{15}\text{N}\pm\text{SD}(\text{‰})$	n	$\bar{X}\delta^{13}\text{C}\pm\text{SD}(\text{‰})$	$\bar{X}\delta^{15}\text{N}\pm\text{SD}(\text{‰})$
Plantas terrestres	10	-30,82±2,67 <sup>aA</sup>	1,96±3,38	7	-29,14±1,15 <sup>aA</sup>	4,03±1,49 <sup>ab</sup>
Macrófita C <sub>3</sub>	5	-29,72±3,10 <sup>aA</sup>	3,03±3,66	14	-29,43±1,02 <sup>aA</sup>	3,18±2,61 <sup>b</sup>
Perifíton	10	-37,34±4,81 <sup>bA</sup>	3,15±2,85	4	-23,21±0,07 <sup>bB</sup>	4,92±0,13 <sup>abc</sup>
Fitoplâncton	-	-	-	11	-34,46±1,63 <sup>c</sup>	6,26±0,53 <sup>ac</sup>
Macrófita C <sub>4</sub>	-	-	-	11	-12,51±0,97 <sup>d</sup>	7,42±1,80 <sup>c</sup>
Detrito	9	-29,24±0,90 <sup>aA</sup>	3,47±0,40	5	-30,89±1,19 <sup>aA</sup>	4,90±0,69 <sup>abc</sup>

As letras minúsculas indicam as diferenças significativas entre os valores isotópicos das fontes do rio Negro e entre os valores das fontes do rio Solimões. As letras maiúsculas determinam as diferenças nos valores isotópicos entre as fontes dos ambientes.

No rio Negro, o perifíton apresentou valor médio para  $\delta^{13}\text{C}$  menos enriquecido que as plantas terrestres e macrófitas C<sub>3</sub> (Tabela 3; Figura 7a). A análise revelou diferenças significativas nos valores de  $\delta^{13}\text{C}$  entre esses grupos de fontes autotróficas ( $F = 10,89$ ;  $p < 0,05$ ), com exceção das plantas terrestres e macrófitas C<sub>3</sub> que não foram significativamente distintas. Os valores de  $\delta^{15}\text{N}$  das fontes não foram significativos.

No rio Solimões, entre as fontes autotróficas, o fitoplâncton e as macrófitas C<sub>4</sub> apresentaram valores médios para  $\delta^{13}\text{C}$  menos e mais enriquecido, respectivamente. Entre as fontes autotróficas C<sub>3</sub>, o perifíton exibiu valor médio para  $\delta^{13}\text{C}$  mais enriquecido. As plantas terrestres e as macrófitas C<sub>3</sub> indicaram valores intermediários. A análise estatística mostrou diferenças significativas entre as fontes autotróficas de energia do rio Solimões em seus valores isotópicos de carbono e de nitrogênio ( $\delta^{13}\text{C}$ :  $F= 459,4$ ;  $p<0,05$ .  $\delta^{15}\text{N}$ :  $F= 9,00$ ;  $p<0,05$ ) (Tabela 3; Figura 7b).

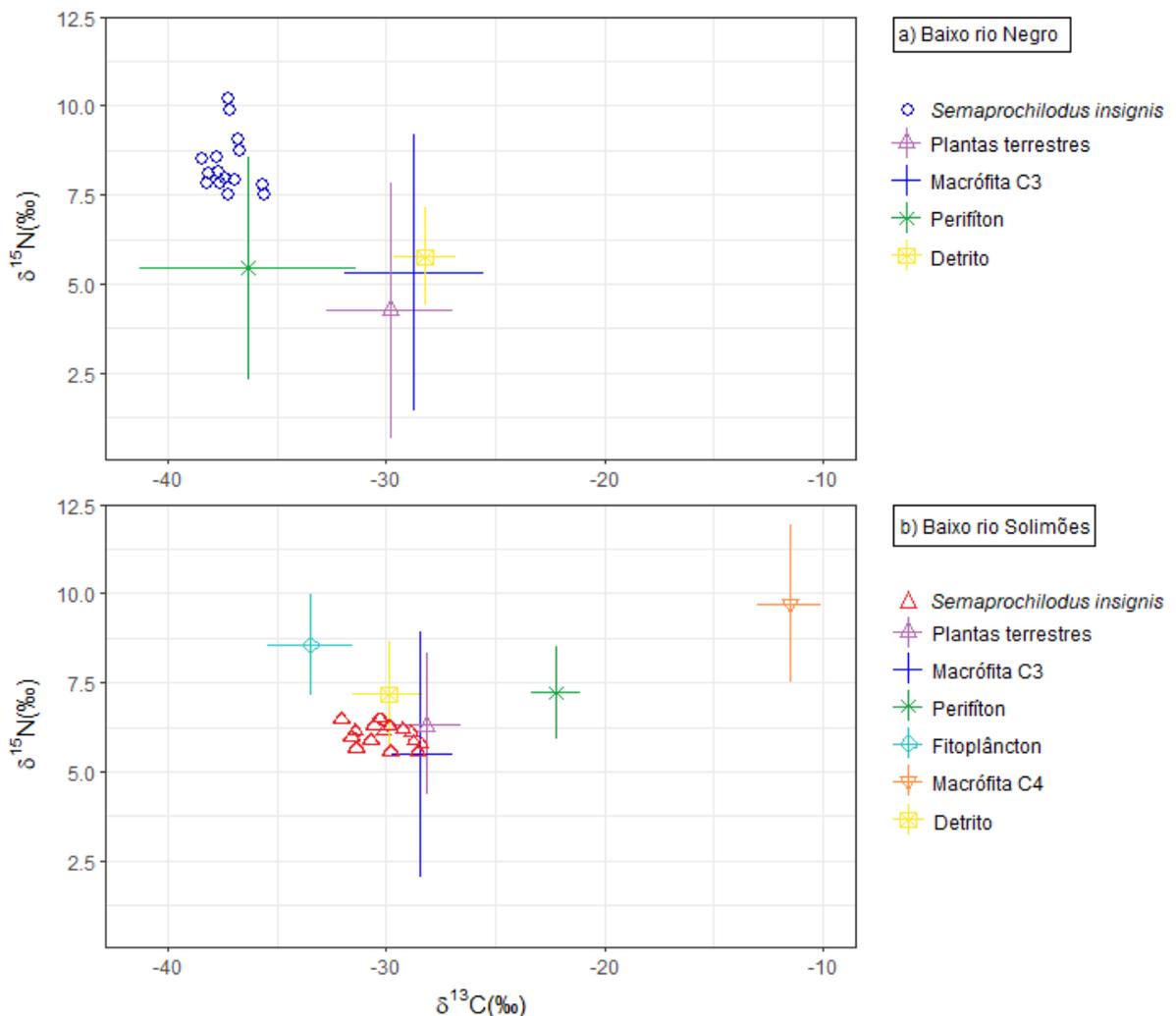
Além dessas fontes potenciais, foram determinadas e verificadas também as composições isotópicas do detrito do baixo rio Negro e do baixo rio Solimões. As amostras de detrito desses ambientes apresentaram valores de  $\delta^{13}\text{C}$  semelhantes as plantas terrestres e macrófitas C<sub>3</sub>. E os valores de  $\delta^{15}\text{N}$  foram próximos aos valores de todas as fontes autotróficas, tanto no rio Negro quanto no rio Solimões (Tabela 3; Figura 7).

Como o detrito é uma mistura de mais de uma fonte autotrófica, se fez necessário verificar a contribuição das fontes. Considerando que as plantas terrestres e as macrófitas C<sub>3</sub> não foram estatisticamente diferentes, estas constituíram um único grupo, as PT/MC<sub>3</sub> (ver item 4.3 e Tabela 4).

A análise bayesiana no modelo Simmr indicou que a contribuição das fontes autotróficas de energia para o detrito do baixo rio Negro foi de 82% para PT/MC<sub>3</sub> e 18% para o perifíton. Para o detrito do baixo rio Solimões foi de 53%, 32%, 10% e 5% para o fitoplâncton, PT/MC<sub>3</sub>, perifíton e macrófitas C<sub>4</sub>, respectivamente.

Em relação as diferenças isotópicas das fontes, incluindo o detrito, entre o rio Negro e o rio Solimões, diferenças significativas nos valores médios para  $\delta^{13}\text{C}$  foram observadas entre o perifíton dos dois ambientes ( $F=0,53$ ;  $p<0,05$ ). O perifíton do rio Solimões exibiu valor mais enriquecidos ( $-23,21\pm 0,07\text{‰}$ ) que o do rio Negro

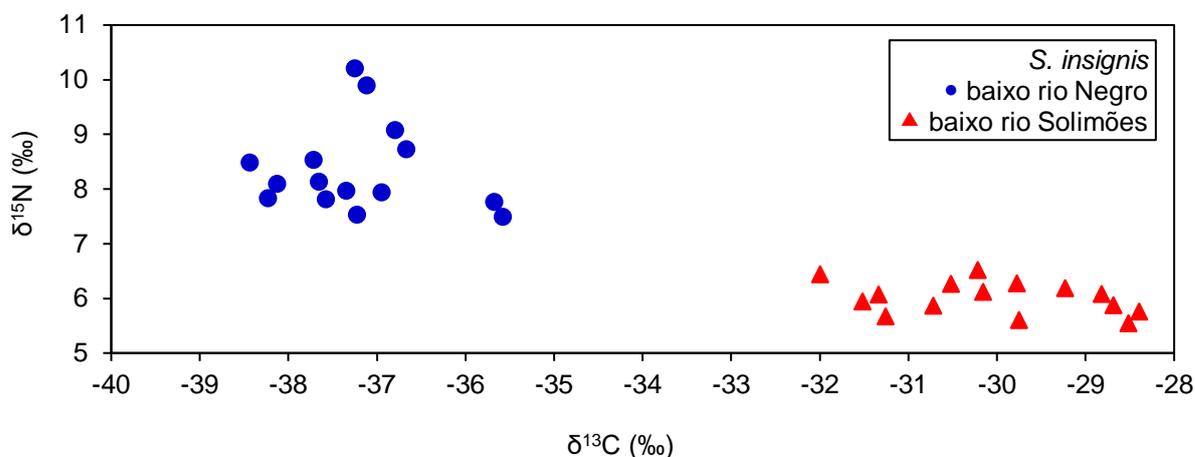
( $-37,34 \pm 4,81\%$ ) (Tabela 3; Figura 7). As demais fontes, não apresentaram diferenças estatísticas em seus valores de  $\delta^{13}\text{C}$ , embora, as plantas terrestres do rio Negro tenham exibido valores menos enriquecido que as do rio Solimões. Os valores médios para  $\delta^{15}\text{N}$  entre as fontes desses ambientes não mostraram diferenças significativas (Tabela 3).



**FIGURA 7.** Relação dos valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  do tecido muscular do *S. insignis* e os valores isotópicos médios e desvio padrão das fontes autotróficas de energia.

As análises do tecido muscular dos *S. insignis* do baixo rio Negro e baixo Solimões indicaram valores de composição isotópica em carbono e nitrogênio distintos para os dois ambientes ( $\delta^{13}\text{C}$ :  $F = 376,7$ ;  $p < 0,05$ ;  $\delta^{15}\text{N}$ :  $W = 225$ ;  $p < 0,05$ ). Os indivíduos do baixo rio Negro foram menos enriquecidos em carbono e mais

enriquecidos em nitrogênio ( $-37,23 \pm 0,83\text{‰}$ ;  $8,37 \pm 0,81\text{‰}$ ) do que os indivíduos do baixo rio Solimões ( $-30,06 \pm 1,17\text{‰}$ ;  $6,02 \pm 0,30\text{‰}$ ) (Figura 8).



**FIGURA 8.** Relação entre os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  do *S. insignis* do baixo rio Negro e do baixo rio Solimões.

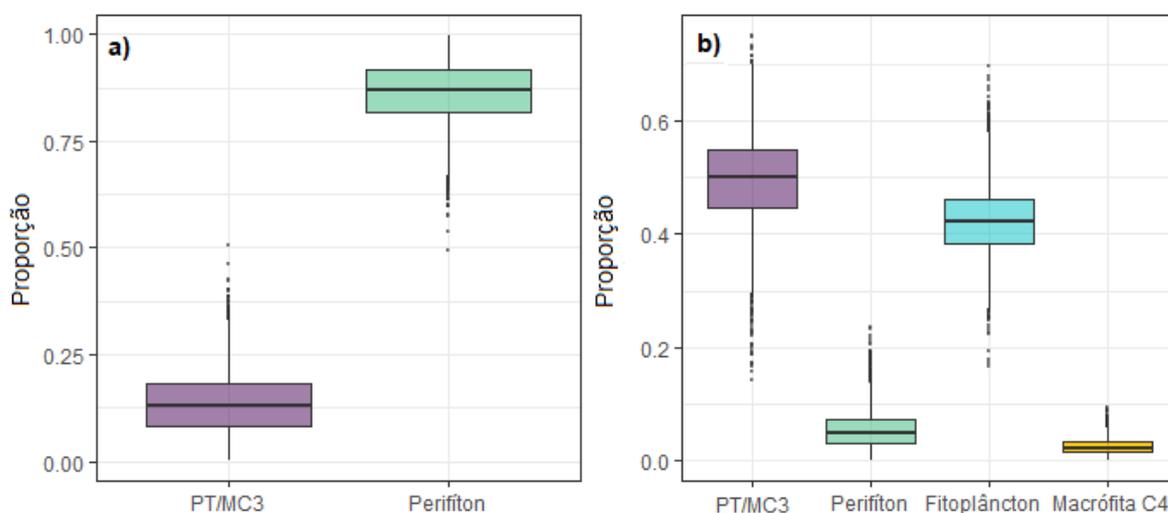
#### 4.3 Contribuição das fontes autotróficas de energia para *S. insignis* do baixo rio Negro e baixo Solimões

As plantas terrestres e as macrófitas, ambas de vias fotossintéticas  $\text{C}_3$ , apresentaram seus valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e de  $\delta^{15}\text{N}$  próximos, não atendendo, portanto, a premissa do uso dos isótopos estáveis no modelo de mistura para determinação da contribuição das fontes. Logo, a utilização dessas fontes, juntamente com as demais poderia resultar em conclusões errôneas. Assim sendo, se fez necessário utilizá-las em um único grupo, denominado de PT/MC<sub>3</sub>. Desta maneira, os grupos de fontes autotróficas isotopicamente distintas constituíram os end members utilizados no modelo de mistura (Tabela 4).

**TABELA 4.** End members utilizados no modelo de mistura Simmr

Rio Negro	Rio Solimões
PT/MC <sub>3</sub>	PT/MC <sub>3</sub>
Perifíton	Perifíton
	Fitoplâncton
	Macrófita C <sub>4</sub>

A abordagem Bayesiana usada no Simmr mostrou a importância das fontes autotróficas de energia para o *S. insignis*. Os valores de contribuição revelaram que o *S. insignis* obtêm seu carbono de fontes autotróficas de energia diferentes no baixo rio Negro e no baixo rio Solimões (Figura 9).



**FIGURA 9.** Contribuições relativas (%) das fontes autotróficas para o *S. insignis* do rio baixo rio Negro (a) e do baixo rio Solimões (b).

Para o *S. insignis* do baixo rio Negro, a maior contribuição foi do perifíton (84%), participando as PT/MC<sub>3</sub> com 16%. Para a média dos *S. insignis* do baixo rio Solimões, PT/MC<sub>3</sub> (50%) e o fitoplâncton (42%) foram as principais fontes autotróficas de energia. O perifíton e as macrófitas C<sub>4</sub> contribuíram apenas com 6% e 2%, respectivamente.

## 5 DISCUSSÃO

### 5.1 Comprimento padrão do *S. insignis* do baixo rio Negro e baixo Solimões e sua relação com o período hidrológico

Os *S. insignis* habitam ambientes de distintas características químicas, físicas e biológicas de acordo com seu ciclo de vida. No baixo rio Negro os indivíduos ( $24,40 \pm 1,35$ cm) foram maiores que os indivíduos do baixo rio Solimões ( $16,73 \pm 0,73$ cm).

Segundo Ribeiro (1983) os cardumes de *S. insignis* do rio Negro são considerados adultos sendo maiores que aqueles de lagos de várzea. Esses *S. insignis* adultos não habitam às águas brancas, eles apenas as utilizam para realizar a desova no período da migração reprodutiva, início da enchente e cheia, e logo após a desova retornam para o rio Negro.

Por outro lado, os ovos e larvas gerados da desova no rio de água branca, Solimões, permanecem nesse sistema até atingirem a fase juvenil, os quais utilizam essas áreas por um curto período de tempo, quando na próxima enchente e cheia sairão deste sistema em direção ao rio Negro (Ribeiro, 1983; Vieira et al., 1999).

Os *S. insignis* do rio Solimões são considerados jovens, pois estes não atingiram o comprimento padrão da primeira maturação sexual que é 22,3 cm aos dois 2 anos de idade (Vieira et al., 1999; Vieira, 1999; Vieira, 2003). Segundo a literatura esses indivíduos jovens migram para rios de água preta antes de atingirem o comprimento da 1ª maturação sexual (Vieira, 1999). Os cardumes de *S. insignis* estariam ocupando alternativamente os dois sistemas, agrupados de acordo com seus comprimentos e ciclo de vida (Vieira et al., 1999).

Em maio de 2015 no período da cheia, que correspondeu a captura dos *S. insignis* no baixo rio Negro foi o período em que os indivíduos estavam alimentando-se no igapó. Segundo a literatura esse período condiz com a migração trófica (Ribeiro, 1983), e é o espaço de tempo de maior atividade alimentar e de maior índice de gordura cavitária para essa espécie (Vieira, 1999), corroborando com os dados dessa pesquisa, cujos os indivíduos nesse período apresentaram depósitos de gordura cobrindo completamente as vísceras e a cavidade abdominal, e o peso médio dos indivíduos foi de  $393,56 \pm 55,66$  gramas.

Por outro lado, os peixes que foram capturados em janeiro de 2016 no período da seca no baixo rio Solimões, apresentaram peso médio de  $140,53 \pm 17,33$  gramas e sem acúmulo de gordura visível. Esse período, segundo Vieira (1999) é o espaço de tempo em que ocorre o menor índice alimentar e gordura cavitária, corroborando com os dados desta pesquisa.

Como o *S. insignis* realiza migrações durante o período de enchente, cheia e vazante, sendo que os primeiros correspondem aos períodos de migração realizada pelos indivíduos no rio Negro e o último ao período de migração dos indivíduos vindos do rio Solimões. Portanto, apresentando tempos definidos de migração que separam os indivíduos de um ambiente com o outro, possibilitando coleta-los em períodos que não há sobreposição dos indivíduos do rio Negro e do rio Solimões.

Dessa forma, os peixes capturados no rio Negro foram os indivíduos adultos que já estavam neste local em pelo menos 9 meses, que segundo Ribeiro (1983) chegam nesse sistema no período da vazante, logo, possivelmente o *S. insignis* já estavam no rio Negro desde setembro de 2014, mês que corresponde ao período da vazante nesta data. E os peixes capturados no Solimões foram os jovens de *S. insignis* que estão nesse sistema desde novembro de 2015, ou seja, início da enchente que

corresponde ao período de reprodução dos *S. insignis*, então, esses peixes estão neste sistema a 14 meses.

Os *S. insignis* estão nesses sistemas tempo suficiente para adquirirem o sinal isotópico das fontes autotróficas de energia de cada ambiente. Principalmente os *S. insignis* do baixo rio Negro, pois os indivíduos que estão neste local são os que vieram das águas brancas do rio Solimões.

Oliveira (2003) determinou o turnover do *Colossoma macropomum*, e demonstrou que o tambaqui muda seu sinal isotópico em apenas 85 dias. Considerando que a taxa de turnover está associada a taxa de crescimento, ou seja, um indivíduo que cresce rapidamente, como *S. insignis* ( $K=0,50$ ; Vieira et al., 1999; Vieira, 1999), terá uma rápida taxa de turnover comparado com os organismos que têm crescimento relativamente mais lento (Manetta & Benedito-Cecílio, 2003). Dessa forma, o turnover no tecido do *S. insignis* tende a ser mais rápido que no *Colossoma macropomum* ( $K=0,16$ ; Villacorta-Correa, 1997), que apresenta uma taxa de crescimento mais lenta que a do *S. insignis*.

Logo, os sinais isotópicos do *S. insignis* refletem o sinal isotópico das fontes autotróficas de cada sistema, sem sobreposição, uma vez que os indivíduos passaram tempo suficiente em cada ambiente para adquiri-los.

## **5.2 Influência dos valores isotópicos das fontes autotróficas de energia nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ do *S. insignis* do baixo rio Negro e baixo rio Solimões**

As diferenças químicas e na produtividade primária dos rios Negro e Solimões estão evidenciadas na composição isotópica das fontes autotróficas de energia. No rio Negro essas fontes são menos enriquecidas em carbono do que as fontes do rio Solimões. A principal diferença encontrada entre as fontes dos rios foi o valor de  $\delta^{13}\text{C}$

do perifíton. No rio Negro, o perifíton ( $-37,34 \pm 4,81\text{‰}$ ) foi menos enriquecido, em média, cerca de  $14,13\text{‰}$  em relação ao do rio Solimões ( $-23,21 \pm 0,07\text{‰}$ ).

Marshall et al. (2008) e Marshall (2010) indicaram que os valores menos enriquecidos de carbono para o perifíton do rio Negro é reflexo da assimilação do carbono inorgânico dissolvido (CID), que no rio Negro é em média  $-23,4 \pm 2,6\text{‰}$  (Martinelli et al., 2009), e do fracionamento que ocorre entre a fonte de assimilação e o perifíton, que é entre  $21,20\text{‰}$  e  $24,30\text{‰}$  (Tan & Strain, 1983).

Por outro lado, as plantas terrestres e as macrófitas  $C_3$  apresentaram valores de  $\delta^{13}C$  mais enriquecidos para este ambiente,  $-30,82 \pm 2,57\text{‰}$  e  $-29,72 \pm 3,10\text{‰}$ , respectivamente. Estes valores estão relacionados com a assimilação do  $CO_2$  atmosférico ( $\approx -8\text{‰}$ ) como fonte de carbono para essas plantas (Martinelli et al., 1991; Oliveira, 2003; Thomé-Souza, 2005; Martinelli et al., 2009).

Diferentemente, no rio Solimões, entre as fontes autotróficas de padrão fotossintético  $C_3$ , o fitoplâncton ( $-34,46 \pm 1,63\text{‰}$ ) e o perifíton ( $-23,21 \pm 0,07\text{‰}$ ) foram as fontes menos e mais enriquecidas em carbono, respectivamente.

O fitoplâncton é fonte autotrófica menos enriquecida em sistemas de água branca (Oliveira, 2003). Isso porque esta fonte autotrófica de energia utiliza preferencialmente o carbono inorgânico dissolvido como substrato (Oliveira, 2003; Costa et al., 2017).

Por outro lado, o perifíton nestes sistemas é a fonte autotrófica  $C_3$  mais enriquecida, variando de  $-29\text{‰}$  a  $-23\text{‰}$ , com média de  $-27\text{‰}$  (Araújo-Lima et al., 1986; Forsberg et al., 1993; Benedito-Cecílio et al., 2000; Benedito-Cecílio & Araújo-Lima, 2002; Leite et al., 2002; Manetta et al., 2003; Santos, 2009; Molina et al., 2011).

Alguns autores têm atribuído a causa desse enriquecimento a limitação na taxa de fornecimento do carbono inorgânico dissolvido (CID) para essa fonte (Finlay

et al., 1999; Finlay, 2001; Finlay & Kendall 2007). A alta produtividade das algas limita a concentração do CID na camada limite no entorno da planta, o que faz com que elas fracionem menos o carbono, tornando-as mais enriquecidas (Finlay et al., 1999; Finlay, 2001; Finlay & Kendall 2007). Existe uma relação inversamente proporcional entre a produtividade algal e a redução na discriminação do  $^{13}\text{C}$  na fotossíntese (Pel et al., 2003; Hill & Middleton, 2006). Quanto maior a produtividade da alga, mais enriquecido é o seu valor de  $\delta^{13}\text{C}$ , e vice-versa (Hill & Middleton, 2006). Em sistema de água branca, a produtividade do perífiton ( $1,06 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{ano}^{-1}$ ) é maior que a do fitoplâncton ( $0,68 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{ano}^{-1}$ ) (Melack & Forsberg, 2001).

Por outro lado, a diferença no valor de  $\delta^{13}\text{C}$  entre o perífiton do rio Solimões e do rio Negro é devido ao valor de  $\delta^{13}\text{C}$  do CID desses dois ambientes que são distintos. Com já mencionado, o CID do rio Negro é em média  $-23,4\pm 2,6\text{‰}$ , enquanto que em rios de águas brancas varia de  $-13,2\text{‰}$  a  $-17,3\text{‰}$  (Martinelli et al., 2009). Essas diferenças nos valores isotópicos de carbono entre o CID de rios de águas pretas e brancas é em razão das características geomorfológicas, físicas e químicas desses rios (Jepsen & Winemiller, 2007) (Tabela 1).

Por conta da baixa alcalinidade dos rios de águas pretas e à extrema raridade de depósitos marinhos no Escudo das Guianas, os carbonatos, que são elementos mais enriquecidos em carbono não influenciam no  $\delta^{13}\text{C}$  do CID (Jepsen & Winemiller, 2007; Marshall, 2010). Em compensação a influência do carbono biogênico no seu valor isotópico do CID é maior em rios florestados de águas pretas do que em rios florestados de águas brancas (Martinelli et al., 2009), e em sistemas oligotróficos, o carbono biogênico é menos enriquecido (Rau, 1978).

Em sistema de águas brancas é provável que a  $\delta^{13}\text{C}$  do CID tenha uma pequena contribuição do carbono biogênico e uma maior contribuição de aportes de

dissolução dos solos ricos em carbonato e de trocas atmosféricas, o que resulta uma composição isotópica mais enriquecida (Tan & Edmond, 1993, Martinelli et al., 2009).

As plantas terrestres e as macrófitas C<sub>3</sub> do rio Solimões exibiram valores de  $\delta^{13}\text{C}$  intermediários em relação ao fitoplâncton e as algas perifíticas. Como mencionado esse valor é devido a fonte de assimilação desses grupos de plantas ser o CO<sub>2</sub> atmosférico ( $\approx -8\text{‰}$ ).

As macrófitas C<sub>4</sub> exibiram valor médio de  $-12,51 \pm 0,97\text{‰}$ . Diferentemente das demais fontes autotróficas, o padrão fotossintético desse grupo de planta é C<sub>4</sub> (ciclo Hatch-Slack) (Park & Epstein, 1961; Martinelli et al., 1991).

Os valores  $\delta^{15}\text{N}$  das fontes autotróficas do rio Negro e do rio Solimões foram semelhantes. De forma geral, a composição isotópica de nitrogênio dos produtores primários depende das entradas e saídas de nitrogênio do sistema, que resultam em valores menos enriquecidos de  $\delta^{15}\text{N}$ , variando de  $-10\text{‰}$  a  $5\text{‰}$  para a entrada de amônia nitrato (Lopes & Benedito-Cecílio, 2002; Montoya, 2007; Costa et al., 2017). Outros fatores podem influenciar nos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  dos produtores primários, como a variação sazonal, a ocorrência de fracionamento e as formas inorgânicas (amônio, nitrato e nitrito) (Lopes & Benedito-Cecílio, 2002; Anderson & Cabana, 2005; Finlay & Kendall, 2007; Montoya, 2007; Martinelli et al., 2009; Marshall, 2010, Costa et al., 2017).

O *S. insignis* do baixo rio Solimões exibiu valor de  $\delta^{13}\text{C}$  ( $-30,06 \pm 1,17\text{‰}$ ) mais enriquecido que ao do baixo rio Negro ( $-37,23 \pm 0,83\text{‰}$ ), refletindo assim as diferenças observadas nas características dos ambientes de água preta e branca. Os resultados desta pesquisa corroboram com os resultados de Benedito-Cecílio e Araújo-Lima (2002), que também encontraram diferenças no valor de  $\delta^{13}\text{C}$  para essa espécie entre os rios de água pretas e brancas.

Os *S. insignis* do baixo rio Negro exibiram valores de  $\delta^{13}\text{C}$  próximos ao do perifíton ( $-37,34 \pm 4,81\text{‰}$ ), indicando que esta espécie provavelmente está ingerindo diretamente e assimilando o carbono desta fonte. Esses resultados foram diferentes dos resultados de Jepsen e Winemiller (2007) e Benedito-Cecílio e Araújo-Lima (2002) que encontraram valores médios de  $\delta^{13}\text{C}$  menos enriquecidos para os detritívoros em relação ao perifíton, sugerindo que talvez esses peixes poderiam estar recebendo o carbono proveniente de fontes menos enriquecidas que o perifíton, tal como o detrito dos arbustos que estão próximos a margens dos rios.

Diferentemente, o *S. insignis* do baixo rio Solimões apresentou valor médio de  $\delta^{13}\text{C}$  próximo ao detrito ( $-30,89 \pm 1,19\text{‰}$ ), sugerindo que os indivíduos estão assimilando indiretamente o carbono das fontes através desse detrito.

Os *S. insignis* do baixo rio Negro foram mais enriquecidos em nitrogênio ( $8,37 \pm 0,81\text{‰}$ ) que os do baixo rio Solimões ( $6,02 \pm 0,30\text{‰}$ ), corroborando com os resultados de Jepsen e Winemiller (2007), no qual demonstraram que os detritívoros em rios de água preta apresentam  $\delta^{15}\text{N}$  mais enriquecido do que os de água branca.

Os valores de  $\delta^{15}\text{N}$  do *S. insignis* no baixo rio Solimões refletem os valores isotópicos de nitrogênio dos produtores primários de ambientes de várzea, que em média, estão em torno de  $5,15 \pm 2,43\text{‰}$ . Por outro lado, o *S. insignis* do baixo rio Negro exibiu valor médio de  $\delta^{15}\text{N}$  muito mais enriquecido que as fontes autotróficas, em média  $5,66\text{‰}$  mais enriquecido. Estudos têm demonstrado que peixes neotropicais em rios de águas pretas apresentam valores altos de  $\delta^{15}\text{N}$  (Jepsen & Winemiller, 2007; Marshall et al., 2008; Marshall 2010). Para os peixes detritívoros, Jepsen e Winemiller (2007) sugeriram que o detrito de plantas consumidas por esses peixes pode ser colonizado por uma comunidade microbiana, que conserva a assinatura do carbono no detrito e o enriquece em  $^{15}\text{N}$ .

Isso justificaria o alto valor de  $\delta^{15}\text{N}$  do *S. insignis* no baixo rio Negro, mas os valores isotópicos de carbono e nitrogênio do detrito está distante dos valores do *S. insignis*. O detrito do baixo rio Negro provavelmente não é ou é pouco explorado por essa espécie. Dessa forma, a justificativa acima descrita por Jepsen e Winemiller (2007) não contenta os altos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  do *S. insignis* no baixo rio Negro.

Por outro lado, o perifíton apresenta grande variabilidade espacial e sazonal nos seus valores de nitrogênio, pois refletem a elevada diversidade de seus componentes (Lopes et al., 2006, Lopes & Benedito-Cecílio, 2002). Porém, são poucos os estudos realizados com o mensuramento de  $\delta^{15}\text{N}$  do perifíton de água doce. E os poucos trabalhos existentes são focados em ambientes de água branca (Santos, 2009; Molina et al., 2001; Lopes, 2006).

No rio Negro, Marshall (2010) e Marshall et al. (2008), mensuraram valores de  $\delta^{15}\text{N}$  para o perifíton que foram coletados nas raízes das macrófitas submersas e emergentes ou livres na superfície da água em campos interfluviais. Os valores isotópicos de nitrogênio variaram de  $-1,6\text{‰}$  a  $6,7\text{‰}$ , indicando uma alta variabilidade deste grupo de planta neste ambiente. Dessa forma, é provável que o *S. insignis* esteja explorando e assimilando o carbono de um perifíton mais enriquecido em nitrogênio neste ambiente, o que pode justificar o alto valor de  $\delta^{15}\text{N}$  para essa espécie.

### **5.3 Contribuição das fontes autotróficas para o *S. insignis* do baixo rio Negro e Solimões**

O *S. insignis* é um peixe detritívoro que consome os detritos das fontes autotróficas que estão depositados em substratos, como troncos, folhas submersas e nas margens dos rios e lagos, com exceção da fonte perifíton que são ingeridas diretamente por raspagem.

No rio Solimões, o detrito é constituído basicamente de fitoplâncton (53%) e PT/MC<sub>3</sub> (32%). De forma semelhante as PT/MC<sub>3</sub> (50%) e o fitoplâncton (42%) foram as principais fontes autotróficas de energia para o *S. insignis* deste ambiente, sugerindo que a base da alimentação do *S. insignis* no baixo rio Solimões está no detrito, justificando a alta contribuição dessas duas fontes para essa espécie.

As plantas terrestres contribuem com uma quantidade significativa de carbono para esse ambiente, 11,35 (tCha<sup>-1</sup>a<sup>-1</sup>), cerca de 28% do total da produção primária em sistemas de várzea (Melack & Forsberg, 2001) e as macrófitas C<sub>3</sub> apresentam uma produtividade de 3-15 t.ha<sup>-1</sup> (Furch & Junk, 1992), principalmente na época da cheia, decrescendo com a descida das águas (Silva et al., 2009; Piedade et al. 2010). Dessa forma, no período da seca é de se esperar uma grande quantidade de detritos das macrófitas aquáticas no sistema devido a morte de muitas delas nesse período. A alta produtividade dessas fontes em relação as demais, pode justificar sua contribuição na biomassa do *S. insignis*.

Embora a produtividade do fitoplâncton em lagos de várzea seja baixa, em torno de 0,68 tCha<sup>-1</sup>a<sup>-1</sup> (Melack & Forsberg, 2001; Melack et al., 2013), sua importância como fonte de carbono para os peixes em sistema de inundação de água branca tem sido amplamente relatada (Araújo-Lima et al., 1986; Hamilton et al., 1992; Forsberg et al., 1993; Cecílio-Benedito et al., 2000, Lewis et al., 2001; Mortillaro et al., 2015). Os autores têm postulado que é devido a sua alta qualidade nutricional. Benedito-Cecílio et al. (2000) evidenciaram que o fitoplâncton poderia contribuir com mínimo de 54‰ e máximo de 88‰ para o *S. insignis* de rios de água branca, corroborando com os resultados deste trabalho.

O perifíton, por sua vez, contribui apenas com 6% para a biomassa do *S. insignis* do baixo rio Solimões. Isto pode estar aliado ao fato que no período da seca,

período em que foi coletado o *S. insignis* do baixo rio Solimões, a produtividade dessa fonte autotrófica é baixa (Rai & Hill, 1984).

Rai e Hill (1984) observaram que o perifíton apresenta maior biomassa no período da cheia, enquanto que a maior biomassa de fitoplâncton foi relacionado ao período da seca. Apesar desses dados serem referentes a um rio de água preta, é provável que em rios de água branca ocorra a mesma situação. Almeida e Melo (2011) estudando a estrutura da comunidade fitoplânctônica no lago do Catalão, no rio Solimões, verificou que na época seca ocorreu uma maior diversidade na comunidade fitoplânctônica. Silva et al. (2013) também verificaram uma maior diversidade de espécies de fitoplâncton no período da seca no lago do Reis, um lago localizado no rio Branco, no estado de Roraima.

As características do período da seca, tais como, grande radiação solar, alta temperatura, pouca precipitação e baixa velocidade da água são favoráveis para o crescimento das algas fitoplânctônicas (Cunha et al., 2013). A produtividade do fitoplâncton nessa época ocasiona um sombreamento para algas perifíticas, limitando a disponibilidade de luz e de nutrientes para esta fonte (Bayley, 1989; Hansson, 1992; Vadeboncouer & Steiman, 2002), e a biomassa dessas algas é susceptível a biomassa do fitoplâncton em ambientes de várzea (Engle & Melack, 1993). Além do mais, a biomassa de perifíton é menor nesse período, pois a biomassa das macrófitas aquáticas que são substratos dessas algas decrescem nesse período (Engle & Melack, 1993; Melack & Forsberg, 2001).

Por outro lado, a produtividade das macrófitas  $C_4$  é alta em lagos de várzea ( $22-80 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ ) (Piedade et al., 1991; Junk & Piedade, 1993), mas sua importância como fonte autotrófica de energia para peixes é limitada (Hamilton et al., 1992; Forsberg et al., 1993; Oliveira et al., 2006; Jepsen & Winemiller, 2007; Mortillaro et al., 2015). Para

*S. insignis* sua contribuição foi de apenas 2%, valor menor que os 12% reportado por Benedito-Cecílio et al. (2000) para peixes detritívoros no rio Amazonas.

A baixa proporção de macrófitas aquáticas C<sub>4</sub> como fonte de carbono primária para biomassa de peixe tem sido reportada por vários autores pelo baixo valor nutricional (Caswell et al., 1973; Forsberg et al., 1993; Oliveira et al., 2006; Mortillaro et al., 2015). Mortillaro et al. (2016) demonstraram que as macrófitas C<sub>4</sub> são fontes que exibem uma grande importância para a matéria orgânica, mas que elas são rapidamente degradadas e mineralizadas em comparação às macrófitas C<sub>3</sub>, que apresentam uma degradação mais lenta, o que pode justificar a baixa contribuição de macrófitas C<sub>4</sub> e a predominância de plantas C<sub>3</sub> nas redes alimentares da Amazônia Central.

No rio Negro, o detrito é composto principalmente de PT/MC<sub>3</sub> (82%). Enquanto que a principal fonte autotrófica de energia para o *S. insignis* é perifíton (84%), indicando que o detrito não é a base da alimentação desta espécie no baixo rio Negro.

Alguns autores têm demonstrado que no período da cheia, época que foi capturado o *S. insignis* no baixo rio Negro, a biomassa do perifíton em sistemas de água preta é maior do que nas outras estações do ano (Rai & Hill, 1984; Díaz-Castro et al., 2003 e 2008). Ademais, as algas são seletivamente ingeridas e assimiladas por uma grande variedade de peixes, pois apresentam alto valor nutricional em relação as outras fontes (Forsberg et al., 1993; Marshall, 2010). Vários estudos têm demonstrado que as dietas da maioria dos peixes de águas pretas são baseadas principalmente em algas (Hamilton et al., 1992; Lewis et al., 2001; Thorp & Delong, 2002; Thomé-Souza, 2005; Jepsen & Winemiller, 2002 e 2007). James et al. (2000) encontraram resultados semelhantes com essa pesquisa para peixes de um lago oligotrófico na Nova Zelândia, onde a principal fonte autotrófica foi o perifíton.

Embora, a entrada de carbono dominante para rio Negro seja da vegetação terrestre (Adis et al., 1979), com 86,81% da produção primária ( $2,20 \text{ tCha}^{-1}\text{a}^{-1}$ , Marshall, 2010), e a produtividade secundária em rios de baixa altitude, como o rio Negro, tenha sido associada a grandes entradas de detritos alóctones e carbono orgânico dissolvido (COD) oriundos da vegetação circundante (Walker, 1985; Wallace et al., 1987), a maioria dos peixes do rio Negro não utiliza esse material como fonte de energia (Goulding et al., 1988).

A produção de macrófitas em rios de águas pretas é pequena, cerca de  $1,28 \text{ tCha}^{-1}\text{a}^{-1}$  (Marshall, 2010). Porém essa fonte autotrófica é um dos principais componentes do detrito em rios de água preta, juntamente com as plantas terrestres (Benedito-Cecílio & Araújo-Lima, 2002).

Apesar da grande contribuição das plantas terrestres e macrófitas  $C_3$  (PT/MC<sub>3</sub>) para o detrito do baixo rio Negro, a contribuição destas fontes é pequena para o *S. insignis* (16%). A causa pode ser devido ao fato que no rio Negro, diferente do rio Solimões, quase não há detritos depositados em substratos como troncos e folhas submersas, margens de lagos e de canais de rios, os quais são locais onde o *S. insignis* explora o detrito. Portanto, o detrito dessas fontes autotróficas de energia se tornam inacessíveis para esta espécie nesse ambiente.

Mesmo assim, as PT/MC<sub>3</sub> ainda contribuem com 16%. Possivelmente essas fontes são consumidas de forma indireta, como são substratos para o desenvolvimento de algas perifíticas (Goulding et al., 1988; Melack & Forsberg, 2001), o *S. insignis* ao explorar o perifíton leva juntamente detritos dessas fontes.

Em face do que foi exposto, nossos resultados evidenciam a importância dos diferentes ambientes para *S. insignis*. Devido as diferenças nesses ambientes, os grupos de plantas que estão disponíveis para *S. insignis* são espacialmente variáveis

(Benedito-Cecílio & Araújo-Lima, 2002), sendo que as macrófitas  $C_3$  e o fitoplâncton são quase ausentes no rio Negro (Goulding et al., 1988; Thomé-Souza, 2005).

Essas diferenças dos grupos de plantas entre os habitats refletem na ecologia alimentar do *S. insignis*, o qual adaptou-se aos diferentes ambientes de acordo com o ciclo hidrológico. Os jovens dessa espécie utilizam as áreas de várzea em curto período de tempo, migrando posteriormente para as áreas de igapó (Ribeiro, 1983). Nesse curto período de tempo, alimentam-se do que é mais disponível no ambiente, o detrito, explorando principalmente o detrito das fontes que apresentam uma maior proporção de contribuição. Os adultos, por outro lado, habitam as áreas de igapó (Ribeiro, 1983), os quais exploram diretamente o perifíton em vez do detrito.

O *S. insignis* é uma espécie de curto período de vida, alta taxa de mortalidade, de crescimento e de fertilidade, sendo considerado como espécie *r* estrategista, portanto e não apresenta cuidado parental (Vieira, 1999). Adaptou-se a passar maior parte da sua vida em ambiente de água preta, sendo que na fase juvenil seu desenvolvimento inicial é em rios de água branca (Ribeiro, 1983). Provavelmente porque os rios de água preta não oferecem condições adequadas para o desenvolvimento dos ovos e larvas. Nesses sistemas os recursos alimentares são limitados (Marshall, 2010), as larvas e ovas dos *S. insignis* entrariam em uma intensa competição com outras larvas de caracíformes e com os adultos da própria espécie. Aliado a isso, a transparência das águas pretas favoreceria a predação das larvas, dificultando a sobrevivência delas neste ambiente.

Por conta dessas características, os *S. insignis* migram desses locais para desovar em rios de água branca, que apresentam condições favoráveis ao desenvolvimento dos ovos e larvas (Ribeiro, 1983; Lima & Araújo-Lima, 2004). O ciclo hidrológico é o principal fator ambiental para a realização das migrações do *S. insignis*

(Ribeiro, 1983; Vieira et al., 1999). Assim como os salmões, os *S. insignis* saem das suas áreas tróficas e migram para as áreas de reprodução (Helfman et al., 2009), que no caso do *S. insignis*, as áreas tróficas são os igapós e as áreas de reprodução são as várzeas (Ribeiro, 1983). Mas diferente do salmão, os *S. insignis* após a desova retornam aos seus locais de alimentação. E esse movimento é realizado no período de águas altas – enchente e cheia (Ribeiro, 1983).

Neste período, as condições das várzeas são favoráveis para o desenvolvimento das larvas, pois ocorre maior biomassa de bancos de macrófitas aquáticas que serão utilizadas principalmente como locais de proteção de predadores (Sánchez-Botero & Araújo-Lima, 2001; Leite & Araújo-Lima, 2002; Lima & Araújo-Lima, 2004; Mounic-Silva & Leite, 2013). Além disso, ocorre um maior aporte de matéria orgânica que são depositados nas margens dos lagos, canais dos rios e substratos, como troncos de árvores e folhas submersas. E como as águas brancas suportam uma maior biomassa de produtores primários, os detritos desses produtores se tornam disponíveis ao *S. insignis*, uma vez que ficam retidos, devido alta turbidez, nas margens dos lagos, canais de rios e substratos. Portanto, neste ambiente esta espécie explora fontes autotróficas de energia mais diversificada através do detrito.

Por outro lado, os adultos no igapó no mesmo período (enchente e cheia), alimenta-se principalmente do perifíton. Primeiro porque a biomassa de perifíton é maior nessa época que nas demais (Rai & Hill, 1984; Díaz-Castro et al., 2003 e 2008). Isto está relacionado com fato da inundação proporcionar novas áreas que conterão substratos possíveis de colonização por essas algas. E a inundação garante o acesso do *S. insignis* para essas novas áreas. Mas diferente dos rios de água branca, os rios de água preta não apresentam uma grande quantidade de detritos provindo de outras fontes primárias, como as plantas terrestres e macrófitas C<sub>3</sub>. Devido à baixa carga de

matéria na água, a maioria desses detritos não ficam retidos nas margens dos canais dos rios ou dos lagos. Logo os detritos das outras fontes primárias não estão acessíveis para essa espécie em rios de água preta. Tornando o perifíton a principal fonte que sustenta essa espécie neste ambiente.

Após o período de inundação, os *S. insignis* adultos migram das áreas de igapó do rio Negro para outros tributários de água preta e os jovens deslocam-se das áreas de várzea para o local dos adultos, nas áreas de igapó do rio Negro. Essa espécie ocupa os espaços alternativamente (Vieira et al., 1999), ou seja, enquanto um cardume de *S. insignis* está saindo de uma determinada área outros cardumes vindos de outras áreas ocupam esse espaço que foi desocupado pelo cardume antigo. Provavelmente essa estratégia é para garantir que não haja uma intensa competição pelos recursos limitados dos sistemas de água preta, que é o perifíton, fonte autotrófica de energia que está disponível para a espécie nesse sistema.

## 6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A contribuição das fontes autotróficas de energia baseada na análise de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio possibilitou compreender melhor a importância das fontes autotróficas para o *S. insignis*. É evidente que ocorre variação nas fontes autotróficas de energia para o *S. insignis*, tanto em quantidade como em qualidade. No rio Solimões, o *S. insignis* explora o detrito assimilando principalmente os detritos das PT/MC<sub>3</sub> e fitoplâncton. No rio Negro, esta espécie assimila o carbono proveniente diretamente da raspagem do perifíton. Dessa forma, essa espécie explora fontes mais diversificada no rio Solimões e fonte mais específica no rio Negro.

Essa dependência pelas fontes autotróficas de distintos sistemas está diretamente relacionada ao padrão de migração dessa espécie, os adultos consomem o perifíton durante todo o período de águas altas no rio Negro, os jovens exploram o detrito das fontes autotróficas disponíveis durante todo ciclo hidrológico que passaram no rio Solimões.

Essa peculiaridade da ecologia alimentar do *S. insignis* sugere uma maior atenção na manutenção das condições necessárias para que os estoques naturais sejam mantidos, visto que essa espécie é de grande importância comercial, sendo a principal fonte de proteína para os ribeirinhos da Amazônia.

## 7 REFERÊNCIAS

- Adis, J., Furgh, K., & Irmiler, U. (1979). Litter production of a Central-Amazonian black water inundation forest. *Tropical Ecology*, 20, 236-245.
- Almeida, F.F., & Melo, S. (2011). Estrutura da comunidade fitoplanctônica de um algo de inundação amazônico (Lago Catalão, Amazonas, Brasil). *Neotropical Biology and Conservation*, 6(2), 112-123.
- Alves, N.S. (2003) *Mapeamento hidromorfodinâmico do complexo fluvial de Anavilhanas: contribuição aos estudos de geomorfologia fluvial de rios Amazônicos*. Doutorado em Geografia, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Anderson, C., & Cabana, G. (2005).  $\delta^{15}\text{N}$  in riverine food webs: effects of N inputs from agricultural watersheds. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62, 333-340.
- Araujo-Lima, C.A.R.M; Forsberg, B.R.; Victoria, R., & Martinelli, L. (1986). Energy Sources for detritivorous fishes in the Amazon. *Science, New series*, 34(4781), 1256-1258.
- Barthem, R., Ferreira, E., & Goulding, M. (2016). As migrações do jaraqui e do tambaqui no rio Tapajós e suas relações com as usinas hidrelétricas. In: Alarcon, D.F., Millikan, B., & Torres, M. (Orgs). *Ocekadí: hidrelétricas, conflitos socioambientais e resistência na Bacia do Tapajós*. Brasília: International Rivers Brazil; Santarém: Programa de Antropologia e Arqueologia da Universidade Federal do Oeste do Pará.
- Batista, V., & Lima, L.G. (2010). In search of traditional bio-ecological knowledge useful for fisheries co-management: the case of jaraquis *Semaprochilodus* spp. (Characiformes, Prochilodontidae) in Central Amazon, Brazil. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 6(15), 2-9.
- Batista, V.S., Isaac, V.J., Fabr e, N.N. & Gonzales, J.C.A. (2012). Principais recursos pesqueiros: variações espaço-temporais e relações com o ambiente. In: Batista, V.S., Isaac, V.J., Fabr e, N.N., Gonzales, J.C.A., Almeida, O.T., Rivero, S., & Saint-Paul, U. (Org.). *Peixes e pesca no Solimões-Amazonas: uma avaliação integrada*. Brasília: Ibama/ProVárzea.
- Bayley, P.B. (1989). Aquatic environment in the Amazon basin, with an analysis of carbon sources, fish production and yield. *Canadian Special Publication in Fisheries and Aquatic Sciences*, 106, 399-408.
- Bender, M.M. (1971). Variations in the  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ratios of plants in relation to the pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation. *Phytochemistry*, 10, 1239-1244.
- Benedito-Cecílio, E., & Araújo-Lima, C.A.R.M. (2002). Variation in the carbon isotope composition of *Semaprochilodus insignis*, a detritivorous fish associated with oligotrophic and eutrophic Amazonian rivers. *Journal of Fish Biology*, 60, 1603–1607.

- Benedito-Cecílio, E., Araújo-Lima, C.A.R.M., Forsberg, B.R., & Bittencourt, M.M. (2000). Carbon sources of Amazonian fisheries. *Fisheries Management and Ecology*, 7, 305-315.
- Bittencourt, M.M., & Amadio, S.A. (2007). Proposta para identificação rápida dos períodos hidrológicos em áreas de várzea do rio Solimões-Amazonas nas proximidades de Manaus. *Acta Amazonica*, 37(2), 303-308.
- Bowen, S.H. (1983). Detritivory in neotropical fish communities. *Environmental Biology of Fishes*, 9, 137-144.
- Cardoso, D.C. (2015). *Alimentação e ecomorfologia de peixes predadores em lagos de várzea amazônica*. Mestrado em Ciências Pesqueiras, Universidade Federal do Amazonas, Manaus.
- Caswell, H., Reed, F., Stephenson, S.N., & Werner, P.A. (1973). Photosynthesis pathways and selective herbivory: a hypothesis. *The American Naturalist*, 107(956), 465-480.
- Chaves, P.T.C., & Vazzoler, G. (1984). Aspectos biológicos de peixes amazônicos. III. Anatomia microscópica do esôfago, estômago e cecos pilóricos de *Semaprochilodus insignis* (Characiformes:Prochilodontidae). *Acta Amazonica*, 14(3-4), 343-353.
- Costa, J.I., Borges, D.P., Santos, F.A., & Oliveira, A.C.B. (2017). Isotopic characterization of the energy autotrophic sources at Grande lake complex in Amazonian. *Scientia Amazonia*, 6(2), 29-35.
- Cunha, E.D.S., Cunha, A.C., Silveira, A.M., & Faustino, M.M. (2013). Phytoplankton of the two rivers in the eastern Amazon: Characterization of biodiversity and new occurrences. *Acta Botanica Brasilica*, 27(2), 364-377.
- DeNiro, M.J., & Epstein, S. (1978). Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42, 95-506.
- Díaz-Castro, J.G., Forsberg, B.R. Silva, J.E.C., & Sants, A.C. (2008). Fatores controladores da biomassa do fitoplâncton no rio Jaú – Parque Nacional do Jáu (Amazônia Central). *Revista de Biologia e Ciências da Terra*, 8(2), 93-104.
- Díaz-Castro, J.G., Souza-Mosimann, R.M., Laudares-Silva, R., & Forsberg, B.R. (2003). Composição da comunidade de diatomáceas perifíticas do rio Jaú, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica*, 33(4), 583-606.
- Ducatti, C. (2007). Aplicação dos isótopos estáveis em aquicultura. *Revista Brasileira de Zootecnia*, Suplemento especial, 36, 1-10.
- Duncan, W.P., & Fernandes, M.N. (2010). Physicochemical characterization of the white, black, and clearwater rivers of the Amazon Basin and its implications on the distribution of freshwater stingrays (Chondrichthyes, Potamotrygonidae). *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 5(3), 454-464.

Engle, D.L., & Melack, J.M. (1993). Consequences of riverine flooding for seston and the periphyton of floating meadows in an Amazon floodplain lake. *Limnology and Oceanography*, 38(7), 1500-1520.

FAO. Organization and Agriculture of the United Nations. (2016). *El estado mundial de la pesca y la acuicultura 2016*. Roma: FAO.

Fernández, J.M. (1993). *Fontes autotróficas de energia em juvenis de jaraqui, Semaprochilodus insignis (Shombugk, 1841) e Curimatá, Prochilodus nigricans Agassiz, 1829 (Pisces: Prochilodontidae) da Amazônia Central*. Mestrado em Ciências Biológicas, Universidade do Amazonas, Instituto de Pesquisas da Amazônia, Manaus.

Ferraz, P., & Barthem, R. (2016). *Estatística do monitoramento do desembarque pesqueiro na região de Tefé - Médio Solimões: 2008-2010*. Tefé-AM: Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá.

Ferraz, P., Lima, D., & Amaral, E. (2012). *Estatística do monitoramento do desembarque pesqueiro na região de Tefé – Médio Solimões: Os primeiros 16 anos (1992-2007)*. Tefé, AM: Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá.

Finlay, J.C. (2001). Stable-carbon-isotope ratios of river biota: implications for energy flow in lotic food web. *Ecology*, 82(4), 1052-1064.

Finlay, J.C., & Kendall, C. (2007). Stable isotope tracing of temporal and spatial variability in organic matter sources to freshwater ecosystems. In: Michener, R. & Lajtha, K. (Eds.). *Stable isotopes in ecology and environmental science*. 3rd ed. Oxford: Blackwell Publishing Ltd.

Finlay, J.C., Power, M.E., & Cabana, G. (1999). Effects of water velocity on algal carbon isotope ratios: implications for river food web studies. *Limnology and Oceanography*, 44(5), 1198-1203.

Forgel, M.L., & Cifuentes, L.A. (1993). Isotope fractionation during primary production. In: Schwarzbauer, J., & Jovancicevic, B. *Fundamentals in Organic Geochemistry*. US: Springer.

Forsberg, B.R., Araujo-Lima, C.A.R., Martinelli, R.L., & Victoria, J.A.B. (1993). Autotrophic carbon sources for fish of the Central Amazon. *Ecology*, 74(3), 643-652.

Franzinelli, E. (2011). Características morfológicas da confluência dos rios Negro e Solimões (Amazonas, Brasil). *Revista Brasileira de Geociências*, 41(4), 587-596.

Frazinelli, E., & Igreja, H. (2002). Modern sedimentation in the Lower Negro River, Amazonas states, Brazil. *Geomorphology*, 44, 259-271.

Fry, B. (2008). *Stable isotope ecology*. 3rd ed. United States of America: Springer.

Furch, K., & Junk, W..J. (1992). Nutrient dynamics of submersed decomposing Amazonian herbaceous plant species *Paspalum fasciculatum*, and *Echinochloa polystachya*. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale*, 25(2), 75-85.

Goulding, M. (1980). *The Fish and the forest*. California: University of California Press.

Goulding, M., Carvalho, M.L., & Ferreira, E.G. (1988). *Rio Negro: Rich life in poor water*. The Hague: SPB Academic Publishing.

Hamilton, S.K., & Lewis Jr., W.M. (1992). Stable carbon and nitrogen isotopes in algae and detritus from the Orinoco river floodplain, Venezuela. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 56, 4237-4246.

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

Hansson, L.A. (1992). Factors regulation periphytic algal biomass. *Limnology and Oceanography*, 37(2), 322-328.

Helfman, G.S., Collete, B.B., Facey, D.E., & Bowen, B.W. (2009). *The diversity of fishes*. 2nd ed. UK: Blackwell Publishing.

Hill, W.R., & Middleton, R.G. (2006). Changes in carbon stable isotope ratios during periphyton development. *Limnology and Oceanography*, 51(5), 2360-2369.

IDS. Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá. (2015). Monitoramento pesqueiro no Médio Solimões. *Boletim do desembarque pesqueiro*, 6(11), 1-4.

James, M.R., Hawes, I., Wheatherfield, M., Stanger, C., & Gibbs, M. (2000) Carbon flow in the littoral food web of an oligotrophic lake. *Hydrobiologia*, 441, 93-106.

Jepsen, D.B., & Winemiller, K.O. (2002). Structure of tropical food webs revealed by stable isotope ratios. *Oikos*, 96, 46-55.

Jepsen, D.B., & Winemiller, K.O. (2007). Basin geochemistry and isotopic ratios of fishes and basal production sources in four neotropical rivers. *Ecology of Freshwater Fish*, 16, 267-281.

Junk, W.J., & Piedade, M.T.F. (1993). Biomass and primary-production of herbaceous plant communities in the amazon floodplain. *Hydrobiologia*, 263, 155-162.

Latrubesse, E.M., & Franzinelli, E. (2005). The late Quaternary evolution of the Negro River, Amazon, Brazil: implications for island and floodplain formation in large anabranching tropical systems. *Geomorphology*, 70, 373-397.

Leenheer, J.A. (1980). Origin and nature of humic substances in the waters of the Amazon River Basin. *Acta Amazônica*, 10(3), 513-526.

Leenheer, J.A., & Santos, U.M. (1980). Considerações sobre os processos de sedimentação na água preta ácida do rio Negro (Amazônia Central). *Acta Amazônica*, 10(2), 343-355.

Leite, R.G., & Araújo-Lima, C.R.R.M. (2002). Feeding of the *Brycon cephalus*, *Triportheus elongatus* and *Semaprochilodus insignis* (Osteichthyes, Characiformes)

larvae in Solimões/Amazonas river and floodplain areas. *Acta Amazônica*, 32(3), 499-515.

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

Leite, R.G., Silva, J.J., & Freitas, C. (2006). E. Abundância e distribuição das larvas de peixes no Lago Catalão e no encontro dos rios Solimões e Negro, Amazonas, Brasil. *Acta Amazônica*, 36(4), 557-562.

Lewis, W.M., Jr (1988). Primary production in the Orinoco River. *Ecology*, 69, 679–692.

Lewis, W.M., Jr., Hamilton, S.K., Rodríguez, M.A., Saunders, J.F., & Lasi, M.A. (2001). Foodweb analysis of the Orinoco floodplain based on production estimates and stable isotope data. *North American Benthological Society*, 20(2), 241-254.

Lima, A.C., & Araújo-Lima, C.A.R.M. (2004). The distributions of larval and juvenile fishes in Amazonian rivers of different nutrient status. *Freshwater Biology*, 49, 787-800.

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

Lopes, C.A., Benedito-Cecílio, E., Martinelli, L.A., & Souza, M.C. (2006). Variability of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  in Terrestrial and Aquatic Sources in The Upper Paraná River Basin, Paraná, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 18(3), 281-292.

Lowe-McConnel, R.H. (1999). *Estudos Ecológicos de Comunidade de peixes tropicais*. Tradução Vazzoler, A.E.A. M., Agostinho, A.A., & Cunhingham, P.T.M. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo.

Mago-Leccia, F. (1972). Consideraciones sobre la sistemática de la familia Prochilodontidae (Osteichthyes, Cypriniformes), con una sinopsis de las especies de Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 8, 35-96.

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

Marshall, B.G. (2010). *Fatores que influenciam a variação espacial e temporal nas fontes autotróficas de energia e nível trófico do Paracheirodon axelrodi (Osteichthyes, Characidae) num sistema interfluvial do médio rio Negro*. Doutorado em Ciências Biológicas, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus.

Marshall, B.G., Forsberg, B.R., & Thomé-Souza, M.J.F. (2008). Autotrophic energy sources for *Paracheirodon axelrodi* (Osteichthyes, Characidae) in the middle Negro river, Central Amazon, Brazil. *Hydrobiologia*, 596, 95-103.

- Marshall, J.D., Brooks, J.R., & Lajtha, K. (2007). Sources of variation in the stable isotopic composition of plants. In: Michener, R., & Lajtha, K. (Org.). *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. 2nd ed. Oxford: Blackwell Publishing Ltd.
- Martinelli, L.A., Devol, A.H., Victoria, R.L., & Richey, J.E. (1991). Stable carbon isotopes variation in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants along the Amazon River. *Nature*, 353, 57-59.
- Martinelli, L.A., Ometto, J.P.H., Ferraz, E.S., Victoria, R.L., Camargo, P.B., & Moreira, M.Z. (2009). *Desvendando questões ambientais com isótopos estáveis*. São Paulo: Oficina de Textos.
- Martinelli, L.A., Victoria, R.L., Matsui, E., Forsberg, B.R., & Mozeto, A.A. (1988). Utilização das variações naturais de  $\delta^{13}\text{C}$  no estudo de cadeias alimentares em ambientes aquáticos: princípios e perspectivas. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 11, 859-882.
- Melack, J.M., & Forsberg, B.R. (2001). Biogeochemistry of Amazon floodplain lakes and associated wetlands. In: McClain, M.E., Victoria, R.L., & Richey, J.E. (Eds.). *The Biogeochemistry of the Amazon Basin*. New York: Oxford University Press.
- Melack, J.M., Novo, E.M.L.M., Forsberg, B.R., Piedade, M.T.F., & Maurice, L. (2013). Processos ecossistêmicos em planícies alagáveis. *Amazonia and Global Change Geophysical Monograph*, 186, 525-541.
- Minagawa, M., & Wada, E. (1984). Stepwise enrichment of  $^{15}\text{N}$  along food chains: Further evidence and the relation between  $\delta^{15}\text{N}$  and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48, 1135-1140.
- MMA, Ministério do Meio Ambiente. (2006). *Caderno da Região Hidrográfica Amazônica*. Brasília: MMA.
- Molina, C.I., Gibon, F.M., Oberdorff, T., Dominguez, E., Pinto, J., Marín, R., & Roulet, M. (2011). Macroinvertebrate food web structure in a floodplain lake of the Bolivian Amazon. *Hydrobiologia*, 663, 135-153.
- Montoya, J.P. (2007). Natural abundance of  $^{15}\text{N}$  in marine planktonic ecosystems. In: Michener, R., & Lajtha, K. (Ed.). *Stable isotopes in ecology and environmental science*. (2nd ed). Oxford: Blackwell Publishing Ltd.
- Mortillaro, J. M., Passarelli, C., Abril, G., Hubas, P., Alberic, P., Artigas, L.F., Benedetti, M.F., ... Meziane, T. (2016). The fate of C<sub>4</sub> and C<sub>3</sub> macrophyte carbon in central Amazon floodplain waters: Insights from a batch experiment. *Limnologica*, 59, 90-98.
- Mortillaro, J.M., Abril, G., Moreira-Turcq, P., Sobrinho, R.L., Perez, M., & Meziane, T. (2011). Fatty acid and stable isotope ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ) signatures of particulate organic matter in the lower Amazon River: Seasonal contrasts and connectivity between floodplain lakes and the mainstem. *Organic Geochemistry*, 42, 1159-1168.
- Mortillaro, J.M., Pouilly, M., Wach, M., Freitas, C.E.C., Abril, G., & Meziane, T. (2015). Trophic opportunism of central Amazon floodplain fish. *Freshwater biology*, 60, 1659-1570.

- Mounic-Silva, C.E., & Leite, R.G. (2013). Influência do rio Negro sobre o status nutricional de juvenis de curimatã *Prochilodus nigricans* (Characiformes; Prochilodontidae) no médio rio Solimões-Amazonas, Brasil. *Acta Amazônica*, 43(3), 371-376.
- Nakazono, E.M., & Piedade, M.T.F. (2004). Biologia e ecologia do arumã, *Ischnosiphon polyphyllus* (Marantaceae), no Arquipélago de Anavilhanas, Rio Negro, Amazônia Central. *Revista Brasileira de Botânica*, 27(3), 421-428.
- Napolitano, G.E. (1999) Fatty acids as trophic and chemical markers in freshwater ecosystems. In: Arts, M.T., Wainmann, B.C. (Eds). *Lipids in Freshwater Ecosystems*. New York: Springer-Verlag.
- O'Leary, M.H. (1981). Carbon isotope fractionation in plants. *Phytochemistry*, 20(4), 553-567.
- Oliveira, A. C. B. (2003). *Isótopos estáveis de C e N como indicadores qualitativo e quantitativo da dieta do tambaqui (Colossoma macropomum) da Amazônia Central*. Doutorado em Ciências, Centro de Energia Nuclear, Universidade do Estado de São Paulo, São Paulo.
- Oliveira, A.C.B., Soares, M.G.M., Martinelli, A., & Moreira, M.Z. (2006). Carbon sources of fish in an Amazonia floodplain lake. *Aquatic Sciences*, 68, 229-238.
- Park, R., & Epstein, S. (1961). Metabolic fractionation of C<sup>13</sup> & C<sup>12</sup> in plants. *Plant Physiology*, 36(2), 133-138.
- Parnell, A.C., Inger, R., Bearhop, S., & Jackson, A.L. (2010). Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *Plos ONE*, 5(3), 1-5.
- Parnell, S., & Inger, R. (2016). *Stable Isotope Mixing Models in R with simmr*. Disponível em: < <https://cran.r-project.org/web/packages/simmr/vignettes/simmr.html>>. Acessado em: <10 de Agosto de 2017>.
- Pel, R., Hoogveld, H., & Floris, V. (2003). Using the hidden isotopic heterogeneity in phyto- and zooplankton to unmask disparity in trophic carbon transfer. *Limnology and Oceanography*, 48(6), 2200-2207.
- Pereira, A.L., & Benedito, E. (2007). Isótopos estáveis em estudos ecológicos: métodos, aplicações e perspectivas. *Revista Biociência*, 13(1-2), 16-27.
- Piedade, M.T.F., Junk, W., D'Ângelo, S.S., Wittmann, F., Schöngart, J., Barbosa, K.M.N., & Lopes, A. (2010). Aquatic herbaceous plants of the Amazon floodplain: state of the art and research needed. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 22(2), 165-178.
- Piedade, M.T.F., Junk, W.J., & Long, S.P. (1991). The productivity of the C<sub>4</sub> grass *Echinochloa polystachya* on the amazon floodplain. *Ecology*, 72(4), 1456-1463.
- Post, D.M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83(3), 703-718.

Prance, G.T. (1980). A terminologia dos tipos de florestas amazônicas sujeitas a inundação. *Acta Amazonica*, 10(3), 495-504.

Queiroz, M.M.A., Horbe, A.M.C., Seyler, P., & Moura, C.A.V. (2009). Hidroquímica do rio Solimões na região entre Manacapuru e Alvarães – Amazonas – Brasil. *Acta Amazonica*, 39(4), 943-952.

Rai, H., & Hill, G. (1984). Primary production in the Amazonian aquatic ecosystem. In: Sioli, H. (Ed). *The Amazon: Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. Netherlands, Springer.

Rau, G. (1978). Carbon-13 depletion in a subalpine lake: carbon flow implications. *Science*, 201, 901-902.

Reis, R.E., Kullander, S.O., & Ferraris Jr., C.J. (Orgs). (2003). *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. Porto Alegre: EDIPUCRS.

Rezende, C.F., Caramaschi, E.M.P., & Mazzoni, R. (2008). Fluxo de energia em comunidades aquáticas, com ênfase em ecossistemas lóticos. *Oecologia Brasiliensis*, 12(4), 626-639.

Ribeiro, M.C.L.B. (1983). *As migrações dos jaraquis (Pisces, Prochilodontidae) no Rio Negro, Amazonas, Brasil*. Mestrado em Ciências Biológicas, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Fundação Universidade do Amazonas, Manaus.

Ribeiro, M.C.L.B., & Petreire Junior, M.P. (1990). Fisheries e ecology and management of the jarqui (*Semaprochilodus taeniurus*, *S. insignis*) in Central Amazonia. *Regulated rivers: researches & management*, 5, 195-215.

Saint-Paul, U., Zuanon, J., Correa, M.A.V., Garcia, M., Fabr e, N.N.; Berber, U., & Junk, W.J. (2000). Fish communities in central Amazonian white- and blackwater floodplains. *Environmental Biology of Fishes*, 57, 235-250.

S nchez, L.S.H., Horbe, A.M.C., Moquet, J.S., Sondag, F., & Guyot, J.L. (2015). Varia o espa o-temporal do material inorg nico dissolvido na bacia Amaz nica. *Acta Amazonica*, 45(2), 175-186.

S nchez-Botero, J.I., & Ara jo-Lima, C.A.R.M. (2001). As macr fitas aqu ticas como ber rio para a ictiofauna da v rzea do rio Amazonas. *Acta Amazonica*, 31(3), 437-447.

Santos, F.A. (2009). *Estrutura tr fica de peixes do Lago Grande, Manacapuru, AM com base nos isot pos est veis de C e N*. Mestrado em Ci ncias Pesqueiras, Universidade Federal do Amazonas, Manaus.

Santos, G.M., Ferreira, E.J.G., & Zuanon, J.A.S. (2006). *Peixes comerciais de Manaus*. Manaus: Ibama/AM, ProV rzea.

Silva, I.G., Moura, A.N., & Dantas, E.W. (2013). Phytoplankton community of Reis lake in the Brazilian Amazon. *Annals of the Brazilian Academy of Sciences*, 85(2), 649-663.

- Silva, T.S.F., Costa, M.P.F., & Melack, J.M. (2009). Annual net primary production of macrophytes in the eastern Amazon floodplain. *Wetlands*, 29(2), 747-758.
- Sioli, H. (1991). *Amazônia: fundamentos da ecologia da maior região de floresta tropicais*. 3rd ed. Petrópolis: Vozes.
- Smith, B.N., & Epstein, S. (1971). Two categories of  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ratios for higher plants. *Plant Physiology*, 47, 380-384.
- Soares, M.G. M, Costa, E.L., Siqueira-Souza, F.K., Anjos, H.D.B., Yamamoto, K.C., & Freitas, C.E.C. (Org.). (2008). *Peixes de lagos do Médio Rio Solimões*. 2 ed. Manaus: Instituto I-Piatam.
- Sonoda, D.Y., & Shiota, R. (2012). Consumo de pescado no Brasil fica abaixo da média internacional. *Visão Agrícola*, 11, 145-147.
- Souto, L.F.L., Oliveira, T.C.S., & Silva, M.S.R.S. (2015). Variação espacial de cátions, ânions e variáveis físico-químicas no rio Solimões-Amazonas entre Manaus e Jutai, bacia amazônica. *Acta Amazonica*, 45(4), 415-424.
- Sulzman, E.W. (2007). Stable isotope chemistry and measurement: a primer. In: Michener, R., & Lajtha, K. (Org.). *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. 2nd ed. Oxford: Blackwell Publishing Ltd.
- Tan, F.C., & Edmond, J.M. (1993). Carbon isotope geochemistry of the Orinoco Basin. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 36, 541-547.
- Tan, F.C., & Strain, P.M. (1983). Sources, sinks and distribution of organic carbon in the St. Lawrence Estuary, Canada. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 47, 125-132.
- Thomé-Souza, M.J.F. (2005). *Fontes autotróficas de energia para peixes do canal principal e quelônios ao longo da bacia do médio rio Negro, Amazônia - Brasil*. Doutorado em Ciências Biológicas, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e Universidade Federal do Amazonas, Manaus.
- Thorp, J.H., & DeLong, M.D. (2002). Dominance of autochthonous autotrophic carbon in food webs of heterotrophic rivers. *Oikos*, 96(3), 543-550.
- Vadeboncoeur, Y., & Steinman, A.D. (2002). Periphyton function in Lake Ecosystems. *The Cientific World*, 2, 1449-1468.
- Vander-Zanden, M. J., & Rasmussen, J.B. (2001). Variation in  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  trophic fractionation: implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography*, 46(8), 2061-2066.
- Vieira, E.F. (1999). *Determinação da idade de crescimento do jaraqui de escama grossa (Semaprochilodus insignis) na Amazônia Central*. Mestrado em Ciências Biológicas, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e Universidade do Amazonas, Manaus.
- Vieira, E.F. (2003). *Dinâmica sazonal e interanual da estrutura populacional e do impacto da exploração pesqueira do jaraqui de escama fina (Semaprochilodus*

*taeniurus*) e jaraqui escama grossa (*Semaprochilodus insignis*) em subsistemas hidrográficos da Amazônia Central. Doutorado em Ciências Biológicas, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus.

Vieira, E.F., Fabr , N.N., & Saint-Paul, U. (1999). Aspectos do ciclo de vida de *Semaprochilodus taeniurus* e *S. insignis* (Characiformes: Prochilodontidae) lagos In cio e Prato da Amaz nia Central, Brasil. *Boletim do Museu Paraense Em lio Goeldi*, 15(1), 71-93.

Villacorta-Correa, M.A. (1997). *Estudo de idade e crescimento do tambaqui Colossoma macropomum (Characiformes: Characidae) no Amazonas Central, pela an lise de marcas sazonais nas estruturas mineralizadas e microestruturas no ot litos*. Doutorado em Ci ncias Biol gicas, Instituto Nacional de Pesquisas da Amaz nia e Universidade do Amazonas, Manaus.

Walker, I. (1985). On the structure and ecology of the microfauna in the Central Amazonian forest stream 'Igarap  da Cachoeira'. *Hydrobiologia*, 122, 137-152.

Wallace, J.B., Benke, A.B., Lingle, A.H., & Parsons, K. (1987). Trophic pathways of macroinvertebrate primary consumers in subtropical blackwater streams. *Archives fur Hydrobiologie (Supplement)* 74, 423-451.

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