

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA
Programa de Pós-Graduação em Biologia de Água Doce e Pesca
Interior - BADPI

Alocação de energia em peixes de duas categorias
tróficas em uma área de várzea na Amazônia
Brasileira

CARLA FLÁVIA MATOS MENDEZ

Manaus,
Maio de 2017

CARLA FLÁVIA MATOS MENDEZ

**Alocação de energia em peixes de duas categorias
tróficas em uma área de várzea na Amazônia
Brasileira**

Orientadora: Dr^a Sidinéia Aparecida Amadio
Coorientadora: Dr^a Cláudia Pereira de Deus

Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração em Biologia de Água Doce e Pesca Interior.

Manaus,
Maio de 2017

FICHA CATALOGRÁFICA

M538 Mendez, Carla Flávia Matos

Alocação de energia em peixes de duas categorias tróficas em uma área de várzea da Amazônia brasileira /Carla Flávia Matos Mendez; --- Manaus:[s.l.], 2017.

34 f.

Dissertação (Mestrado) --- INPA, Manaus, 2017.

Orientadora Sidinéia Amadio.

Coorientadora Cláudia De Deus.

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

1. Ecologia Energética. 2. Peixes. 3. Área de várzea. I. Título.

CDD: 639.2.

SINOPSE

Neste estudo foi analisada a alocação de energia em peixes de duas categorias tróficas, piscívoros e detritívoros, em uma área de várzea da Amazônia brasileira. Para comparar os padrões entre as duas categorias tróficas foram avaliadas a densidade calórica do músculo e fígado, além dos índices de gordura cavitária e hepatossomático das espécies.

Palavras-chave: Ecologia Energética; Peixes de água doce; Área de várzea; Amazônia; Categoria trófica.

Key words: Energy ecology; Freshwater fish; Floodplain; Amazon; Trophic category.

*À minha mainha, exemplo de força e coragem,
por todo seu apoio e incentivo.*

AGRADECIMENTOS

Às minhas orientadoras, Sidinéia Aparecida Amadio e Cláudia Pereira de Deus, primeiramente por me aceitarem, pelo acompanhamento, apoio, atenção e por todo aprendizado acadêmico e pessoal proporcionado durante essa etapa.

À coordenação e secretaria do PPG- Biologia de Água Doce e Pesca Interior, pela ajuda e suporte necessário.

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

À minha querida turma de mestrado BADPI 2015, por todos os momentos de discussão, aprendizado, sofrimento, e é claro, de muita alegria compartilhada em tantos bares de Manaus, vocês foram essenciais.

Aos integrantes do Laboratório de Dinâmica de Populações de Peixes, pelo suporte e ajuda na coleta das amostras, por tudo que aprendi em cada Catalão e por todos os momentos alegres e adversos que compartilhamos.

À Dr^a Isolde Ferraz, por disponibilizar o laboratório de Sementes para liofilização das amostras e ao Geângelo, pela liofilização do material, compreensão e disposição em me auxiliar.

À Daniela De Fex Wolf e Evanilde Benedito, pelo auxílio com a bomba calorimétrica e por todas as dúvidas sanadas.

À Cristhiana Röpke, pela importante ajuda com referências, análises, discussões e correções, desde a elaboração do plano até o fim da dissertação e por todas as dúvidas sanadas.

Aos amigos/família de Manaus: Marcele, Adria, Paola, Danilo, Enzo, Cris, Paulinha, Nat, Thaty, Tati, Erick e Marina, sou imensamente grata por ter encontrado vocês e por terem feito deste lugar mais leve e alegre, obrigada por todos os momentos bonitos, companhia e carinho compartilhados.

Aos amigos de Cuiabá e do mundo, pela torcida distante, apoio e amizade de sempre.

À minha família, pela presença, cuidado, preocupação e por sempre acreditarem em mim, sou muito grata por ter todos vocês em minha vida. Especialmente a minha mãe e irmã, por tornar tudo isso realidade, pelo apoio, incentivo e amor incondicional de sempre, obrigada por tudo!

Ao universo e sua força superior, por possibilitar todos estes encontros e aprendizados compartilhados. A todos aqueles que de alguma forma contribuíram e fizeram acontecer este trabalho, gratidão!

RESUMO

Em ambientes aquáticos amazônicos, dependendo da época do ano, a oferta de alimento pode variar e as espécies alimentam-se de vários itens. Essa condição temporal tem implicações nas diferentes formas de como a energia obtida através da alimentação será utilizada ou armazenada ao longo do tempo, afetando a sobrevivência e reprodução das espécies. Considerando a premissa que espécies de peixes de categorias tróficas diferentes acumulam e mobilizam energia de forma distinta, este trabalho propõe comparar o padrão de alocação energética em espécies de peixes de duas categorias tróficas distintas: piscívoros e detritívoros. As amostras foram coletadas em área de várzea do lago Catalão, situada a aproximadamente 5 km da cidade de Manaus, na época da vazante/seca (outubro a dezembro) nos anos 2015 e 2016. Para a captura dos peixes foram utilizadas redes de espera de vários tamanhos. Os peixes capturados foram eviscerados e seus tecidos e órgãos retirados e armazenados. Posteriormente, colocados a queima em uma bomba calorimétrica para estimar a quantidade de calorias. Para cada exemplar foram analisados: densidade calórica em músculo, fígado, índice de gordura cavitária (IGC) e índice hepatossomático (IHS) e comparados entre as categorias tróficas. Foram capturados 184 exemplares de peixes, 56 de *A. falcirostris*, 22 de *H. malabaricus*, 16 de *Serrasalmus* sp.n. “rob”, 20 de *C. meyeri*, 49 de *P. rutiloides* e 21 de *P. latior*. Os resultados mostraram que não há diferença na densidade calórica do músculo e do fígado entre as categorias tróficas, as duas categorias tróficas armazenam energia de acordo com o padrão inerente a cada grupo trófico. Para o IGC e IHS os resultados dos detritívoros foram menores que para os piscívoros, pois as espécies piscívoras apresentam diferentes estratégias reprodutivas. Sendo assim, nossos resultados indicam que algumas espécies utilizam suas reservas energéticas de forma diferente, o que pode estar associado aos diferentes tipos de estratégias reprodutivas e não a categoria trófica que as espécies pertencem.

ABSTRACT

In Amazonian aquatic environments, depending on the time of year, food supply may vary and species feed on various items. This temporal condition has implications in the different ways in which the energy obtained through the feeding will be used or stored over time, affecting the survival and reproduction of the species. Considering the premise that species of fish of different trophic categories accumulate and mobilize energy in a different way, this work proposes to compare the pattern of energy allocation in fish species of two distinct trophic categories: piscivorous and detritivores. The samples were collected in a várzea area of Lake Catalão, located approximately 5 km from the city of Manaus, during the ebb / dry season (October to December) in the years 2015 and 2016. In order to catch the fish, many sizes. The captured fish were eviscerated and their tissues and organs removed and stored. Subsequently, placed the burn in a calorimetric pump to estimate the amount of calories. Caloric density in muscle, liver, cavity fat index (IGC) and hepatosomatic index (IHS) were analyzed for each sample and compared to the trophic categories. Thirty-four fish specimens were captured, 56 from *A. falcistrostris*, 22 from *H. malabaricus*, 16 from *Serrasalmus sp.* "Rob", 20 from *C. meyeri*, 49 from *P. rutiloides* and 21 from *P. latior*. The results showed that there is no difference in caloric density of muscle and liver between the trophic categories, the two trophic categories store energy according to the inherent pattern of each trophic group. For the IGC and IHS the results of the detritivores were smaller than for the piscivorous ones, since the piscivorous species present different reproductive strategies. Thus, our results indicate that some species use their energy reserves differently, which may be associated with different types of reproductive strategies and not the trophic category that the species belong to.

SUMÁRIO

I. INTRODUÇÃO.....	11
II. OBJETIVO	14
Objetivo geral.....	14
Objetivos específicos	14
III. HIPÓTESE	14
IV. MATERIAL E MÉTODOS	15
Área de estudo.....	15
Espécies selecionadas para o estudo	16
Coleta dos peixes	18
Processamento dos peixes.....	18
Estimativa calórica.....	20
Análise dos dados	20
Densidade calórica	20
Acúmulo de reserva de energia	20
V. RESULTADOS.....	21
Categoria Trófica	21
Índices.....	23
VI. DISCUSSÃO	25
VII. CONSIDERAÇÕES FINAIS	29
VIII. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	30

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** – Mapa da região do lago Catalão, Manaus, Amazonas, Brasil (Ropke, 2016).....13
- Figura 2** – Variação da densidade calórica do músculo (cal/g) e fígado (cal/g) para cada categoria trófica, piscívoro e detritívoro, de peixes capturados no lago Catalão em 2015 e 2016.....20
- Figura 3** – Variação para os índices IGC e IHS para cada categoria trófica, piscívoro e detritívoro, de peixes capturados no lago Catalão em 2015 e 2016.....22

APÊNDICES

- Apêndice 1** – Número de exemplares jovens (J), adulto (A) e pré-adulto (PA), comprimento padrão mínimo, máximo e médio \pm dp (mm) e valores de L_{50} (mm) para cada espécie coletada no lago Catalão em 2015 e 2016.....32

I. INTRODUÇÃO

A estrutura e o funcionamento de um ecossistema compreendem as relações entre os seres vivos com o ambiente, o que envolve a dinâmica energética; os organismos adquirem energia a partir dos alimentos e utilizam-na para realizar várias atividades, como metabolismo, crescimento e reprodução (Dourado e Benedito-Cecílio, 2005). Ao nível individual, a ecologia energética ocupa-se fundamentalmente da forma como a energia é utilizada dentro do organismo, dessa forma, a alocação energética tem início com a ingestão do alimento e termina com a deposição de diversas substâncias no corpo, as quais serão utilizadas para o crescimento somático e reprodutivo (Rezende *et al.*, 2008). Estudos bioenergéticos auxiliam a compreender o papel dos organismos nos ecossistemas, pois refletem as interações entre os processos fisiológicos e de alocação de energia com as variáveis ambientais e expressam a proporção de energia consumida que é alocada aos vários processos vitais (Rocha *et al.*, 2001).

A maioria dos estudos de ecologia energética está relacionada com os peixes, os quais constituem um grupo de grande sucesso evolutivo, devido às adaptações aos mais variados habitats aquáticos, que refletem uma ampla diversidade na forma do corpo e diferentes estratégias no ciclo de vida, permitindo que ocupem praticamente todos os níveis tróficos (Dourado e Benedito-Cecílio, 2005), e explorem todas as fontes disponíveis de alimentos (Santos e Ferreira, 1999).

As relações entre crescimento e acúmulo de reservas são específicas e características de cada período do ciclo de vida, sendo que a energia alocada é utilizada de modo diferente durante o desenvolvimento do organismo: na fase juvenil, a energia é alocada para o desenvolvimento das estruturas somáticas e na fase adulta, para o armazenamento de reservas e desenvolvimento das estruturas reprodutivas (Vazzoler, 1996). Deste modo, ao longo da vida, todos os organismos terão que investir mais ou menos energia no crescimento do corpo e necessariamente, na reprodução e em diversos casos, no cuidado com a prole, levando a um mecanismo compensatório (*trade-off*) entre crescimento e reprodução, onde o aumento do investimento em um destes componentes compromete o investimento energético no outro (Folkvord *et al.*, 2014). Portanto, se o investimento reprodutivo for excessivo, pode reduzir a longevidade, aumentando os riscos de mortalidade precoce; se a prioridade for dada para o crescimento, a produção de descendentes pode ficar comprometida. Neste contexto os vários padrões de investimento energético utilizados pelos peixes têm forte influência

na determinação da estratégia reprodutiva empregada, que envolvem características de história de vida e o habitat em que o organismo está inserido (Alonso-Fernández & Saborido-Rey, 2012).

As características de história de vida envolvem um conjunto de atributos, entre estes podem expressar como o indivíduo realiza sua reprodução ao longo da vida; características como variação na idade da primeira maturação, tamanho do jovem, o tipo e número de desovas durante a vida, intervalo entre as desovas, migração, fecundidade, cuidado parental e duração do período reprodutivo formam a combinação de atributos que constituem a estratégia reprodutiva de um organismo. Estas características ajudam a compreender a variedade de estratégias reprodutivas exibidas pelos peixes e como elas evoluem, pois, a forma como um organismo se reproduz afeta as gerações futuras (Stearns, 1976; Wootton & Smith, 2014).

Winemiller (1989) explica que o conhecimento sobre os padrões de história de vida dos organismos também ajuda a entender como as reservas energéticas são utilizadas, categorizando os peixes em três grupos distintos: os peixes em equilíbrio, sazonais e oportunistas. Peixes com estratégia do tipo equilíbrio apresentam características de história de vida semelhantes a k-estrategistas, com alta sobrevivência de jovens devido ao cuidado parental, longevidade alta, primeira maturação tardia, tamanho do ovócito grande, fecundidade relativamente baixa e período reprodutivo longo. São geralmente sedentários, vivem em ambientes relativamente estáveis. Um exemplo de peixes com esta estratégia é a traíra *Hoplias malabaricus*. Os peixes sazonais apresentam comportamento migratório, sem cuidado parental, geralmente primeira maturação precoce, com ovócitos de tamanho pequeno, fecundidade intermediária a alta, desovas ocorrendo geralmente uma vez ao ano, com período reprodutivo curto e sincronizado com a época de maior oferta de alimentos. Exemplo de peixe que utiliza esta estratégia é a branquinha *Potamorhina latior*. A estratégia oportunista é marcada pela maturação sexual rápida, pequeno tamanho corporal, baixa fecundidade, reprodução parcelada, pouco ou nenhum cuidado parental e uso de ambientes que podem ser instáveis. Um exemplo desta estratégia é o tetra-cardinal *Paracheirodon axelrodi*.

Em ambientes aquáticos amazônicos há uma grande variedade de itens alimentares disponíveis para os peixes, entretanto, dependendo da época do ano, esta oferta de alimento varia e as espécies podem ser mais generalistas ou oportunistas

alimentando-se de vários itens, dentro de um espectro de preferência (Zavala-Camim, 1996). Dentre as fontes alimentares destacam-se os próprios peixes como presas, que se encontram em maior concentração na época de seca, favorecendo o consumo pelos predadores e maior dispersão na cheia, dificultando sua captura (Lowe-McConnell, 1999). Sendo assim, os peixes piscívoros podem apresentar proporção de estômagos vazios com maior frequência em relação às outras categorias tróficas, principalmente na época de cheia, devido à dificuldade da captura da presa nesta época. Essa dinâmica também foi evidenciada para outros ambientes, como constatado no estudo de Arrington *et al.* (2002) que investigaram a proporção de estômagos vazios em peixes de diversas categorias tróficas nos diferentes continentes (África, América Central e Sul, e América do Norte). Dentre os resultados, foi encontrada uma alta porcentagem de estômagos vazios em peixes piscívoros em todas as localidades. A explicação para esse resultado seria a alta qualidade energética das presas ingeridas, o que permite aos indivíduos armazenarem maior quantidade de energia, por períodos mais longos, portanto o forrageamento seria menos frequente, com a ocorrência de um número maior de estômagos vazios.

Outra importante fonte de alimento para os peixes são os detritos (Lowe-McConnell, 1999). Detrito é um termo usado para definir material particulado proveniente de qualquer nível trófico, incluindo fontes autóctones e alóctones. É uma mistura de matéria orgânica em partículas (partículas mortas e vivas, tais como algas, fungos e bactérias) e está entre as fontes alimentares mais importantes na cadeia alimentar de planícies de inundação tropicais, sendo os peixes, os usuários mais importantes deste recurso (Yossa & Araújo-Lima, 1998). Existem indícios de uma variação na densidade de energia muscular em peixe detritívoro. Uma das explicações para essa variação é a qualidade e quantidade de detrito presente nos locais utilizados para forrageamento pela espécie. Se a quantidade e qualidade de detrito for alta, os peixes que se alimentam deste recurso conseguem crescer e reproduzir adequadamente (Garcia e Benedito, 2010). Os detritos geralmente são alimentos com baixo teor energético, portanto, seus consumidores necessitam ingerir alimento mais frequentemente para compensar o baixo ganho de energia por unidade de tempo de forrageamento. Devido a isso, a frequência de estômagos vazios nos detritívoros é menor quando comparada com a de peixes de outros grupos tróficos (Bowen *et al.*, 1995; Arrington *et al.*, 2002).

Evidências no padrão de alocação de energia foram encontradas em espécies pertencentes a diferentes categorias tróficas, mostrando três padrões de alocação distintos para reprodução: transferência direta da gordura cavitária para as gônadas; utilização da energia muscular para o desenvolvimento gonadal; e de ambos locais para as gônadas (Neves dos Santos *et al.*, 2010).

Considerando a premissa que espécies de peixes com estratégias reprodutivas e categorias tróficas diferentes acumulam e mobilizam energia de forma distinta, este trabalho propõe comparar o padrão de alocação energética em espécies de peixes de duas categorias tróficas distintas: piscívoros e detritívoros.

A pergunta que queremos responder é: no período reprodutivo da seca, a categoria trófica influencia a alocação energética em peixes adultos?

II. OBJETIVOS

Objetivo geral

Comparar o padrão de alocação energética de exemplares de peixes adultos de espécies pertencentes a duas categorias tróficas distintas: piscívoros e detritívoros.

Objetivos específicos

- 1- Quantificar a densidade calórica em diferentes tecidos e órgãos de exemplares adultos de peixes piscívoros e detritívoros;
- 2- Determinar o acúmulo de reserva de energia por meio dos índices hepatossomático e de gordura cavitária em exemplares de peixes adultos de duas categorias tróficas: piscívoros e detritívoros;

III. HIPÓTESE

Consideramos a hipótese que a densidade energética encontrada nos peixes será diferente entre as categorias tróficas, sendo maior nos piscívoros do que nos peixes detritívoros.

IV. MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado na área do lago Catalão, situada a aproximadamente 5 km da cidade de Manaus, na confluência entre os rios Solimões e Negro, próximo ao “encontro das águas” (Figura 1).

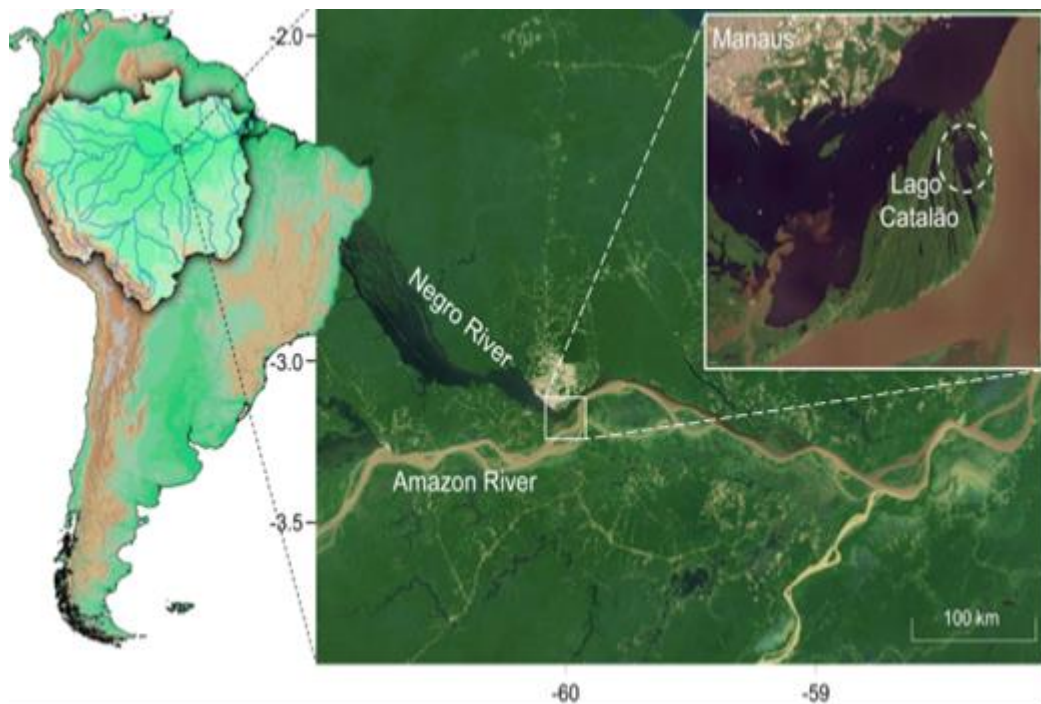


Figura 1 – Mapa da região do lago Catalão, Manaus, Amazonas, Brasil (Röpke, 2016).

A área do Catalão é um complexo de lagos interconectados entre si, e com aos rios Solimões e Negro (Bleich *et al.*, 2014). A conexão com esses rios varia anualmente, alternando entre conectividade com pelo menos um dos rios (rio Negro) e isolamento de ambos os sistemas no período da seca (Brito *et al.*, 2014). O Catalão, embora considerado um sistema de águas mistas, pois recebe influência de águas brancas (rio Solimões) e pretas (rio Negro), é influenciado principalmente pelas águas do rio Solimões, sendo, portanto, um ambiente com características típicas de várzea (Brito *et al.*, 2014). A composição da vegetação das margens do lago Catalão pode variar de acordo com a fase do ciclo hidrológico. Durante os períodos de águas mais baixas, apresentam trechos compostos principalmente por gramíneas, seguidas de embaúbas (*Cecropia* spp) e posteriormente, vegetação em estágios sucessivos mais avançados

(mata de várzea). Já no período de enchente, as áreas marginais são compostas por grande quantidade de macrófitas aquáticas emergentes, principalmente a canarana (*Echinochloa polystachia*), o capim-muri (*Paspalum fasciculatum*), o capim-membeca (*P. repens*) e o arroz-bravo (*Oryza perennis*) (Junk & Piedade, 1997).

Espécies selecionadas para o estudo

Para este estudo foram utilizados exemplares de peixes coletados no âmbito do Projeto Catalão (Comitê de Ética do INPA – CEUA, protocolo 051/2015; licença de coleta do IBAMA nº. 101932). Os peixes selecionados pertencem a duas categorias tróficas distintas, piscívora e detritívora. A definição das espécies dentro destas categorias tróficas seguiu os critérios utilizados para o projeto, por meio de identificação do conteúdo estomacal. Além disso, a abundância das espécies também foi levada em consideração, sendo possível selecionar três espécies piscívoras e três detritívoras. Todas as espécies pertencem a diferentes famílias da ordem Characiformes.

Piscívoros:

Acestrorhynchus falcistrostris (Cuvier, 1819)

Characiformes: Acestrorhynchidae

Ocorre nas bacias Amazônica, Orinoco e rios da Guiana (Toledo-Piza *et al.*, 2013) e é conhecido pela população ribeirinha como peixe-cachorro ou dentado (Neves dos Santos, 2006). É considerada uma espécie de médio porte, atingindo 350 mm de comprimento padrão (CP), apresenta desova total e pico reprodutivo durante o período da enchente (Neves dos Santos *et al.*, 2010). Apresenta hábito alimentar piscívoro, com preferência por peixes de pequeno porte, e não apresenta importância econômica na pesca comercial (Santos *et al.*, 2006).

Hoplias malabaricus (Bloch, 1794)

Characiformes: Erythrinidae

Ocorre nas Américas Central e do Sul, desde a Costa Rica até a Argentina (Oyakawa *et al.*, 2013). Popularmente conhecido como traíra, possui porte grande, de até 500 mm de CP. Alimenta-se de peixe e invertebrados, utilizando tática de emboscada. Vive em águas lânticas como lagos, margens e remansos de rios e é capaz

de sobreviver em ambientes com baixas concentrações de oxigênio. A desova ocorre durante a enchente com postura em ninhos e cuidado parental (Prado *et al.*, 2006). Possui importância na pesca de subsistência (Barbieri, 1989; Santos *et al.*, 2006).

***Serrasalmus* sp.n “rob”**

Characiformes: Serrasalminidae

Espécie não descrita formalmente. As piranhas geralmente são habitantes de águas lânticas como lagos e planícies alagadas, e são distribuídas em uma ampla região da Amazônia central brasileira, especialmente em rios de água branca. Atingem comprimento padrão máximo de 147 mm (Ota *et al.*, 2013). Alimentam-se basicamente de peixes (Santos *et al.*, 2006), e o período reprodutivo está associado com o período de enchente (Agostinho, 2003), quando apresentam desova parcelada.

Detritívoros:

***Psectrogaster rutiloides* (Kner, 1858)**

Characiformes: Curimatidae

Popularmente conhecida como branquinha cascuda, possui comprimento padrão máximo de 188 mm, e é amplamente distribuída em rios de água branca da bacia do rio Amazonas. Esta espécie forma grandes cardumes que são explorados pela pesca comercial e de subsistência. O tipo de desova é total e o período reprodutivo inicia no fim da vazante e se estende por toda enchente e cheia (Vari & Ropke, 2013; Garcia-Vasquez *et al.*, 2015).

***Potamorhina latior* (Spix & Agassiz, 1829)**

Characiformes: Curimatidae

Possui comprimento padrão máximo de 235 mm e está amplamente distribuída na bacia do rio Amazonas, é a espécie mais abundante da família Curimatidae, em pescarias realizadas na planície inundável do sistema Solimões – Amazonas, o tipo de desova é total e o período reprodutivo acontece durante enchente e cheia (Vari & Ropke, 2013).

Curimatella meyeri (Steindachner, 1882)

Characiformes: Curimatidae

O comprimento padrão máximo chega a 167 mm e sua distribuição concentra-se nas porções central e alta da bacia do rio Amazonas. A reprodução geralmente ocorre na enchente e cheia, desovando apenas uma vez ao ano (desova total) (Vari & Ropke, 2013).

Coleta dos peixes

As coletas ocorreram na época da vazante/seca (outubro a dezembro) dos anos de 2015 e 2016, pois nessa época que os peixes, normalmente, estão se preparando para a reprodução. Logo, o objetivo principal foi de coletar exemplares de peixes adultos na fase de desenvolvimento não madura das gônadas, para evitar que o investimento energético utilizado para reprodução interferisse nos resultados. Além de aumentar a chance de captura de exemplares pertencentes às duas categorias tróficas.

Para a captura dos peixes foram utilizadas redes de espera de vários tamanhos (30, 40, 50, 60, 70, 80, 90, 100, 110 e 120 mm entre nós opostos), armadas por 24h e com despescas a cada 6 horas (18:00, 24:00, 06:00 e 12:00). Os peixes coletados foram acondicionados em sacos plásticos, identificados e mantidos resfriados em gelo em recipientes isotérmicos, até o transporte para o Laboratório de Dinâmica Populacional de Peixes (LDPP) localizado na Coordenação de Biodiversidade (COBIO) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), onde foram realizadas as técnicas laboratoriais.

Processamento dos peixes

Cada exemplar foi identificado taxonomicamente e tomados os seguintes registros:

- **Comprimento padrão (Cp; mm):** medida horizontal, da ponta do focinho até a última vértebra, com auxílio de um ictiômetro;
- **Peso total (Pt; g):** obtido do peixe inteiro; utilizando balança digital;
- **Sexo e estágio de maturação gonadal:** por meio de uma incisão abdominal, as gônadas foram expostas e por meio de observações macroscópicas foram identificados o sexo e o estágio de maturação gonadal. Alguns exemplares muito pequenos ou que apresentavam gônadas danificadas, comprometendo a identificação correta, foram classificados como “não determinados”. Devido à diferença no investimento energético

no período reprodutivo entre machos e fêmeas, para este estudo foram consideradas somente fêmeas. O estágio de desenvolvimento gonadal foi determinado segundo escala proposta por Brown-Peterson (2011) com modificações para execução do Projeto Catalão, descritas abaixo:

Estádio I - Imaturo: Os ovários são muito pequenos, filamentosos, translúcidos, sem sinais de vascularização e os ovócitos não são perceptíveis a olho nu.

Estádio II - Maturação: Os ovários são mais vascularizados, sendo que o oviduto apresenta-se como uma lâmina delgada em forma de tubo, transparente e vazia. Pequenos ovócitos opacos são perceptíveis a olho nu.

Estádio III - Maduro: Os ovários apresentam-se túrgidos, vascularização intensa, com um grande número de ovócitos grandes, visíveis a olho nu, opacos ou translúcidos. Ao final desta fase, os ovócitos atingem seu desenvolvimento pleno e já começam a ser liberados, sob leve pressão abdominal.

Estádio IV- Em reprodução: São semelhantes ao estágio maduro, ainda grande, mas com sinais de liberação de ovócitos.

Estádio V - Esvaziado: Os ovários estão flácidos, com membranas distendidas de tamanho relativamente grande, mas não volumosos. Apresentam zonas hemorrágicas e poucos ovócitos.

Estádio VI - Regeneração: Os ovários apresentam tamanho reduzido, porém são maiores que os imaturos. São translúcidos e com pouca vascularização, não sendo observados ovócitos a olho nu.

- **Coleta de material biológico:** Após a obtenção das informações morfométricas e biológicas, os peixes foram eviscerados e os órgãos e tecido listados a seguir foram retirados, pesados e mantidos congelados em freezer até o momento de seu processamento: fígado (Pf; g), gônada (Pg; g), gordura cavitária (Pgc; g) e músculo retirado da região dorsal acima da linha lateral. Alguns exemplares eram muito pequenos ou estavam danificados e o fígado, gônada e gordura cavitária não foram coletados.

Todas as espécies foram classificadas em adultos tendo como referência o tamanho médio de maturação sexual (L_{50}), que é o tamanho médio quando 50% da população está madura sexualmente. Para evitar o efeito sazonal que a reprodução pode ter sobre a alocação energética dos peixes, foram selecionadas somente fêmeas adultas não maduras (estádio II-V-VI), durante um intervalo de tempo em que estavam expostas

às mesmas condições ambientais, no período de vazante/seca (outubro a dezembro de 2015 e 2016).

Estimativa calórica

As amostras congeladas foram posteriormente retiradas do freezer e liofilizadas, com o objetivo de extrair toda a umidade, transformando-se em matéria seca. Após a liofilização as amostras secas de cada espécie foram armazenadas separadamente em sacos plásticos, do tipo hermético, contendo sílica gel. Posteriormente, foram trituradas em moinho de esfera até a obtenção de um pó fino e homogêneo para o procedimento de queima em uma bomba calorimétrica (Parr Instruments 6100), onde o oxigênio é utilizado como agente oxidante e a quantidade de calor liberado pela queima da amostra representa a quantidade de energia da amostra em valores de cal/g (Grodzinski *et al.*, 1975). O peso seco mínimo exigido para a queima na referida bomba calorimétrica foi de 0,5g. Para as amostras pesando entre 0,2 e 0,4 g, foi utilizado um composto complementar, o óleo mineral da marca União Químico, que foi colocado para queima na bomba calorimétrica para obtenção da caloria média (11209 cal/g) e calibragem da máquina. A bomba calorimétrica calcula a diferença entre as calorias obtidas da amostra e o as calorias do óleo.

Algumas amostras com peso seco abaixo de 0,2 g foram agrupadas por espécie para o mesmo sexo e estágio de maturação gonadal.

Análise dos dados

Densidade calórica

Os dados de densidade calórica (cal/g) do músculo e fígado foram analisados, separadamente, para todas as espécies dentro das categorias tróficas. Para a análise de comparação entre as duas categorias tróficas foi utilizado o teste Mann-Whitney, pois os dados não apresentaram normalidade e homocedasticidade (testes de Shapiro Wilk e Levene, respectivamente).

Acúmulo de reserva de energia

Para a estimativa do acúmulo de energia foram utilizados os índices de Gordura Cavitária (IGC) e Hepatossomático (IHS), que foram calculados seguindo as respectivas equações:

$IGC = (Pgc / Pt) * 100$, segundo Vazzoler (1996), onde:

IGC: Índice de Gordura Cavitária;

Pgc: Peso da gordura cavitária (g);

Pt: Peso total do peixe (g)

$IHS = (Pf / Pt) * 100$, segundo Htun-Han (1978), onde:

IHS: Índice Hepatosomático;

Pf: Peso do fígado (g);

Pt: Peso total do peixe (g)

Os valores de porcentagem dos respectivos índices não apresentaram normalidade nem homocedasticidade (testes de Shapiro Wilk e Levene), portanto a análise entre as duas categorias tróficas foi utilizado o teste de Mann-Whitney.

Para todos os testes estatísticos realizados assumiu-se um nível de significância de 5% ($p < 0,05$). As análises foram realizadas por meio do programa R studio (R Development Core Team, 2011).

V. RESULTADOS

No total foram capturados 184 exemplares de peixes. Destes, 56 eram exemplares de *A. falcirostris*, 22 de *H. malabaricus*, 16 de *Serrasalmus* sp.n. “rob”, 20 de *C. meyeri*, 49 de *P. rutiloides* e 21 de *P. latior* (Apêndice 1).

Categoria Trófica

As comparações entre as categorias tróficas, piscívoro e detritívoro, não apresentaram diferenças significativas nas densidades calóricas do músculo e do fígado ($p=0,807$; $p=0,664$ respectivamente) (Figura 2).

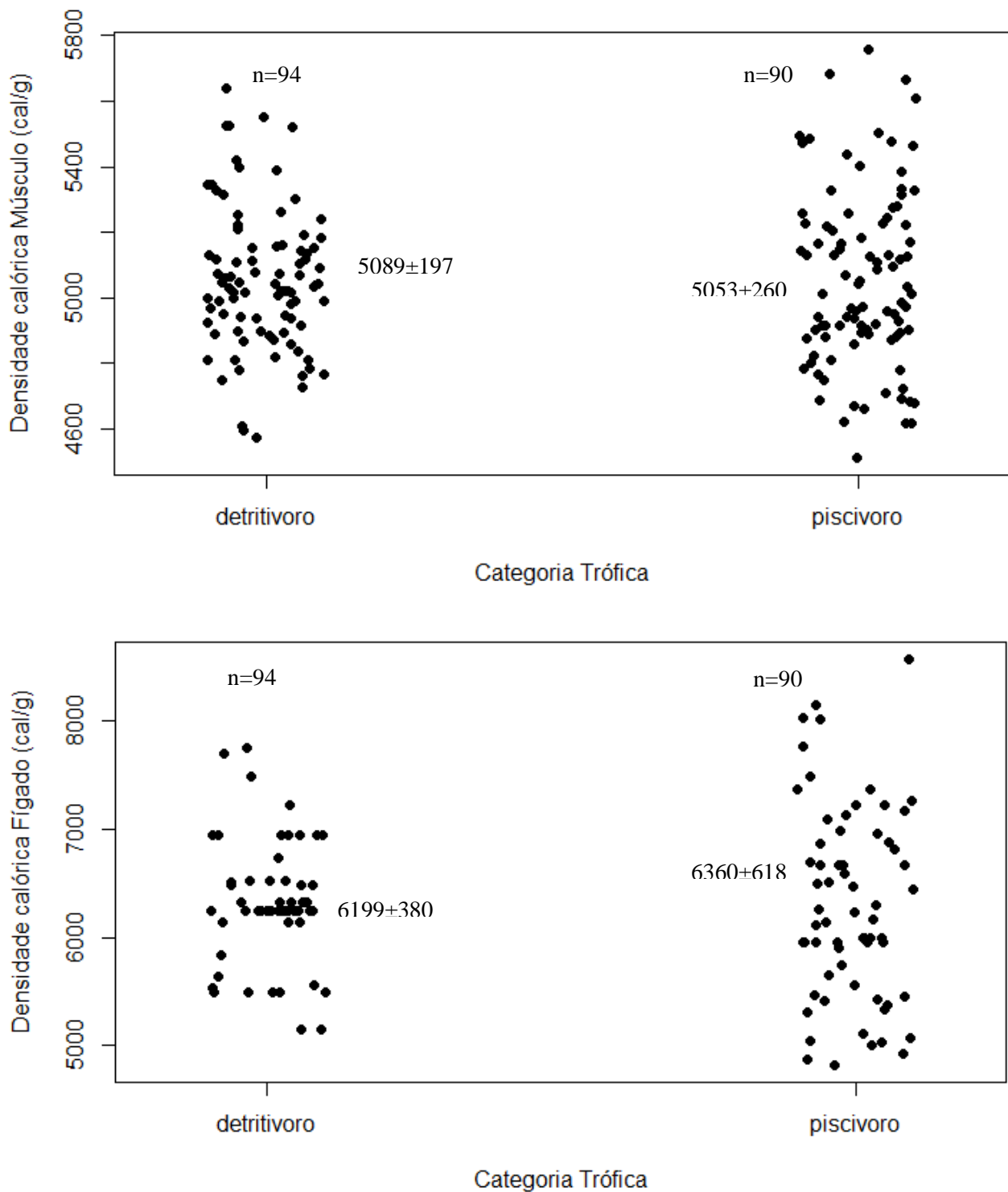


Figura 2 – Variação da densidade calórica do músculo (cal/g) e fígado (cal/g) para cada categoria trófica, de peixes capturados no lago Catalão em 2015 e 2016.

Índices

Categoria trófica

Os índices de gordura cavitária (IGC) e hepatossomático (IHS) apresentaram variação entre as categorias tróficas (Figura 3). Os valores dos índices para os detritívoros foram significativamente menores que para os piscívoros, IGC ($p < 0,01$) e IHS ($p < 0,01$).

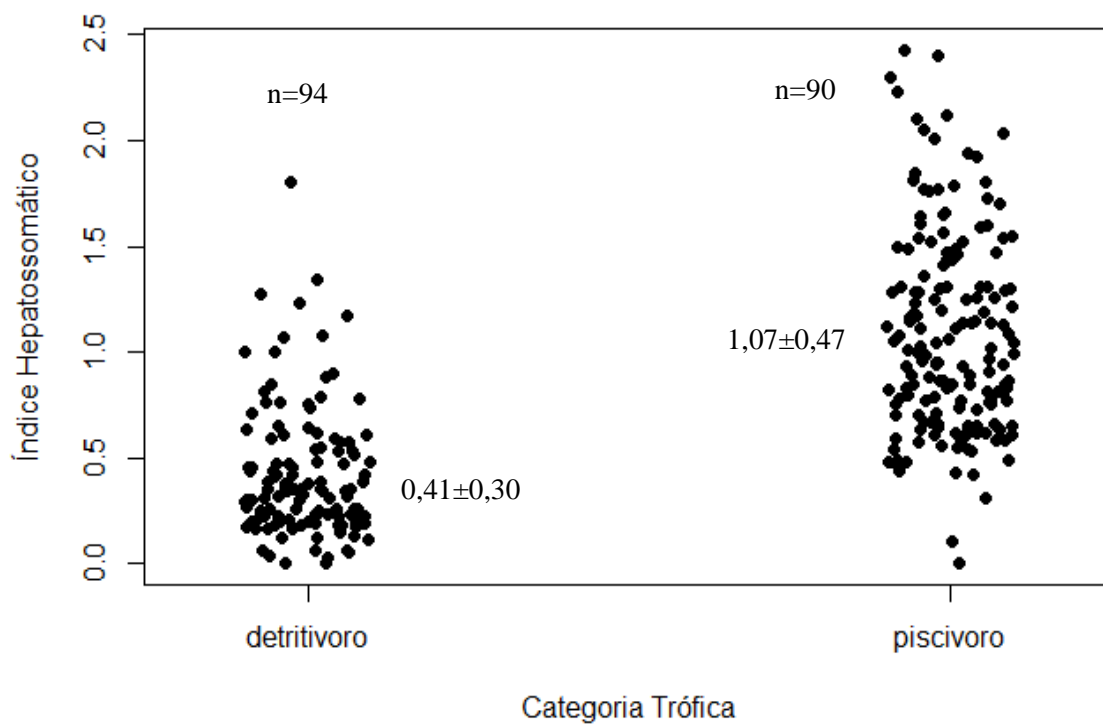
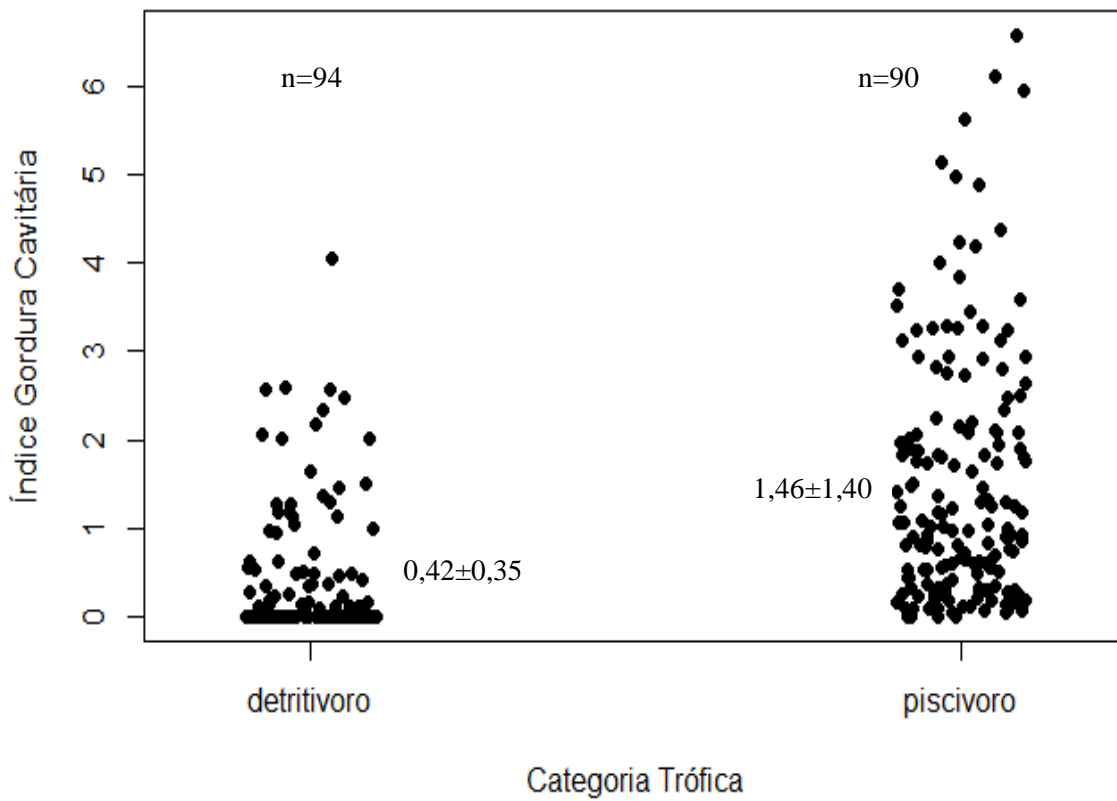


Figura 3 – Variação dos valores de IGC e IHS para cada categoria trófica, de peixes capturados no lago Catalão em 2015 e 2016.

VI. DISCUSSÃO

Com base nos resultados, a hipótese levanta no presente estudo, de que a densidade energética encontrada nos peixes é diferente entre as categorias tróficas, sendo maior nos piscívoros do que nos peixes detritívoros, foi rejeitada. As duas categorias tróficas armazenam energia em várias partes do corpo, de acordo com o padrão inerente a cada grupo trófico.

As duas categorias tróficas, piscívoro e detritívoro, não apresentaram diferenças na densidade calórica do músculo e do fígado. Estes resultados mostram que todas as espécies analisadas neste estudo, independente da categoria trófica, estão utilizando a energia armazenada no músculo de forma semelhante, não havendo variações. Faria & Benedito (2011), encontrou que o alimento ingerido por uma espécie detritívora continha menor densidade energética e quantidade de proteína, em relação aos outros grupos tróficos. Os autores relacionaram esses resultados à alta frequência de ingestão alimentar pelos detritívoros, além da capacidade de ingerir grandes quantidades de alimentos, indicando que essa espécie possui um sistema digestivo capaz de utilizar eficientemente uma fonte de alimento nutricionalmente pobre, como o detrito. A digestão dos detritos por peixes pode sofrer variações e as taxas de assimilação podem ser altas ou baixas dependendo da espécie, para suprir seu custo metabólico; algumas espécies precisam de uma taxa de consumo diária entre 30-70% do seu peso corporal, devido à baixa qualidade nutricional dos detritos (Yossa & Araújo-Lima, 1998).

Outra espécie estudada no trabalho de Faria & Benedito (2011), apresentou uma dieta composta principalmente por peixes, com poucas alterações temporais na dieta e sem oscilação na qualidade dos alimentos ou na digestibilidade. Os resultados desse estudo com espécies de categorias tróficas diferentes mostram que os organismos possuem adaptações relacionadas à eficiência no consumo do alimento e utilização da energia. Sendo assim, podemos sugerir, de acordo com os nossos resultados, que o tipo de alimento ingerido não interfere no acúmulo de energia no tecido muscular, que estes grupos tróficos utilizam seus recursos alimentares de maneira eficiente, independente da categoria trófica.

É importante ressaltar que os nossos resultados são relativos a um curto período do ciclo hidrológico, portanto não é possível inferir o possível efeito da sazonalidade

sobre o acúmulo de energia no corpo desses peixes ou mesmo o investimento para a formação de material genético naqueles estádios gonadais não maduros, nas duas categorias tróficas consideradas.

Por outro lado, a hipótese de diferença associada aos dois grupos tróficos foi corroborada pelos resultados dos índices de gordura cavitária e hepatossomático, propiciando um melhor entendimento do direcionamento da energia obtida através da alimentação. No presente estudo, as espécies piscívoras tiveram média de IGC e IHS maior em relação aos detritívoros, indicando um maior acúmulo de gordura cavitária neste grupo. O acúmulo de gordura na cavidade abdominal geralmente acontece antes do evento reprodutivo, logo a energia em forma de gordura presente na cavidade abdominal poderá ser direcionada para a produção de ovócitos (Wootton, 1985). Este resultado pode estar relacionado com a disponibilidade de alimento no ambiente. Para as espécies detritívoras, a disponibilidade de detrito no ambiente é alta, o que permite a tomada mais frequente de alimento, dessa maneira, há menos gasto de energia na procura por alimento, não havendo necessidade de estocar energia para esta função. O estudo de Arrington *et al.* (2002) evidenciou que os peixes detritívoros apresentaram menor proporção de estômagos vazios, indicando que os peixes que consomem alimentos com baixo conteúdo de energia metabolizável se alimentam com maior frequência para adquirir seu alimento diário, do que aqueles que consomem itens com alto conteúdo energético.

Estes resultados têm suporte nos resultados encontrados por Neves dos Santos *et al.* (2010), em estudo realizado no mesmo local, onde os autores encontraram padrão inverso entre o índice de gordura cavitária (IGC) e o índice gonadossomático (IGS) em duas espécies de piscívoros, incluindo *A. falcirostris*. Os resultados indicaram que a energia acumulada na forma de gordura cavitária era direcionada para o desenvolvimento gonadal, sendo que os maiores valores de IGC foram encontrados em indivíduos nos estádios “em maturação” e “em repouso” e nos períodos de vazante e seca. Na Amazônia, a maioria das espécies tem seu período de desova sincronizado com o início da enchente, quando a oferta de alimento é maior para larvas e jovens. Durante o período que antecede a reprodução, normalmente vazante/seca, os peixes estão estocando energia para o evento reprodutivo, a disponibilidade de alimento nesta época favorece aos piscívoros, que encontram suas presas com maior facilidade devido ao período de águas baixas. Sendo assim, a energia alocada para a reprodução pode ser

armazenada antecipadamente em períodos favoráveis e ser mobilizada mais tarde, para fornecer a energia necessária para as funções fisiológicas relacionadas à reprodução (Santos e Ferreira, 1999; Alonso-Fernández & Saborido-Rey, 2012).

Esses resultados de diferenças significativas do IGC e IHS entre as categorias tróficas também podem estar relacionado às diferenças nas estratégias reprodutivas das espécies piscívoras. O tempo de desova é uma característica importante da história de vida de um organismo, e que pode variar entre as espécies, como uma função da estratégia de alocação de energia, particularmente porque os indivíduos são influenciados pelas variações sazonais antes e durante a estação reprodutiva (Beuchel *et al.*, 2013). Entre as espécies estudadas o piscívoro *A. falcirostris* apresenta estratégia reprodutiva sazonal, que possui desova total, possivelmente utilizam o músculo e a gordura cavitária como local de estocagem, pois a transferência é lenta e previsível (sincronizada com eventos ambientais/ climáticos regulares e previsíveis), portanto, devem usar a energia estocada, para a produção de gônadas. Espécies que não dependem tão fortemente das condições sazonais e que possuem cuidado parental, como *H. malabaricus*, que pertence à estratégia em equilíbrio, possui desova parcelada e cuidado parental intensivo, necessitam de energia rapidamente acessível e cuja demanda é menos previsível. Portanto, podem estar privilegiando o fígado como local de estocagem. O fígado pode ser considerado metabolicamente ativo, um tecido de rápida transformação, com tempo de duração menor que os tecidos estruturais, como o músculo, portanto, o fígado possui um potencial de fornecer informações mais recentes em relação às reservas energéticas e de rápida assimilação, sua energia é a primeira a ser utilizada para os processos de metabolismo do corpo do organismo (Villamarín *et al.*, 2016).

Sendo assim, os organismos diferem na maneira como alocam seus recursos para a reprodução. Como exemplo, espécies que realizam migrações possuem custo energético alto e por isso, armazenam a energia antecipadamente para o evento reprodutivo, utilizando-a para a produção de ovócitos no momento da desova, estratégia conhecida como “*capital breeding*”. Por outro lado, a conexão do ciclo reprodutivo com recursos temporalmente abundantes durante o período de reprodução é caracterizada como “*income breeding*”. Nesta estratégia o desenvolvimento reprodutivo é alimentado pelos recursos disponíveis no momento da desova no peixe (Villamarín *et al.*, 2016). Em “*capital breeding*”, a energia armazenada permite que os indivíduos "prevejam" o

número potencial de ovócitos que será gerado (fecundidade determinada), essa produção é feita à custa das reservas armazenadas, levando a uma modalidade de grupos sincrônicos para o desenvolvimento dos ovócitos. Em “*income breeding*”, ao contrário, a falta de energia armazenada impede a previsão de produção de ovócitos, que são produzidos à custa do excesso de energia proveniente da alimentação constante, levando ao desenvolvimento assincrônico dos ovócitos (Alonso-Fernández & Saborido-Rey, 2012).

Hoplias malabaricus poderia estar utilizando a energia do fígado e *A. falcistrostris* a energia da gordura cavitária, considerando as variações dos valores dos índices e densidade calórica. Alguns trabalhos que avaliaram aspectos reprodutivos por meio do índice hepatossomático evidenciaram que este pode ser uma reserva de energia utilizada para a reprodução. Rodrigues *et al.* (2013), estudando fêmeas de *Percophis brasiliensis* encontraram valores elevados de IHS e o oposto em relação ao IGS durante estágio de recuperação, fase do ciclo reprodutivo em que ocorre o início do acúmulo de reservas para o próximo evento reprodutivo. Isso sugere que a diminuição desse índice durante a época reprodutiva pode ser devida a participação do fígado na disponibilização de energia para o evento reprodutivo. Em contraste, a densidade calórica do músculo dessa espécie não mostrou diferenças significativas, indicando que os indivíduos possuem uma fonte externa de energia durante a desova. Portanto, é possível que a espécie responda a uma estratégia de alocação de energia, combinando as características de “*capital breeding*” (armazena energia antes da atividade reprodutiva) e “*income breeding*” (adquire energia por alimentação ativa durante o período de desova). Os nossos resultados são corroborados por outros trabalhos que também mostraram ausência de variação na densidade calórica do músculo, indicando que possivelmente elas utilizam outras fontes de energia, como o fígado ou gordura cavitária. Grande *et al.* (2016) estudaram fêmeas de *Katsuwonus pelamis*, que apresenta recrutamento contínuo de ovócitos durante períodos de desova prolongada, que pode durar até três meses. Durante este período a atividade hepática é intensa e, após a desova, ocorre a regressão hepática, que pode estar relacionada ao fim da mesma. Espécies que utilizam estratégia de “*capital breeding*” incluem um acúmulo de reservas de gordura somática e apresentam um grande declínio nestes tecidos de armazenamento de energia durante o desenvolvimento dos ovócitos, enquanto que para as espécies que usam a estratégia

“*income breeding*” não se espera ver declínio na gordura somática, pois não devem usar esses tecidos como fonte de energia para reprodução (Beuchel *et al.*, 2013).

VII. CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente estudo permitiu verificar a existência de variação individual quanto à densidade calórica do músculo, fígado, IGC e IHS de grupos tróficos distintos. Quando adultos, não há diferença entre os grupos tróficos quanto à utilização da energia, sugerindo que estes grupos utilizam seus recursos alimentares de maneira eficiente.

Este estudo fornece evidências sobre diferenças nos mecanismos de utilização da energia do fígado para as espécies estudadas, o que pode estar associado aos diferentes tipos de estratégias reprodutivas. Portanto, são necessárias investigações da influência sazonal durante o ciclo reprodutivo destas espécies para melhor entender a dinâmica do investimento energético.

VIII. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abelha, M. C. F.; Agostinho, A. A.; Goulart, E. 2001. **Plasticidade trófica em peixes de água doce**. Acta Scientiarum, Maringá, v. 23, n. 2, p. 425-434.
- Agostinho, C. S. 2003. **Reproductive aspects of piranhas *Serrasalmus spilopleura* and *Serrasalmus marginatus* into the Upper Paraná River, Brazil**. Brazilian Journal Biology. vol.63 no.1 São Carlos Feb.
- Alonso-Fernández, A.; Saborido-Rey, F. 2012. **Relationship between energy allocation and reproductive strategy in *Trisopterus luscus***. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 416–417, 8–16.
- Arrington, D. A.; Winemiller, K. O.; Loftus, W. F.; Akin, S. 2002. **How often do fishes “run on empty”?** Ecology, 83(8), pp. 2145–2151.
- Begon, M.; Harper, J. L.; Townsend, C. R. 1990. **Ecology: Individuals, Populations and Communities**. Blackwell, Oxford. 876p
- Bleich, M. E.; Piedade, M. T. F.; Knopki, P. B.; Castro, N. G. D.; Jati, S. R.; Sousa, R. N. 2014. **Influência das condições do habitat sobre a estrutura de herbáceas aquáticas na região do Lago Catalão, Manaus, AM**. Acta Amazonica, vol. 44(4): 481 – 490.
- Beuchel, J. S.; Marschall, E. A.; Aday, D. D. **Energy allocation patterns in a multiple spawning sunfish: evidence for an income-based reproductive strategy**. Fisheries Management and Ecology, 2013, 20, 508–517.
- Brito, J. G.; Alves, L. F.; Espírito Santo, H. M. V. 2014. **Seasonal and spatial variations in limnological conditions of a floodplain lake (Lake Catalão) connected to both the Solimões and Negro Rivers, Central Amazonia**. Acta Amazonica, vol. 44(1): 121 – 134.
- Bowen, S. H.; E. V. Lutz.; M. O. Ahlgren. 1995. **Dietary protein and energy as determinants of food quality: trophic strategies compared**. Ecology 76:899–907.
- Brown-Peterson, NJ; Wyanski, DM; Saborido-Rey, F; Macewicz, BJ; Lowerre-Barbieri, SK.. 2011. **A standardized terminology for describing reproductive development in fishes**. Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science (3): 52–70.
- Calow, P. 1985. **Adaptive aspects of energy allocation**. In: Tytler, P.; Calow, P. (Ed). Fish energetics: new perspectives. London; Croom Helm. p. 1-31.
- Dourado, E. C. S.; Benedito-Cecílio, E. 2005. **Ecologia energética de peixes: influência de fatores bióticos e abióticos**. Maringá: UEM, Coleção Fundamentum v:16, 53p.
- Esteves, K. E. & Aranha, J. M. R. 1999. **Ecologia trófica de peixes de riacho**. pp. 157-182. In Caramaschi, E.P.; Mazzoni, R. & P.R. Peres-Neto (eds). Ecologia de peixes de riacho. Série Oecologia Brasiliensis, vol. VI. PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro, Brasil.
- Faria, A. C. E. A. & Benedito, E. 2011. **Quality and digestibility of food ingested by various trophic fish groups in the Upper Paraná River floodplain**. Revista Biologia Tropical (Int. Journal Tropical Biology, ISSN-0034-7744) Vol. 59 (1): 85-101.

- Folkvord, A.; Jørgensen, C.; Korsbrekke, K.; Nash, R. D. M.; Nilsen, T.; Skjaeraasen J. E. 2014. **Trade-offs between growth and reproduction in wild Atlantic cod**. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences Vol. 71.
- Garcia, D. A.; Benedito, E. 2010. **Variation in energy density of *Loricariichthys platymetopon* (Siluriformes: Loricariidae) in the upper Paraná River basin**. Neotropical Ichthyology, 8(2):321-327.
- Gaspar da Luz, K.D.; Abujanra, F.; Agostinho, A. A.; Gomes, L.C. 2001. **Caracterização trófica da ictiofauna de três lagoas da planície aluvial do alto rio Paraná, Brasil**. Acta Scientiarum Maringá, v. 23, n. 2, p. 401-407.
- Gotelli, N. J. 2009. **Ecologia**. Londrina: Ed. Planta. 288 p.
- Gotelli, N.J.; Ellison, A.M. 2011. **Princípios de estatística em ecologia**. Artmed, Porto Alegre, 1ª ed. 528 p.
- Grande, M.; Murua, H.; Zudaire, I.; Arsenault-Pernet, E. J.; Pernet, F.; Bodin, N. 2016. **Energy allocation strategy of skipjack tuna *Katsuwonus pelamis* during their reproductive cycle**. Journal of Fish Biology - 89, 2434–2448.
- Grodzinski, W *et al.* 1975. **Methods for ecological bioenergetics**. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 367 pp.
- Htun-Han, M. 1978. **The reproductive biology of the dab *Limanda limanda* (L.) in the North Sea: gonosomatic index, hepatosomatic index and condition factor**. Journal of Fish Biology, 13:369-378.
- Jobling, M. 1994. **Fish Bioenergetics**. New York: Chapman and Hall. 309p.
- Junk, W. J.; Piedade, M. T. F. 1997. **Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plants**. In: Junk, W. J. (ED) The central Amazon floodplain: ecology of a pulsing system. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 147 – 145p.
- Lizama, M. A. P.; Takemoto, R. M. 2000. **Relação entre o padrão de crescimento em peixes e as diferentes categorias tróficas: uma hipótese a ser testada**. Acta Scientiarum 22(2):455-463.
- Lowe-MacConnell, R. H. 1999. **Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais**. Tradução: Vazzoler, A. E. A. de M.; Agostinho, A. A.; Cunningham, P. T. M. São Paulo: EDUSP, 543p.
- Monteiro, V.; Benedito, E.; Domingues, W.M. 2007. **Efeito da estratégia de vida sobre as variações no conteúdo de energia de duas espécies de peixes (*Brycon hilarii* e *Hypophthalmus edentatus*), durante o ciclo reprodutivo**. Acta Scientiarum Biological. Science. Maringá, v. 29, n. 2, p. 151-159.
- Neves dos Santos, R.N. 2006. **Influência do ciclo hidrológico, maturação gonadal e categoria trófica no teor energético de peixes em uma área de várzea da Amazônia Central / Rodrigo Neves dos Santos – 74pp. Dissertação (Mestrado) -INPA/UFAM**.
- Neves dos Santos R.; Ferreira, E. J. G.; Amadio S. A. 2008. **Effect of seasonality and trophic group on energy acquisition in Amazonian fish**. Ecology of Freshwater Fish: 17: 340–348.

- Neves dos Santos, R.N.; Amadio S. A.; Ferreira, E. J. G. 2010. **Patterns of energy allocation to reproduction in three Amazonian fish species.** Neotropical Ichthyology, 8(1):155-161.
- Odum, E. P. 2001. **Fundamentos em Ecologia.** 6ª edição. Lisboa: Fundação Calouste Gulbenkian.
- Ota R. P.; Röpke C. P.; Zuanon, J. A. S.; Jégu, M. **CAP 20 Serrasalminidae. In: Peixes do rio Madeira.** Volume II. p. 14 – 45, São Paulo.
- Oyakawa O. T.; Toledo-Piza M.; Mattox G. M. T. **CAP 24 Erythrinidae. In: Peixes do rio Madeira.** Volume II. 70 – 75, p. São Paulo.
- Post, J. R.; Parkinson, E. A. 2001. **Energy allocation strategy in young fish: allometry and survival.** Ecology, 82(4), pp. 1040–1051.
- Prado, C. P. A.; Gomiero, L. M.; Froehlich, O. 2006. **Spawning and parental care in *Hoplias malabaricus* (Teleostei, Characiformes, Erythrinidae) in the Southern Pantanal, Brazil.** Brazilian Journal Biology. vol.66 no.2b São Carlos May.
- 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.
- Ricklefs, R. 2010. **Energia nos Ecossistemas.** In: RICKLEFS, R. A economia da natureza. 6ª ed. Guanabara Koogan: Rio de Janeiro. p. 484 a 505.
- Rocha, A. J. S.; Gomes, V.; Ngan, P. V.; Passos, M. J. A. C. R. 2001. **Variações na demanda de energia metabólica de juvenis de *Haemulon steindachneri* (Perciformes, Haemulidae) em função da temperatura.** Revista Brasileira de Oceanografia, 49(1/2).
- Rodrigues, K. A.; Macchi, G. J.; Massa, A.; Militelli, M. I. 2013. **Seasonal analysis of indices of females of *Percophis brasiliensis*.** Neotropical Ichthyology, 11(1):153-162.
- Santos, M. H.; Benedito, E.; Domingues, W. M. 2006. **Efeito da maturação gonadal sobre a energia dos músculos de duas espécies de piranhas do reservatório do rio Manso, Estado de Mato Grosso.** Acta Scientiarum, Maringá, v. 28, n. 3, p. 227-236.
- Santos, G.M.; Ferreira, E.J.G. 1999. **Peixes da Bacia Amazônica.** In: Lowe-McConnell, R.H. Estudos Ecológicos de Comunidades de Peixes Tropicais. Edusp, São Paulo. 366 pp.
- Santos, G. M.; Ferreira, E. J. G.; Zuanon J. A. S. 2006. **Peixes comerciais de Manaus – Manaus: Ibama/AM, ProVárzea, p. 144.**
- Stearns, S. C. 1976. **Life-history tactics: a review of the ideas.** The quarterly review of biology. Vol. 51, Nº 1.
- Toledo-Piza, M.; Barros B. S.; Iglesias J. M. P. **CAP 22 Acestrorhynchidae. In: Peixes do rio Madeira.** Volume II. 52 – 57 p. São Paulo.
- Tytler, P.; Calow, P. (Ed.) 1985. **Fish Energetics: news perspectives.** Croom Helm, Sydney, 349pp.
- Villamarín, F.; Magnusson, W. E.; Jardine, T. D.; Dominic, V.; Woods, R.; Bunn, S. E. 2016. **Temporal Uncoupling between Energy Acquisition and Allocation to Reproduction in a Herbivorous-Detritivorous Fish.** Plose One – p. 1-17.

- Valle, J. D. do. 2003. **Composição, diversidade e abundância da ictiofauna na área do Catalão, Amazônia Central**. Dissertação de mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas. 66p.
- Vari, R. P. & Röpke, C. P. 2013. **CAP 12 Curimatidae. In: Peixes do rio Madeira**. Volume I. 112 – 139 p. São Paulo.
- Vazzoler, A.E.A.M. 1996. **Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática**. Maringá: Eduem; São Paulo: SBI.
- Vismara, M. R., Benedito-Cecílio, E.; Faria, A. C. E. A. 2004. **Efeito da maturação gonadal sobre o conteúdo calórico e condição geral de peixes da planície de inundação do alto rio Paraná**. Acta Scientiarum, 26(2): 189-199.
- Winemiller, K.O. 1989. **Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments**. Oecologia, 81: 225-241.
- Wootton, R. J. 1985. **Energetics on reproduction**. 231-254 pp. In: Tytler, P. & Calow, P. (Ed.) Fish Energetics: news perspectives. Croom Helm, Sydney, 349 p.
- Wootton, R.J. 1990. **Ecology of teleosts fishes**. Chapman and Hall (London), 404 p.
- Wootton, R. J.; Smith, C. 2014. **Reproductive biology of teleost fishes**. Wileyblackwell, 499 p.
- Yossa, M. I. & Araújo-Lima, C. A. R. M. 1998. **Detritivory in two Amazonian fish species**. Journal of Fish Biology. 52, 1141-1153.
- Zar, J. H. 1996. **Biostatistical Analysis**. Prentice Hall, Englewood Cliffs. 3a edição. 662 pp.
- Zavala-Camin, L.A. 1996. **Introdução aos estudos sobre alimentação natural em peixes**. Maringá: Eduem. 129p.

APÊNDICES

Apêndice 1 – Número de exemplares adultos (A), comprimento padrão mínimo, máximo e médio \pm dp (mm) e valores de L_{50} (mm) para cada espécie coletada no lago Catalão em 2015 e 2016.

Espécie	Categoria Trófica	N (A)	Cp Mín. Máx e Médio \pm dp (mm)	L_{50} (mm)
<i>A. falcirostris</i>	Piscívoro	56	PA - 155 – 295 (180 \pm 45)	195
<i>H. malabaricus</i>	Piscívoro	22	200 – 300 (207 \pm 48)	150
<i>Serrasalmus</i> sp.n.	Piscívoro	16	115 – 167 (141 \pm 48)	118
<i>C. meyeri</i>	Detritívoro	20	135 – 175 (141 \pm 27)	76
<i>P. rutiloides</i>	Detritívoro	49	102 – 156 (117 \pm 18)	92
<i>P. latior</i>	Detritívoro	21	145 – 205 (179 \pm 17,5)	144