

**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA**

**Programa de Pós-Graduação em Ecologia – PGECO**

**O PAPEL DA ALÇA MICROBIANA NA DINÂMICA TROFICA DE UM LAGO  
DE VÁRZEA NA AMAZÔNIA CENTRAL**

**Pedro Ramón Caraballo Gracia**

Tese apresentada ao Programa de pós-graduação em Ecologia, como requisito para obtenção do título de Doutor em Biologia (Ecologia).

**Manaus - Amazonas**

**Março de 2010**

**Pedro Ramón Caraballo Gracia**

**O PAPEL DA ALÇA MICROBIANA NA DINÂMICA TRÓFICA DE UM LAGO  
DE VÁRZEA NA AMAZÔNIA CENTRAL**

**Orientador: Bruce, R. Forsberg, Ph. D.**

**Co-Orientador: Rosseval Galdino Leite. Dr.**

Tese apresentada ao Programa de pós-graduação em Ecologia, como requisito para obtenção do título de Doutor em Biologia (Ecologia).

**Manaus - Amazonas**

**Março de 2010**

## FICHA CATALOGRÁFICA

C257 Caraballo, Pedro

Papel da alça microbiana na dinâmica trófica de um lago de várzea na Amazônia / Pedro Caraballo.--- Manaus : [s.n.], 2010.

xiv, 211f. : il.

Tese (doutorado)-- INPA, Manaus, 2010

Orientador : Bruce Rider Forsberg

Co-orientador : Rosseval Galdino Leite

Área de concentração : Ecologia

1. Catalão, Lago ( AM) – Redes tróficas. 2. Isótopos estáveis.

3. Bactérias heterotróficas. 4. Alça microbiana. 5. Zooplâncton.

6. Carbono. 7. Fitoplâncton. I. Título.

CDD 19. ed. 574.52632

## SINOPSE

Amostras de fitoplâncton, zooplâncton, larvas de peixes, detritos e bactérias heterotróficas nas regiões litorânea, pelágica e de macrofitas aquáticas foram analisadas quanto à sua composição isotópica de carbono e nitrogênio. A visão integrada desses componentes da rede trófica foi usada para determinar o papel das bactérias heterotróficas no fluxo de carbono no lago Catalão, um lago inundado de forma alternada pelos rios Negro e Solimões.

**Palavras-chave:** Isótopos estáveis, microbial loop, zooplâncton, clorofila-a, detritos, bactérias heterotróficas, friagem.

Para Pedro José e Luis Alfredo,  
uma pequena amostra de amor e amizade.

## AGRADECIMENTOS

A Luis Alfredo, Pedro José e a Luty. Compartilhar de perto com vocês o cotidiano da casa, escola e Inpa, foi sem dúvida a melhor parte desses três anos. Sei que sacrificaram algumas coisas para me acompanhar nessa loucura de homen velho e sou muito grato por isso.

Ao Bruce R. Forsberg, pela confiança que me deu e a possibilidade de ver através das conversações, a importância real do nosso trabalho e do cientista. Sei que a liberdade de fazer tudo o que eu considere bom foi aparente, porque sempre tive que apresentar bons argumentos, mas liberdade é algo que agente adora. Trabalhei forte para lograr ser o colega que Vc estava procurando e não só o aluno. O tempo dirá se tenho essa honra.

A Rosseval Galdino Leite pelo seu apoio e amizade. Sua presença e disposição de ajuda na chegada da família a Manaus, agente nunca vai esquecer.

A Eloy e Julieta, que fizeram de novo, muito agradável nossa vida em Manaus. Bom mesmo saber que há amigos, no outro lado da linha telefônica, sempre dispostos “pa’ la que sea”.

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia pela estrutura física e a possibilidade de ter num espaço reduzido, a maior concentração regional de pesquisadores de alto nível, sempre dispostos a escutar e oferecer uma opinião quando consultados.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES e a FAPEAM, pela bolsa de estudos. Ao Jorge Porto pela sua diligência na procura dessa bolsa da Capes.

A Universidad de Sucre por ter me concedido uma comissão de estudos de três anos e três meses.

Ao Curso de Ecologia. A Claudia Keller pela sua resposta imediata às dúvidas frequentes dos alunos e seu empenho em levar o Curso de Ecologia ao máximo nível da Capes. A Beverly e Rosi na Secretaria do Curso. Muito obrigado.

Ao Gonçalo Ferraz por seu extraordinário curso de Ecologia de Populações. Ao Bill Magnuson pelo seu curso de Estatística e Delineamento Amostral, que é uma maravilhosa entrada ao universo do ceticismo científico. A Flavia Costa pelo *recorderis* sobre o que a responsabilidade acadêmica é.

A Coordenação de Pesquisas em Biologia Aquática pelo apoio em Manaus e no lago Catalão. Otacyr e Miguel, mais uma vez muito obrigado!

Ao velho amigo Assad Darwich (o grande Mestre), que não muda nada com os anos: isso acontece quando se é gente séria. Agradeço a sua equipe de trabalho no laboratório de limnologia do Inpa: André, Janaina, Josedec e Ze Carlos.

Ao pessoal do laboratório de Ictioplancton: Jose Wagner, Mary Cleia, Alessandra, Eduardo, Carlos, Luciane e Gabriel. Uma pena não ter podido compartilhar mais tempo com vcs.

Ao Edinaldo Nelson da Silva (o grande Aurelio) e o pessoal do laboratório de Plancton no BADPI. A Fabiane Almeida que fez tudo que foi possível por me envolver nas teias da análise multivariada.

A Fabio Roland, Nathan Barros, Lucia Lobão, Raquel Mendonça e Simone Cardoso do laboratório de Ecologia Aquática da Universidade Federal de Juiz de Fora, pelo apoio e amizade.

A Elsa Hardy, minha Orientadora, que ajudou para conseguir nos primeiros meses uma bolsa do Banco Real, com a única condição de fazer um bom trabalho. Isso é coisa de mãe mesmo!

A minha mãe e irmãos na Colômbia, que sempre ficaram apoiando a nossa estadia em Manaus, incluso economicamente quando foi necessário. Agradeço especialmente a meu irmão e amigo Luis Rafael, pelo seu exemplo de rigor científico, dedicação e princípios.

Aos amigos brasileiros André, Ladislau, Minhoca, Duka, Rosy, Chiquita, Carol, Emanuel, Marta, Alessandra. Agradeço especialmente a amiga Jessica Cancelli pelo seu empenho em melhorar meu português. Muito obrigado a todos.

Ao Professor Jansen Zuanon, que percebeu a importância da descrição da friagem neste estudo: se todos fossem como Vc, o mundo inteiro só trabalharia.

Aos amigos da República Sbornia em BH. Tempo maravilhoso esse compartilhado com Eliécer, Guilherme-Chris e Felipe. Foi o maior acerto, procurar uma vaga num apto de estudantes de Ciências Sociais, durante o período de estudo de Ecologia de Comunidades na UFMG. Galo!!

Aos amigos colombianos em Manaus: Alonso, Walfran, Alex, Sergio, Camilo, Jaime, Juvenal, Ignacio, Rafael e Mauricio. A Mireya Eugenia, que mesmo em Brasília, sempre esteve pronta para ajudar no que foi necessário, até respondendo mensagens “agoniados” de um aluno com problemas.

Aos amigos que ficaram na Colombia e sempre estiveram acompanhando: Samira Patricia, Gabriel Jaime, Astrid del Carmen, Nando, Javier, Luz Mercedes, Mario, Alcides, Catalina, Ruht e Rafael José desde Florida.

Aos novos amigos da Universidad Nacional em Leticia, especialmente Santiago e a “super” Sandra Karina. Acredito que faremos muitas e boas coisas na ecologia aquática no futuro próximo.

## RESUMO GERAL

O objetivo desta pesquisa foi determinar o papel da alça microbiana no fluxo de carbono de um lago de várzea na Amazônia Central, durante o período de novembro de 2007 até dezembro de 2008. O lago Catalão, localizado na área de confluência dos rios Negro e Solimões, frente da cidade de Manaus, foi pesquisado na dinâmica da coluna de água e a estrutura da rede trófica microbiana. O lago é influenciado pelo rio Negro no início da inundação e pelo Solimões no final da enchente e a cheia, pelo que o lago é caracterizado como sendo de águas mistas. A condutividade elétrica, temperatura e oxigênio dissolvido na coluna de água foram monitorizados metro a metro a cada seis horas em períodos de 24 horas, no intuito de ter um referente abiótico na análise dos dados biológicos. Através da análise de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio ( $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ ) foram analisadas a distribuição sazonal e espacial do fitoplâncton, zooplâncton, larvas de peixes, insetos e detritos nas regiões litorânea, pelágica e de macrófitas aquáticas. O lago apresentou forte estratificação térmica na enchente e vazante, e instabilidade na seca e cheia. Na seca a mistura da coluna de água ocorreu pela força do vento e na cheia por efeito da “friagem”, um fenômeno climatológico de caráter continental, que produz inversão da coluna de água nos corpos de água da Amazônia. Os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  dos componentes da rede trófica microbiana foram usados para determinar o papel das bactérias heterotróficas no fluxo de carbono no lago. A análise geral dos resultados sugere uma mínima participação da alça microbiana no fluxo de carbono para os níveis tróficos superiores.

## ABSTRACT

During the hydrologic year of 2007-2008, the lago Catalão, a floodplain lake which is influenced by two of the world's largest rivers (Solimões and Negro), was studied in terms of the dynamic of water column and the trophic dynamic of the microbial food web. At the beginning of the flood the lago Catalão is influenced by the rio Negro and at the end of this period and during the flooded by the Solimões. This hydrologic condition characterize the lake as being of mixed waters. The water column was monitored monthly every meter until the bottom in periods of 24 hours, in terms of electric conductivity, water temperature and dissolved oxygen, with the intention of having abiotic information for the analyses of the biological data. The lake presented strong thermal stratification during the water level increase and diminish periods, and instability in the dry and flooded period. During the dry season the mixture of the water column occurs by the force of the wind and during the flood by the simultaneous effect of wind and low temperature, which is called as "friagen", a climatological phenomenon of continental character, that induces an inversion of the water column in the Amazon lakes. In biological terms, the isotopic values of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  from phytoplankton, zooplankton, fish larvae, insects and detritus was studied in the littoral, pelagic and aquatic macrophytes regions. A general vision of the components from the microbial food web was used to determine the role of the heterotrophic bacteria in the lake's carbon flow. The results suggest a low participation of the microbial loop in the flow of carbon to the higher trophic levels.

## SUMARIO

RESUMO GERAL.....	vii
ABSTRACT .....	viii
INTRODUÇÃO GERAL.....	1
OBJETIVO DA PESQUISA.....	4
CAPITULO 1. Uso de Isótopos Estáveis de Carbono e Nitrogênio nos Estudos de Ecologia Aquática .....	5
CAPITULO 2. C Variação diária da temperatura, condutividade elétrica e oxigênio dissolvido na coluna de água em um lago da Amazônia Central: descrição de um fenômeno de friagem. ....	31
CAPITULO 3. Variação sazonal da distribuição e composição isotópica do fitoplâncton no lago Catalão, Amazônia Central, Brasil.....	78
CAPITULO 4. Variação na abundancia e composição isotópica do zooplâncton no lago Catalão, Amazônia Central: implicações para a dinâmica trófica da comunidade planctônica.....	112
CAPITULO 5. Crescimento populacional e análise isotópica de <i>Diaphanosoma spinolosum</i> e <i>Ceriodaphnia cornuta</i> (Crustacea: Cladocera), alimentadas com diferentes frações de seston natural. ....	151
CAPITULO 6. O papel trófico das bactérias heterotróficas no lago Catalão (AM, Brasil), através da análise dos isótopos estáveis de carbono e nitrogênio. ....	175
CONCLUSÕES GERAIS .....	209
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	212

## LISTA DE TABELAS

### CAPITULO 2

Tabela 1: Resultados da ANOVA: análise da influência da hora do dia para cada mês sobre a variância da temperatura, oxigênio dissolvido e condutividade elétrica no lago Catalão. Resultados significativos ( $p < 0.05$ ) em negrito..... 69

Tabela 2: Resultados do teste de Tukey: hora do dia do mês onde foram encontradas diferenças significativas em temperatura, oxigênio dissolvido e condutividade no lago Catalão. .... 70

Tabela 3: Resultados da ANOVA: análise da influência do mês na variância da temperatura, oxigênio dissolvido e condutividade no lago Catalão. Resultados significativos ( $p < 0.05$ ) em negrito. .... 71

Tabela 4: Resultados do teste de Tukey: combinações de meses para os que foi achada diferença significativa em temperatura, oxigênio dissolvido e condutividade elétrica no lago Catalão. .... 72

### CAPITULO 4

Tabela 1. Valores médios e desvio padrão da abundância dos isótopos de carbono e nitrogênio em grupos específicos de zooplâncton no lago Catalão, entre os meses de dezembro de 2007 e novembro de 2008..... 139

### CAPITULO 5

Tabela 1. Características básicas do seston usado como alimento no experimento. Pigmentos totais nas frações de tamanho, sua participação percentual por fração e os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ . .... 162

Tabela 2. Valores dos parâmetros populacionais de *D. spinolosum*, alimentadas com três frações de seston:  $<10\ \mu\text{m}$ ,  $<30\ \mu\text{m}$  e  $<60\ \mu\text{m}$ , no lago Catalão, AM. Indivíduos por litro (Ind./L), percentagem de fêmeas ovadas (% ovadas), fecundidade (Ovos/ fêmea ovada), tamanho dos indivíduos ( $\mu\text{m}$ ) e a taxa de crescimento populacional ( $r = \text{ind./dia}$ ). Sd é o desvio padrão. .... 162

Tabela 3. Parâmetros populacionais de *C. cornuta*, que teve acesso a três frações de seston:  $<10\ \mu\text{m}$ ,  $<30\ \mu\text{m}$  e  $<60\ \mu\text{m}$ , no lago Catalão, AM. Indivíduos por litro (Ind./L), percentagem de fêmeas ovadas (% ovadas), fecundidade (Ovos/ fêmea ovada), tamanho dos indivíduos ( $\mu\text{m}$ ) e a taxa instantânea de crescimento populacional ( $r = \text{ind./dia}$ ). Sd é o desvio padrão. .... 163

Tabela 4. Valores médios e desvio padrão do  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  do seston e de todos os organismos no final dos nove dias de crescimento populacional. .... 165

## LISTA DE FIGURAS

### CAPITULO 2

Figura 1. Mapa da região incluindo a zona do lago Catalão (área no círculo) e a cidade de Manaus, AM., Brasil. 3°10'04"S e 59°54'45"O. (modificado de Neves dos Santos et al., 2007) Lago Catalão. .... 73

Figura 2: Variação diária na distribuição vertical da temperatura no lago Catalão durante : A) Novembro; B) Fevereiro; C) Março; D)Abril; E) Maio e F) Agosto. .... 73

Figure 3: Variação diária na distribuição vertical do oxigênio dissolvido no lago Catalão durante : A) Novembro; B) Fevereiro; C) Março; D)Abril; E) Maio e F) Agosto. .... 73

Figure 4: Variação diária na distribuição vertical da condutividade elétrica no lago Catalão durante: A) Novembro; B) Fevereiro; C) Março; D)Abril; E) Maio e F) Agosto. .... 73

### CAPITULO 3

Figura. 1. Mapa da região incluindo a zona do lago Catalão e a cidade de Manaus, AM. (modificado de Neves dos Santos et al., 2007). .... 106

Figura 2. Media da condutividade elétrica (barras) em toda a coluna de água da região pelágica e media da profundidade da água no rio Negro (linha), no período de novembro de 2006 até dezembro de 2007..... 107

Figura. 3. Concentração mensal de pigmentos totais em amostras filtradas com rede de 60 µm nos três ambientes estudados no lago Catalão: Pelágico (gris), Litorânea (negro) e Macrófitas (ponteadas) VS a profundidade do lago Catalão (linha com □). .... 108

Figura.4. Concentração média de clorofila total nas frações <10 µm, <30 µm e <60 µm nas três regiões estudadas. .... 109

Figura 5. Aporte percentual das frações de tamanho na clorofila total nos três ambientes. A, litorânea, B, pelágica e C, macrófitas. .... 110

Figura. 6. A e B. Comportamento mensal do  $\delta^{13}\text{C}$  ‰ (A) e  $\delta^{15}\text{N}$  (B) nos três ambientes estudados no lago Catalão. Mac: ponteadas, Lit: negro, Pel: gris..... 111

### CAPITULO 4

Fig. 1 Mapa da região do Lago do Catalão, AM. A área do lago esta no círculo, 3°10'04"S e 59°54'45"O. (modificado de Neves dos Santos et al. 2007)..... 140

Fig. 2 Variação da profundidade do lago (linha negra) e da transparência da água (linha vermelha descontinua) medida com o disco de Secchi no lago Catalão, entre outubro de 2007 e dezembro de 2008.....	140
Fig. 3 Abundancia relativa dos três grupos de zooplâncton estudados nos diferentes compartimentos ecológicos do lago Catalão. Cladocera (negro), Copepoda Calanoida (gris) e Ciclopoida (marrom) .....	140
Fig. 4 A, B e C. Abundancia relativa do mesozooplâncton no lago Catalão nos meses de dezembro de 2007 até novembro de 2008. A, corresponde à região litorânea, B pelágica e C, macrófitas aquáticas .....	140
Fig. 5 Comportamento da média e desvio padrão do $\delta^{13}\text{C}$ do zooplâncton nas regiões litorânea ( $\square$ , linha vermelha), Pelágica ( $\bullet$ , linha verde) e de Macrófitas ( $\Delta$ , linha azul) no lago Catalão durante o ano hidrológico de dezembro de 2007 até novembro de 2008. $\delta^{13}\text{C} \text{ ‰ Lit: F(11;24) = 28,1024; p = 0,0000; } \delta^{13}\text{C} \text{ ‰ Pel: F(11;24) = 38,7524; p = 0,0000; } \delta^{13}\text{C} \text{ ‰ Mac: F(11;18) = 25,5828; p = 0,000000010}.....$	140
Fig. 6 Comportamento da média e desvio padrão do $\delta^{15}\text{N}$ do zooplâncton nas regiões litorânea ( $\square$ , linha vermelha), Pelágica ( $\bullet$ , linha verde) e de Macrófitas ( $\Delta$ , linha azul) no lago Catalão durante o ano hidrológico de dezembro de 2007 até novembro de 2008. $\delta^{15}\text{N} \text{ ‰ Lit: F(11;24) = 22,806; p = 0,0000; } \delta^{15}\text{N} \text{ ‰ Pel: F(11;24) = 24,3774; p = 0,0000; } \delta^{15}\text{N} \text{ ‰ Mac: F(11;18) = 23,983; p = 0,00000002}.....$	140
Fig. 7 Comportamento da média e desvio padrão $\delta^{13}\text{C}$ nas regiões litorânea ( $\square$ , linha vermelha), Pelágica ( $\bullet$ , linha verde) e de Macrófitas ( $\Delta$ , linha azul) no lago Catalão durante a seca (S), enchente (E), cheia (Ch) e vazante (V). ( $\delta^{13}\text{C} \text{ ‰ Lit: F(3;32) = 18,2673; p = 0,0000004; } \delta^{13}\text{C} \text{ ‰ Pel: F(3;32) = 3,9016; p = 0,0175; } \delta^{13}\text{C} \text{ ‰ Mac: F(3;26) = 0,7273; p = 0,5450}.....$	140
Fig. 8 Comportamento da média e desvio padrão do $\delta^{15}\text{N}$ nas regiões litorânea ( $\square$ , linha vermelha), Pelágica ( $\bullet$ , linha verde) e de Macrófitas ( $\Delta$ , linha azul) no lago Catalão durante a seca (S), enchente (E), cheia (Ch) e vazante (V). ( $\delta^{15}\text{N} \text{ ‰ Lit: F(3;32) = 4,382; p = 0,0108; } \delta^{15}\text{N} \text{ ‰ Pel: F(3;32) = 3,5884; p = 0,0242; } \delta^{15}\text{N} \text{ ‰ Mac: F(3;26) = 2,255; p = 0,1057}.....$	141
Fig. 9 Relação entre o $\delta^{15}\text{N}$ e o $\delta^{13}\text{C}$ das possíveis fontes de alimentação do zooplâncton no lago Catalão e do zooplâncton mesmo durante o período de dez de 2007 até novembro de 2008 .....	141

## CAPITULO 5

Figura 1. Valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  para as duas espécies e o seston nas diferentes faixas de tamanho empregadas para sua

alimentação. Ds, Cc e Se são <i>Diaphanosoma spinolosum</i> , <i>Ceriodaphnia cornuta</i> e seston respectivamente. Os valores de 60,30 e 10 são as diferentes frações de tamanho do seston usadas como alimento. ....	165
 CAPITULO 6	
Figura 1. Mapa da região do Lago do Catalão, AM. A área do lago esta no circulo. (modificado de Neves dos Santos et al., 2007) .....	201
Figura 2. Variação da profundidade do lago (linha negra) e da transparência da água (linha vermelha descontinua) medida com o disco de Secchi no lago Catalão, entre outubro de 2007 e dezembro de 2008. ....	202
Figura 3. Valores médios do COD nas regiões litorânea (negro), pelágica (gris) e de macrófitas aquáticas (branca), nos quatro períodos limnológicos entre dezembro de 2007 e novembro de 2008, confrontados com a profundidade (linha) média no lago Catalão. ....	203
Figura 4. Valores médios do $\delta^{13}\text{C}$ das bactérias heterotróficas, entre dezembro de 2007 e novembro de 2008 no lago Catalão. ....	204
Figura 5. Valores médios do $\delta^{15}\text{N}$ das bactérias heterotróficas, entre dezembro de 2007 e novembro de 2008 no lago Catalão nas três regiões estudadas (litorânea: vermelha; pelágica: verde e macrófitas aquáticas: azul). ....	205
Figura 6. Comportamento do $\delta^{13}\text{C}$ nos quatro períodos de estudo (E: enchente; Ch: cheia; V: vazante e S: seca) nas três regiões (litorânea: negra; pelágica: gris e macrófitas aquáticas: branca) entre dezembro de 2007 e novembro de 2008. ....	206
Figura 7. Comportamento do $\delta^{15}\text{N}$ nos quatro períodos de estudo (E: enchente; Ch: cheia; V: vazante e S: seca) nas três regiões (litorânea: negra; pelágica: gris e macrófitas aquáticas: branca) entre dezembro de 2007 e novembro de 2008. ....	207
Figura 8. Relação entre os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ das bactérias heterotróficas com seus possíveis consumidores e fontes de energia, no lago Catalão durante o período de dezembro de 2007 até novembro de 2008. ....	208

## INTRODUÇÃO GERAL

Nos estudos ecológicos realizados em lagos tropicais de inundação, as cadeias tróficas tem sido apresentadas de duas formas. Uma curta, baseada no fitoplâncton, com pouca ou nenhuma participação das bactérias e protozoários e outra mais longa, que inclui mais um elo, representado por bactérias e protozoários e pelo processo ligado a eles: a alça microbiana. Esta dualidade foi estabelecida através de inferências de trabalhos que tiveram outros objetivos diferentes da avaliação do papel a alça microbiana, apesar de estudarem cadeias tróficas, e porque consideraram como equivalentes o consumo e a assimilação, o que não é correto. Neste contexto caberia perguntar, se o carbono incorporado à matéria orgânica pelos consumidores passa pelo alça microbiana antes de chegar até níveis tróficos superiores no lago Catalão, um lago de várzea na Amazônia Central. A resposta a esta pergunta é a base para entender a dinâmica trófica desse ecossistema, e desta forma, dos processos produtivos como a produção pesqueira regional, que é representada principalmente por peixes detritívoros. A determinação da importância a alça microbiana nas cadeias alimentares deste corpo de água representa um passo fundamental na busca do entendimento do comportamento da rede trófica e sua dinâmica, porque complementa a visão geral do fluxo de carbono, hoje incompleta. Nesse sentido, a análise da proporção de isótopos estáveis de carbono ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) é uma técnica que pode ser empregada para definir se a cadeia trófica estudada, inclui as bactérias e protozoários presentes no lago como um elo. Já o  $\delta^{15}\text{N}$  permite inferir, baseado no processo de fracionamento trófico, o nível trófico dos organismos envolvidos. Uma breve revisão bibliográfica neste sentido é apresentada no Capítulo 1.

Descrições das redes tróficas são muito criticadas por serem incompletas na medida em que não incluem todas as espécies nem todas as relações tróficas existentes, além de geralmente ignorarem a variabilidade espacial e temporal dos ecossistemas, que no caso dos lagos de inundação é um fenômeno complexo associado com o pulso de inundação, como é discutido no Capítulo 2. No entanto, trata-se de uma estratégia que permite apresentar uma visão inicial do sistema, da mesma forma que uma curva de acumulação de espécies, que precisa ser ajustada com o tempo. Assim, na intenção de proteger e manejar um recurso tão importante como a produção pesqueira do Amazonas, o conhecimento dos processos que permitem a acumulação de biomassa ictica, é fundamental para estabelecer programas de proteção e manejo das espécies e sistemas, respectivamente.

Pelo que foi exposto acima, a definição e posterior interpretação das redes tróficas que descrevem o fluxo de carbono, são importantes para definir quais são os ambientes envolvidos nos ecossistemas aquáticos, que suportam a produção pesqueira. Isto é especialmente válido quando existem fontes autótrofas de carbono tão diversas como fitoplâncton, macrófitas aquáticas, floresta inundada e perifiton (sem avaliar ainda fontes quimioautotróficas e metanogênicas), com participação variável ao longo do ano. O estudo do papel da alça microbiana na cadeia trófica de um lago de várzea amazônico tem então um interesse científico definido, porque oferecerá informação que ajudará a entender o funcionamento da rede trófica que serve de suporte a um ecossistema natural tão importante quanto os lagos de várzea.

Um aspecto fundamental de qualquer rede trófica, está representado pelas fontes de produção primária que dão suporte aos consumidores, sendo particularmente importante a participação do fitoplâncton como é apresentado no Capítulo 3. A participação das bactérias e protozoários nos ecossistemas aquáticos tem sido apresentada como relevante por alguns pesquisadores na Amazônia Central, porém baseados na análise do conteúdo estomacal de larvas e alevinos de peixes, o que não representa exatamente assimilação, e conseqüentemente apenas inferências podem ser feitas nesse sentido. Por isso, é necessário definir a participação destes organismos no fluxo de carbono, na medida em que podem representar a via de incorporação de matéria orgânica das plantas C4 em decomposição e os detritos alóctones, que entram no lago durante o período de enchente.

A análise da abundância dos isótopos estáveis de carbono e nitrogênio, através da espectrometria de massas, foi a ferramenta empregada para definir o papel da alça microbiana no lago Catalão. Plantas aquáticas, perifiton, detritos, fitoplâncton, bactérias, fitoplâncton, zooplâncton (Capítulos 4 e 5) e larvas de peixes foram analisadas para definir seu sinal isotópico e depois foram comparados entre si e com as fontes autótrofas de energia, para definir a origem do carbono. Este método é baseado no fato que os componentes de uma cadeia alimentar refletem o sinal isotópico das suas fontes de energia. Desta forma, o nível de seleção dos isótopos leves no metabolismo, chamado de discriminação isotópica, traz como conseqüência que os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  sejam maiores no consumidor que na presa, o que serve para definir o passo de um nível trófico para outro.

Em síntese, definir a participação da alça microbiana na dinâmica trófica de um lago de várzea representa a possibilidade de entender as cadeias tróficas microbianas

desses ecossistemas e se constitui numa ferramenta poderosa para estabelecer as rotas tróficas que determinam a produção pesqueira regional (Capítulo 6).

Pesquisas específicas sobre fluxo de carbono em ecossistemas aquáticos do Amazonas apontam o fitoplâncton como fonte principal de carbono, mas há evidências de que bactérias e protozoários são consumidos pelo zooplâncton e larvas de peixes, o que representaria uma rota alternativa para o detrito até os níveis tróficos superiores. A hipótese nula deste trabalho, baseada na bibliografia geral, é que o alça microbiana representa uma via para o fluxo de carbono até os níveis tróficos superiores.

## **OBJETIVO DA PESQUISA**

Determinar, através da análise da abundância de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio dos principais componentes da rede trófica planctônica, o papel da alça microbiana no fluxo de carbono de um lago de várzea na Amazônia Central.

## **CAPITULO 1. Uso de Isótopos Estáveis de Carbono e Nitrogênio nos Estudos de Ecologia Aquática**

## USO DE ISÓTOPOS ESTÁVEIS DE CARBONO E NITROGÊNIO NOS ESTUDOS DE ECOLOGIA AQUÁTICA

*Use of stable isotope of carbon and nitrogen for aquatic ecology studies*

Caraballo, P. No prelo. Uso de isótopos estables de carbono y nitrógeno en los estudios de ecología acuática. Boletín Científico del CIOH, Cartagena,Colômbia. [www.cioh.org.co](http://www.cioh.org.co)

Pedro Caraballo<sup>1-2</sup>

1. Pós-graduação em Ecologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brasil.
2. Universidad de Sucre, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Sincelejo, Colombia.

Autor para correspondencia: Pedro Caraballo, [caraballo7@yahoo.com](mailto:caraballo7@yahoo.com)

## RESUMO

Uma curta revisão bibliográfica sobre o uso dos isótopos estáveis de carbono e nitrogênio nos estudos de ecologia aquática, com ênfase nos ecossistemas lacustres é apresentada. A premissa básica da revisão vem dos trabalhos realizados nos ecossistemas aquáticos amazônicos, nos quais o fluxo de carbono até os níveis tróficos superiores nas redes tróficas aquáticas, é apresentado de duas formas básicas: Uma curta, baseada na produção fitoplanctônica, conhecida como da herbivoria, e outra mais comprida, que inclui além das bactérias, protozoários e o processo denominada alça microbiana, chamada rede trófica microbiana. Incluir esta outra cadeia nos estudos de redes tróficas complementa a visão geral das redes tróficas aquáticas, hoje limitadas nesse aspecto. Nesse sentido, a análise da abundância natural dos isótopos estáveis de carbono e nitrogênio, é uma técnica que permite definir o papel dos grupos tróficos que integram as redes tróficas aquáticas. A proporção dos isótopos de carbono define a fonte autótrofa e a proporção dos isótopos de nitrogênio permite inferir, baseados no processo de fracionamento trófico, o nível trófico dos organismos estudados.

## ABSTRACT

A short bibliographical revision on the use of the stable isotope of carbon and nitrogen in the studies of aquatic ecology, with emphasis in the lacustrine ecosystems is presented. The basic premise of the revision comes from the works realized in the Amazonian aquatic ecosystems, where two distinct pathways of carbon flow are currently recognized in pelagic aquatic food webs: a short pathway initiating with live phytoplankton and a longer chain, which also includes bacteria, protozoan, and other organisms in the microbial loop, referred to collectively as the microbial food web. Considering the microbial loop supplements the current vision of aquatic food webs, which continues deficient in this respect. The analysis of natural abundances of the stable isotopes of carbon and nitrogen in aquatic organisms can provide insight into the role of each trophic group that integrates the aquatic food web. The proportion of isotopes of carbon indicates the autotrophic energy source of an organism while proportion of nitrogen isotopes, altered by trophic fractionation, indicates its trophic level.

## USO DE ISÓTOPOS ESTÁVEIS DE CARBONO E NITROGÊNIO EM ESTUDOS DE ECOLOGIA AQUÁTICA

### Introdução

Em geral a forma mais elemental e efetiva de visualizar uma comunidade é através das redes tróficas que a constituem (1). Esta estratégia evidencia relações básicas como a herbivoria e a predação, mas também negativa porque trivializa (como conseqüência de agrupar organismos diferentes) relações complexas, que podem ser assumidas como estáticas, quando na realidade são altamente dinâmicas (2). Uma alternativa então é definir claramente os limites da representação, ressaltando possíveis relações de ciclagem, canibalismo e omnivoria, assim como o período para o qual se apresenta como válida. Desta forma, a representação gráfica das relações tróficas em uma comunidade pode ser uma ferramenta efetiva para o manejo e controle dos ecossistemas aquáticos.

Uma vez assumida a tarefa de estudar as relações tróficas em uma comunidade, é necessário estabelecer a estratégia básica de estudo, que pode ser a análise do conteúdo estomacal ou das abundancias naturais dos isótopos estáveis nos organismos estudados. A primeira permite definir o que foi ingerido pelo organismo, entanto que possa ser identificado (tarefa difícil e as vezes impossível). Uma dificuldade adicional vem do fato de, alguns itens alimentares serem assimilados mais rapidamente que outros, pelo que podem ser subestimados nas análises. A segunda forma de estudo, que representa o tema central desta revisão, é o uso da abundancia natural dos isótopos estáveis de carbono y nitrogênio, como traçadores do fluxo de energia em uma comunidade (2).

Basicamente a análise da abundancia do carbono 13 ( $\delta^{13}\text{C}$ ), permite definir qual é a fonte original do carbono presente em um organismo. De fato, é graças a essa técnica, que hoje sabemos que a maioria das populações humanas usa como fonte primaria de energia, o carbono proveniente das gramíneas (C4), no que foi definido por Nardoto *et al* (3) como "supermarket diet" e só algumas pequenas populações isoladas, tem como fonte de energia as plantas tipo C3. Por outro lado, a análise do nitrogênio 15 ( $\delta^{15}\text{N}$ ), permite

definir os diversos passos (níveis tróficos) pelos que a energia passa até chegar no topo da cadeia (2).

No contexto atual da ecologia aquática, no qual uma visão holística dos ecossistemas é imperativa, a aplicação da técnica de isótopos estáveis tem se consolidado como uma área específica, definida como ecologia isotópica, que tem diversas aplicações. Problemas de contaminação podem ser detectados e, o que é mais interessante, resolvidos na medida em que se pode agir diretamente sobre o grupo ou nível trófico que representa o problema principal.

Com base no anterior, se apresenta esta breve revisão sobre uma das áreas de trabalho em ecologia aquática de maior crescimento nas últimas duas décadas. Evitando o esquema tradicional de uma abordagem por grupos tróficos, optei por uma apresentação mais funcional, sinalando primeiro as características das cadeias e redes tróficas, passando logo à parte teórica e metodológica da ecologia isotópica, para terminar depois com algumas explicações e sugestões para a análise dos dados.

### **Cadeias e Redes Tróficas**

Da forma como seja considerada a comunidade planctônica em um ecossistema, vão depender o enfoque inicial e as técnicas de estudo requeridas. Incluir ou não as bactérias e protozoários em um mesmo grupo com o fitoplâncton e zooplâncton, define estudar ou não a cadeia trófica do detrito, que funciona simultaneamente com a cadeia trófica da herbivoria no fluxo de carbono, constituindo uma rede trófica planctônica como proposto por Porter (1). Implica também que outras técnicas como microscopia de epifluorescência, avaliação de lipídeos nos organismos, análises estequiométricas e de isótopos estáveis, tenham que ser empregadas adicionalmente às contagens tradicionais usando microscopia ocular.

O comprimento das redes tróficas, definido como o número de níveis tróficos existentes, é uma característica ecológica importante das comunidades (2). Determina a estrutura da comunidade e nesse sentido, as funções ecossistêmicas e as concentrações de contaminantes nos predadores terciários. Em geral considera-se que o tamanho da rede pode ser função da produtividade, do tamanho do ecossistema ou de uma combinação de tamanho

e produtividade. Pesquisas recentes, entretanto, demonstram que o tamanho da rede trófica se incrementa com o tamanho do ecossistema (2).

Historicamente o plâncton, constituído pelo fitoplâncton e zooplâncton, ocupou papel central nos estudos de ecologia aquática. Esse princípio básico da ecologia do plâncton sofre seu primeiro impacto, quando ao processo de decomposição da matéria orgânica por parte das bactérias, descrito por Lyndeman (4), se lhe confere um papel central no estudo do metabolismo dos ecossistemas aquáticos. Posteriormente, Pomeroy (5) apresentou o processo de ciclagem da matéria orgânica dissolvida nas cadeias tróficas, o que deu espaço para o término alça microbiana introduzido por Azam *et al* (6). Trata-se do processamento da matéria orgânica dissolvida e particulada não viva, pelas bactérias heterotróficas, seguida do seu consumo pelos protozoários, o que permite uma transferência de energia para os níveis tróficos superiores. Fez-se evidente então, que a alça microbiana, junto com a produção primária, controlam a produtividade natural dos ecossistemas aquáticos (7), pelo que o bacterioplâncton foi assimilado como parte do plâncton. O consumo das bactérias heterotróficas pelos protozoários (flagelados e ciliados) e o zooplâncton (8,9) mudou a idéia tradicional de uma cadeia trófica lineal (Figura 1). De fato, a alça microbiana transfere uma quantidade de energia equivalente ao 10-50% (dependendo principalmente da concentração de nutrientes no meio) do carbono da fotossíntese através da via carbono orgânico dissolvido (COD) – bactéria – protozoário (3,5,6) (Figura 2). Segundo Work *et al* (10) o carbono das bactérias representa quase o 25% do total que passa para o mesozooplâncton, e quase a metade do carbono que vai para o microzooplâncton e os protozoários.

Até então já era reconhecido o papel heterotrófico das bactérias dentro das redes planctônicas, mas é com a inclusão das algas cianofíceas no Domínio Bacteria (11) que se transforma totalmente a visão tradicional do plâncton, embora alguns pesquisadores continuam considerando as cianofíceas como algas, mas não vamos entrar nessa polêmica. A onipresença e abundância da cianofíceia *Synechococcus*, evidencia a importância deste grupo como produtor primário, permitindo a Pomeroy *et al* (12) fazer duas afirmações transcendentais: a. a metade do oxigênio que respiramos provém

das bactérias fotossintéticas associadas com o alça microbiana oceânico, e b. a biomassa total de bactérias no oceano, é maior que a biomassa combinada do zooplâncton e os peixes nesse meio. De qualquer forma, se pode inferir que por ser as cianofíceas um dos principais produtores fotossintéticos de matéria orgânica, seu papel como fonte de energia é fundamental na dinâmica trófica, para o fluxo direto (herbivoria) e indireto (alça microbiana) da energia nos ecossistemas aquáticos.

Uma das conseqüências de incluir o alça microbiana nas pesquisas sobre ecologia do plâncton, é que devem ser estudados mais níveis tróficos nas cadeias tróficas. Como conseqüência imediata, vai ser observado que, proporcionalmente, uma fração menor do carbono orgânico produzido chegaria aos níveis tróficos superiores (13,14). Este carbono, de acordo com Klug (15), pode ser dividido com base na origem das fontes em autóctone e alóctone, e com base na sua biodisponibilidade em lábil e recalcitrante. O fato de existir uma diferença entre o carbono autóctone e alóctone permite detectar fontes de contaminação e o impacto das áreas de captação sobre a qualidade das águas. Por outro lado, os mecanismos que podem converter em disponível o COD recalcitrante, incluem reações fotoquímicas, a presença de exoenzimas, difusão desde a região litorânea e o sedimento, ou de fontes alóctones que facilitam a despolimerização das macromoléculas recalcitrantes (13). Hoje se sabe que existe um processo de transferência abiótica do COD, no qual esses compostos, principalmente de carbono recalcitrante, são transformados em macropartículas que são consumidas por protozoários, porque sua forma e tamanho são parecidos com as bactérias (7) e porque formam floculos chamados “neve marina”, que são agregados orgânicos que podem ser consumidos diretamente pelos peixes (16).

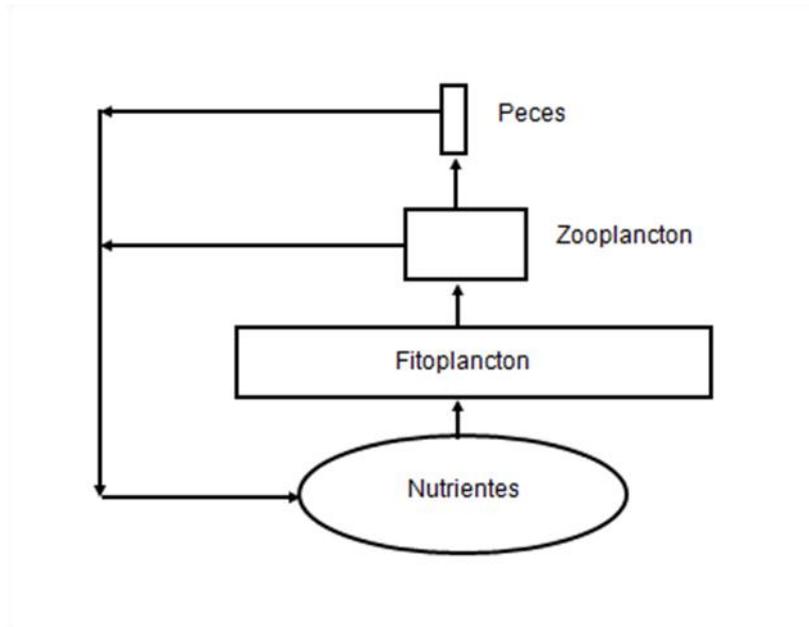


Figura 1. Cadeia trófica tradicional, baseada na produção primária fitoplanctônica.

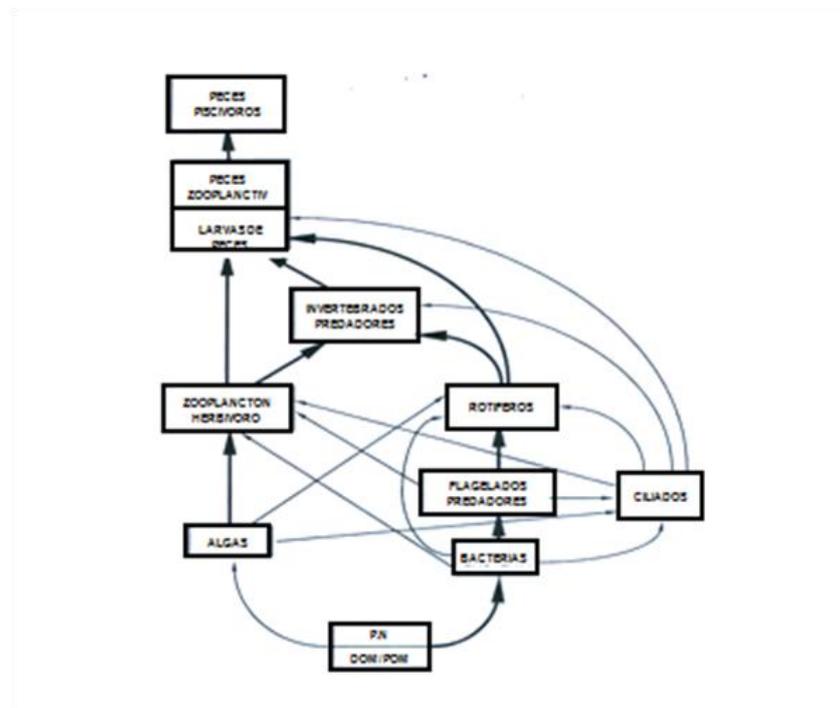


Figura 2. Cadeia trófica baseada na produção fitoplanctônica e bacteriana (modificado de Porter (1)).



Existem, portanto, para o sistema de várzea na Amazônia duas formas de entender a cadeia trófica: uma que apresenta uma rede trófica curta com pouca ou nenhuma participação a alça microbiana no fluxo de energia aos níveis tróficos superiores (20, 21,22) e outra que considera muito significativa a participação a alça microbiana e o bacterioplâncton no processo (23, 24, 25). Existe adicionalmente uma terceira posição não considerada para o sistema de várzea, segundo a qual, como consequência da entrada de matéria orgânica alóctone num sistema aquático, as redes tróficas baseadas na produção primária podem mudar e passarem a serem baseadas na produção heterotrófica (14). Em termos gerais são muitos os fatores físicos, químicos e biológicos que controlam as fontes de carbono que são acessíveis para a produção das bactérias (26).

Considerando a variabilidade dos ecossistemas de várzea descrita por Junk *et al.* (27) é de se esperar que a inter-relação entre a estrutura da comunidade ecológica, sua estabilidade e os processos que ocorrem dentro do ecossistema, que constituem a rede trófica (28), mudem também nos períodos limnológicos de seca, enchente, cheia e vazante, descritos por Raí & Hill (25). Assim, podemos dizer que a rede trófica muda na sua composição de espécies, nos parâmetros populacionais, incluída a abundância. Além disso, no nível de indivíduos, na rede se apresentam mudanças no crescimento, tamanho e comportamento (29). Isto acontece nas populações de bactérias, que apresentam diferentes taxas de crescimento populacional, fazendo que possam coexistir utilizando a mesma fonte de energia (13). Neste contexto, os diferentes períodos associados ao pulso de inundação, são eventos de grande magnitude, nos quais a contribuição relativa de matéria orgânica autóctone e alóctone pode mudar.

Procurando estabelecer a origem da matéria orgânica para os ecossistemas aquáticos do Amazonas, foram definidos quatro grandes grupos de produtores primários que são as macrófitas aquáticas, floresta inundável, fitoplâncton e perifiton (20, 21, 30) a partir dos quais gera-se todo o carbono que sustenta aproximadamente o 60% da produção pesqueira no Amazonas, avaliada em aproximadamente 200.000 ton/ano (31). Por outro lado, sabe-se

que as plantas (especialmente as C4) podem ser consumidas, diretamente, por micro herbívoros ou entrar, indiretamente, na cadeia alimentar através a alça microbiana, como diz Waichman (23), que encontrou bactérias heterotróficas que são mantidas com o carbono que vem das plantas C4 e sugere que elas têm a função de elos tróficos entre as plantas vasculares e os micro invertebrados.

### **Princípios Básicos da Ecologia Isotópica**

A análise de isótopos estáveis, que foi inicialmente aplicada a estudos de geoquímica, encontrou na ecologia, uma área de atuação enorme e estão fundamentadas na diferença isotópica que existe entre os diferentes compartimentos de um ecossistema. A utilização dos isótopos estáveis como traçadores, baseia-se na premissa segundo a qual a assinatura, (sinal, marca ou proporção) isotópica, que é a proporção entre a abundância do isótopo pesado e do isótopo leve, varia de uma forma previsível na medida em que o elemento cicla na natureza (33). Desta forma, a marca isotópica de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) reflete a fonte de carbono da sua dieta (34) e a marca isotópica de nitrogênio ( $\delta^{15}\text{N}$ ) pode ser usada para definir sua posição trófica (22). A análise combinada destes isótopos nas fontes e nos consumidores pode revelar a fonte original de carbono y seu passo através da cadeia trófica. A grande quantidade de publicações disponíveis reflete o poder da técnica para resolver problemas da trofodinâmica que de outra forma seriam irresolúveis. Os mesmos documentos, todavia, também refletem a incerteza que se gera quando a técnica é aplicada em ecossistemas abertos, nos quais não são conhecidas todas as fontes autótrofas e menos ainda, tem sido quantificadas.

Variações no fracionamento isotópico entre produtores primários ocorrem por diferenças na via metabólica empregada, o substrato inorgânico, as condições ambientais e fisiológicas. As diferentes rotas fotossintéticas das plantas geram modelos distintos de fracionamento isotópico, resultantes da ação de enzimas que selecionam  $^{12}\text{C}$  e  $^{13}\text{C}$  de forma diferente. Em geral, a maioria das plantas fixam o carbono, utilizando dois ciclos fotossintéticos:

- As plantas C3 usam o **ciclo de Calvin e** reduzem o  $\text{CO}_2$  a fosfoglicerato, um composto com três átomos de carbono, utilizando a bifosfato ribulose carboxilase (Rubisco), que discrimina o  $^{13}\text{CO}_2$  resultando em um valor médio

de  $\delta^{13}\text{C}$  de -27 ‰. São plantas tipo C3 a uva, arroz, cevada, café, *Eichhornia crassipes*, fitoplâncton, folhas e frutos de árvores.

- As plantas C4 usam o **ciclo de Hatch-Slack**, fixam o  $\text{CO}_2$  utilizando a enzima fosfoenilpiruvato carboxilase (PEPC), produzindo um composto de 4 carbonos (malato ou aspartato), que é assimilado através do ciclo de Calvin. Estas plantas, com alta eficiência fotossintética, discriminam menos o  $^{13}\text{CO}_2$  dando como resultado um  $\delta^{13}\text{C}$  médio de -13‰. São exemplos destas plantas a cana de açúcar, milho e as macrófitas aquáticas *Paspalum repens* e *Echinochloa polystacha*.

O fitoplâncton, a pesar de ser do tipo C3, apresenta regularmente uma marca isotópica mais empobrecida (mais negativa), porque não usa o  $\text{CO}_2$  atmosférico (-8 ‰) como substrato, mas o carbono inorgânico dissolvido na água (CID), que em lagos e rios tem marca isotópica com valor aproximado de -15 ‰ e nas regiões costeiras tem valores entre -22 e -18‰.

As transformações isotópicas que produzem variações na abundância relativa dos isótopos pesados ( $^{13}\text{C}$ ) e leves ( $^{12}\text{C}$ ), entre o substrato (dieta) da fonte e seus produtos (consumidores), são chamadas **fracionamentos isotópicos**. Estes fracionamentos ocorrem porque os isótopos menos pesados formam enlaces químicos que requerem menos energia para se romper, e por isso nas reações químicas, os isótopos mais leves geralmente reagem mais rápido e vão ficando mais concentrados nos produtos ou consumidores (34). Em geral existem quatro conceitos básicos na ecologia isotópica: Razão ou proporção isotópica (R), sinal ou marca isotópica, fracionamento trófico e a taxa de reposição (“turnover”) isotópico.

1. **Razão ou proporção isotópica** (R‰), é a proporção natural entre o isótopo pesado e o leve.

$$R = \text{isótopo pesado/isótopo leve, } ^{13}\text{C}/^{12}\text{C}, ^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$$

2. **Sinal ou marca isotópica** ( $\delta^{13}\text{C}$  ou  $\delta^{15}\text{N}$ ‰), é a diferença entre a razão isotópica e seu padrão internacional. É definido pela letra delta ( $\delta$ ) e cada vez com mais frequência, com a letra d. É expressa em partes por mil assim:

$$\delta X(\text{‰}) = [(R_{\text{muestra}}/R_{\text{estandar}}) - 1] \times 1000$$

3. **Fracionamento Trófico** ou fator de discriminação ( $\Delta\text{‰}$ ), é a diferença entre a marca isotópica do consumidor e a da sua presa ou dieta.
4. **Taxa de reposição isotópica** é a taxa de reposição de um tecido, até assumir a marca isotópica da nova fonte de alimento.

Os componentes da cadeia alimentar refletem exatamente os  $\delta^{13}\text{C}$  das suas fontes de energia, com pequenas diferenças, aumentando 0,2 a 1% a cada nível trófico. Isto faz com que a variabilidade própria dos valores medidos se confunda com o enriquecimento, pelo que é difícil de ser usado para definir níveis tróficos. De qualquer forma, quando há só duas fontes é possível definir a percentagem de participação de cada uma, pelo princípio da diluição isotópica (35) usando a seguinte equação:

$$\%C_3 = [(\delta^{13}\text{C}_{\text{amostra}} - \delta^{13}\text{C}_4) / (\delta^{13}\text{C}_3 - \delta^{13}\text{C}_4)]$$

Onde  $\delta^{13}\text{C}_3$  e  $\delta^{13}\text{C}_4$  são as marcas isotópicas das plantas C3 e C4 respectivamente, ao que é necessário adicionar o sinal da amostra analisada. Desta forma, si existem duas fontes A e B com marcas de -10‰ e -20‰ respectivamente, que dão origem a um produto com marca -17‰, se pode calcular uma participação de 30% da fonte A e por diferença, 70% da fonte B. É improvável que esta situação ocorra na natureza, onde regularmente há mais de duas fontes, pelo que é necessário usar modelos que incluíam mais de um isótopo. É o caso das plantas C<sub>3</sub> na bacia amazônica, porque possuem valores médios de  $\delta^{13}\text{C}$  que não são estatisticamente diferentes entre si (21). Neste tipo de situações o IsoSource, disponível em <http://www.epa.gov/wed/pages/models/stableisotopes/isosource/isosource.htm>, é um procedimento estatístico que calcula os intervalos das contribuições das fontes (mínimo e máximo possíveis), que tem sido empregado com maior sucesso.

Usando dietas com marca isotópica conhecidas, DeNiro e Epstein (38) alimentaram várias espécies e acharam que o carbono dos tecidos ia se enriquecendo 1‰ com relação à dieta ( $0,81 \pm 1,1\text{‰}$ , rango = -0,6 a 2,7‰), entanto que o  $\delta^{15}\text{N}$  aumentava entre 3-5‰ ( $3,0 \pm 2,6\text{‰}$ , rango = -0,5 a 9,2‰).

Estes valores, a pesar de serem variáveis nos diferentes ecossistemas, são amplamente utilizados (33,39). A expressão, “você é o que come”, muito comum nos trabalhos de ecologia isotópica, não é tão correta como parece. Jamori *et al* (40), alimentaram larvas de *Piaractus mesopotamicus* ( $\delta^{13}\text{C} = -21\text{‰}$ ) com nauplios de *Artemia* ( $\delta^{13}\text{C} = -15\text{‰}$ ), e depois de quinze dias as larvas estavam mais enriquecidas ( $\delta^{13}\text{C} = -12,5\text{‰}$ ) do que a própria fonte de alimento (Figura 4). Esta situação, que pode ser conseqüência da absorção seletiva do vitelo dos nauplios de *Artemia*, demonstra que os organismos não são aquilo que comem, o que é o resultado usual das análises de conteúdo estomacal, e sim aquilo que assimilam, que é o resultado da análise da abundancia natural dos isótopos estáveis.

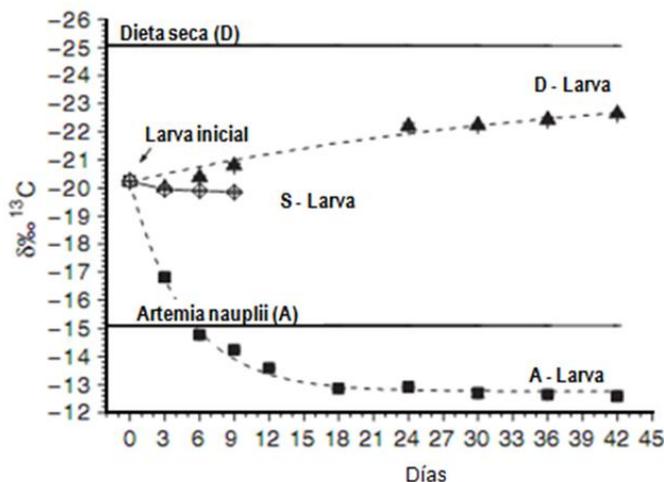


Figura 4. Variação do  $\delta^{13}\text{C}$  das larvas de *Piaractus mesopotamicus* (Pisces: Characidae) alimentadas com nauplios de *Artemia* sp. No eixo de Y está a marca isotópica de carbono e em X o número de dias do experimento (modificado de (40)).

No caso do nitrogênio, é relevante o fato que o N fixado biologicamente tem um valor de  $\delta^{15}\text{N}$  similar ao  $\text{N}_2$  atmosférico (0 ‰). Por isso as plantas leguminosas, que fixam  $\text{N}_2$  através de relações simbióticas com bactérias, apresentam valores próximos a 0‰, como ocorre com as amostras de fitoplâncton dominadas por cianofíceas. As plantas que não são fixadoras apresentam um  $\delta^{15}\text{N}$  similar aquele da sua fonte de N, levando em conta o

enriquecimento que se apresenta no consumidor, denominado fracionamento trófico.

### **Princípios Metodológicos**

Para avaliar as proporções isotópicas  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  e  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ , se utilizam amostras pulverizadas do material, que são convertidas por combustão em gás e depois são introduzidas no espectrômetro de massas, onde são ionizadas e seus moléculas separadas de acordo com sua massa (40). Vale anotar que o trabalho físico do pesquisador regularmente termina quando prepara e envia o pó fino ao laboratório para seu análise e comparação com os padrões internacionais. No caso do carbono se trata do carbonato de cálcio, conhecido como PDB (o molusco fóssil *Belemnitella americana* na formação Pee Dee em USA) e para o nitrogênio se comparam o  $\delta^{15}\text{N}$  da amostra com aquele do ar. Outros padrões, conhecidos como “working standards” são usados regularmente em todos os laboratórios do mundo por economia.

Dependendo do tamanho do organismo estudado, parte do corpo ou o corpo inteiro é utilizado para a análise. No caso dos peixes, geralmente se usa músculo da região dorsal, porque ha diferenças significativas entre a taxa de assimilação de outros tecidos do corpo, o que impediria estabelecer comparações com avaliações feitas em outros peixes. Diversos estudos tem demonstrado a variabilidade da marca isotópica nos diferentes tecidos de um organismo, sendo conhecida como variabilidade metabólica (22,32,41).

A quantidade de material usada na analise de isótopos estáveis, depende da concentração dos isótopos na amostra e a sensibilidade do espectrômetro utilizado. Para tecidos com proporção de C:N entre 3-6 (músculo de peixe e zooplâncton p.ex), são necessários entre 0,2-0,4 mg de matéria seca, entanto que para amostras com proporção C:N perto de 15 (maioria das plantas), são necessários entre 2,0-4,0 mg de matéria seca (42).

Uma modificação da técnica do fracionamento isotópico é usada hoje quando se estuda o fracionamento isotópico de uma substância em particular (peptidoglicanos da membrana celular p.ex), que é produzida especificamente pelos organismos que estão sendo estudados, e que são chamados de biomarcadores (43). Segundo estes autores, um biomarcador é um composto que tem especificidade biológica, na medida em que somente é produzido por

um pequeno grupo de organismos, o que permite avaliar a abundância daqueles organismos que o produzem.

Avaliar a abundância de  $^{13}\text{C}$  e  $^{15}\text{N}$  em amostras de bactérias, requer de uma biomassa de bactérias, suficiente para ser analisada no espectrômetro de massas. Uma forma de fazê-lo é capturar o  $\text{CO}_2$  respirado pelas bactérias heterotróficas, como feito por Waichman (23), o que requer uma infra-estrutura de laboratório complexa. Por outro lado, Coffin *et al* (44), propuseram uma metodologia mais viável, mas muito dispendiosa, com resultados altamente confiáveis, que é apresentada a continuação com algumas variações propostas pelo autor. Em princípio se trata de filtrar, com um filtro nucleopore de  $0,2\ \mu\text{m}$ , 990 ml de água do sistema estudado, que representarão um meio de cultura natural, do qual se obtêm, a partir de um inóculo, a biomassa de bactérias necessária para a análise no espectrômetro de massas. Estas bactérias, por alimentar-se do COD, refletirão no seu sinal isotópico, sua estratégia alimentaria e nesse sentido, seu papel no meio. O problema é que para se obter 990 ml de água filtrada com  $0,2\ \mu\text{m}$ , é necessário filtrar com  $30\ \mu\text{m}$ ,  $10\ \mu\text{m}$  e depois com uma seqüência de filtros assim:  $5\ \mu\text{m}$ ,  $1,2\ \mu\text{m}$ ,  $0,7\ \mu\text{m}$ ,  $0,45\ \mu\text{m}$  e finalmente com filtro nucleopore branco de  $0,2\ \mu\text{m}$  para obter o meio de cultura, que será guardado em frasco escuro e estéril. O inóculo consiste em 10 ml de água filtrada com filtro GF/F. Os frascos escuros são selados com fita plástica e incubados na obscuridade por 48 horas a  $30^\circ\text{C}$ , para posterior filtração com filtro GF/F pre-queimado a  $450^\circ\text{C}$  durante uma hora. O filtro com a amostra é secado em estufa a  $55^\circ\text{C}$  por 24 horas e guardado em dissecador.

Uma das formas mais eficientes de estudar o carbono do fitoplâncton, é através das proporções dos isótopos estáveis  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ . De fato, o processo de avaliação seria bem mais simples si não fosse pelo problema metodológico que representa separar o fitoplâncton das outras partículas presentes no seston. Nesse sentido Hamilton e Lewis (45) fizeram uma proposta metodológica para a separação do material detrital através da centrifugação da amostra em uma solução de silício, que foi empregada sem muito sucesso por Calheiros (46). Esta técnica foi melhorada anos depois (47) e hoje é uma referencia importante nos estudos de isótopos estáveis do fitoplâncton. Apesar disso, o método mais empregado ainda para avaliar o fracionamento isotópico

do carbono fitoplanctônico, continua sendo considerar todo o carbono orgânico particulado menor de 50-60  $\mu\text{m}$ , como representativo do fitoplâncton presente no meio (48). É claro que isto implica uma fonte de erro, porque nessa avaliação está incluído o carbono de outras fontes que não são fitoplanctônicas, porém que na prática tem se demonstrado uma forte associação com organismos fitoplanctófagos (Capítulo 3). É importante neste ponto ressaltar que as amostras devem ser filtradas com filtros de fibra de vidro, especialmente GF/F que tem maior capacidade de retenção.

No caso dos animais pequenos, tais como as pós-larvas de peixes, o intestino deve ser retirado do animal para evitar a interferência que esse material ingerido, mas não assimilado, possa ter nos resultados (22). De igual forma, no caso do zooplâncton, os organismos deverão ser mantidos em um recipiente com água limpa para que evacuem seus conteúdos intestinais. Isto acontece num lapso não maior de 3 horas, em uma temperatura próxima dos 30°C (Capítulo 4).

Alem das dificuldades relacionadas neste documento, existe um problema adicional nos estudos das cadeias tróficas planctônicas. Se trata das variações nas proporções isotópicas associadas com as variações ambientais, como foi observado numa pesquisa realizada em um lago no Japão, na qual Yoshiaca *et al* (49) encontraram uma flutuação sazonal na proporção de isótopos estáveis do zooplâncton, fortemente relacionada com a do fitoplâncton que também variou. As variações nos valores do  $\delta^{13}\text{C}$  foram maiores em Copepoda e uma espécie de Cladocera predadora, diminuindo de -15‰ em maio até -23‰ em novembro. Esta situação foi associada com a variação sazonal e por isso é de se esperar que um comportamento similar ocorra associado com o pulso de inundação do rio.

### **Análise dos dados**

Em geral são considerados como valores extremos de carbono aqueles correspondentes às plantas C4 e C3. Isto representa uma variação entre -10‰ e -35‰ respectivamente. Há sem embargo, fontes mais negativas, que geram valores próximos a -50‰ y que são associadas com uma fonte de carbono metanogénica (50), pela fixação por parte do fitoplâncton do  $\text{CO}_2$  gerado pela

oxidação de metano, que é isotopicamente leve. Desta forma, quando o zooplâncton ou qualquer outro organismo como os quironomídeos (*Chironomus* spp) associados com fundos anóxicos, que apresentam esse comportamento, como foi demonstrado por Calheiros (46), quem encontrou valores médios de  $\delta^{13}\text{C}$  de -55‰. Nesse sentido, é comum encontrar nos livros de ecologia, que a produção quimioautotrófica seja subestimada até o ponto de não ser incluída como uma fonte de produção primária, mas se considerarmos que os lagos de inundação tropicais tem um hipolimnion definido a maior parte do ano (51), é possível intuir que esta outra fonte autotrófica, pode ter uma importância maior da que regularmente lhe é conferida.

Da mesma forma que ocorre com o  $\delta^{13}\text{C}$ , há também alguns valores extremos no caso do  $\delta^{15}\text{N}$ , associados com o metabolismo anaeróbico dos corpos de água. Assumindo um fracionamento trófico de 3-4‰ como proposto por Post (33), um organismo com  $\delta^{15}\text{N}$  de 16‰ estaria no quinto nível trófico e foi isso o que encontraram Gray *et al* (50) estudando quironomídeos em lagos ingleses e alemães. Nesse mesmo estudo foram reportados valores de  $\delta^{15}\text{N}$  extremamente negativos (-8‰) que foram associados com bactérias que habitam nos tubos onde vivem estes organismos no fundo. Estudando a rede trófica num lago amazônico (Caraballo, dados sem publicar) foram encontrados valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de 16‰ em bactérias, o que foi interpretado como resultado do consumo de grandes predadores em decomposição. O comportamento regular do  $\delta^{15}\text{N}$  nas algas dos corpos de água está definido por valores mínimos entre -0,1 y - 2,5‰ que são indicativos de alta fixação de  $\text{N}_2$ , associada com altas concentrações de cianofíceas fixadoras de  $\text{N}_2$ . Valores altos em sistemas lóticos estão associados com fontes de contaminação antrópica, porém é necessário ter a precaução de avaliar as concentrações de amônia ( $\text{NH}_4^+$ ), porque sua abundância pode gerar valores contrários, na medida em que é a forma de nitrogênio mais rapidamente assimilável.

O que vêm por trás de toda esta variabilidade nos dados, é que através do estudo isotópico de carbono e nitrogênio, pode ser visualizado o espaço trófico de uma comunidade. Em geral esta representação se faz de duas formas básicas: através de um histograma de freqüências e através de um

diagrama cartesiano no qual os eixos representam a abundância dos isótopos de carbono e nitrogênio.

Durante muitos anos, estabeleceu-se como um paradigma da ecologia aquática amazônica, que a principal fonte autotrófica de carbono para a enorme produção pesqueira dessa bacia eram as plantas C4, representadas principalmente por dois generos de ampla cobertura e produtividade: *Paspalum spp* e *Echinochloa spp*. Foi necessário que alguém duvidara desta verdade e assim, Araujo-Lima *et al* (20) publicaram um clássico da ecologia aquática tropical, no qual demonstraram que a principal fonte de carbono para a produção pesqueira amazônica eram as plantas C3 e especialmente o fitoplâncton (Figura 5), o que foi corroborado anos depois, pela mesma equipe (21), com uma pesquisa que inclui maior numero de espécies e amostras, na qual encontraram que só uma das 36 espécies de peixes estudadas se alimenta das plantas C4.

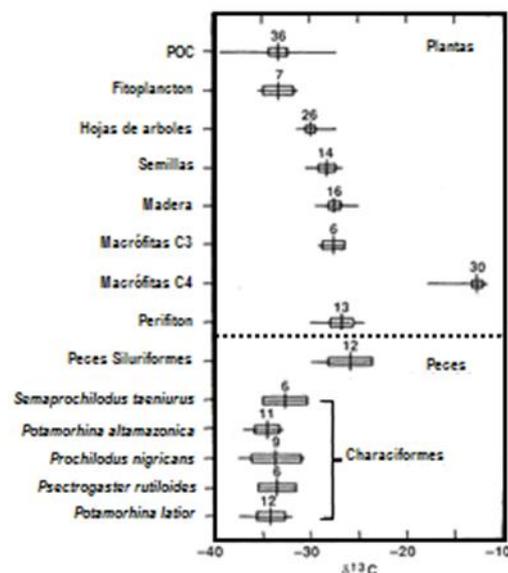


Figura 5. Valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de fontes de carbono orgânico particulado (POC), de sete fontes autotróficas, cinco espécies de peixes detritívoros e quatro espécies de Siluriformes agrupadas (traduzido de 20).

Na figura 6, Wantzen *et al* (52) apresentam em um diagrama, o comportamento isotópico geral da comunidade de peixes num lago de inundação no Pantanal (Brasil). Foram analisados 11 itens, dos quais cinco são

grupos funcionais de peixes, de uma rede com 4 níveis tróficos. O interessante desse diagrama na minha visão particular, é que representa em duas dimensões o nicho trófico (como descrito por Hutchinson), dos grupos de peixes, sendo os eixos que definem o ambiente, as abundâncias isotópicas de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ .

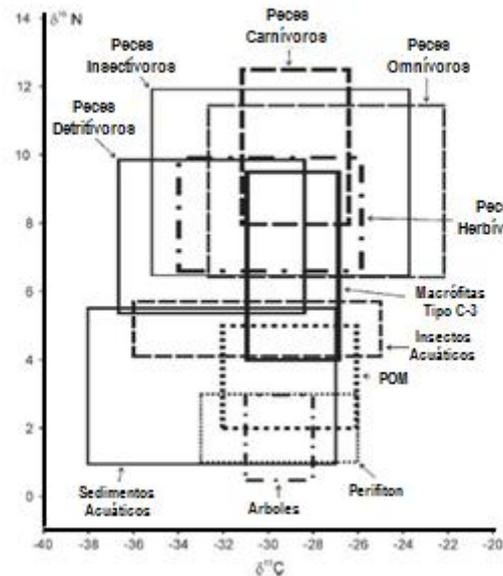


Figura 6. Diagrama do nicho isotópico dos diferentes grupos funcionais de peixes no lago Coqueiro (Pantanal, Brasil) definidos pela abundância relativa de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  (tomado de 52).

Uma breve conclusão desta revisão é que a pesar de todas as evidências sobre a participação e importância das bactérias e protozoários nas redes tróficas aquáticas, atualmente continua se estudando as comunidades planctônicas sem incluí-las. Esta falta de pesquisa na área da ecologia microbiana esta associada com o fato de se tratar de um campo de pesquisas recente e ao requerimento de tecnologias mais custosas para estudar o bacterioplâncton. Assim, mesmo que este tipo de estudos se iniciaram na década de 60, foi só no final do século passado que se conseguiu demonstrar que os princípios ecológicos gerais são aplicáveis aos microorganismos e que estes princípios podem ser incluídos nos atuais paradigmas ecológicos (53). Desta forma, a pesar que o esquema das cadeias tróficas planctônicas seja ainda valido, o fato das bactérias e protozoários constituir quase a metade da

biomassa nos corpos de água, sugere que essa descrição, de acordo com Pomeroy *et al* (12), é incompleta.

## AGRADECIMENTOS

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia pelo apoio logístico e cooperação através do Curso de Ecologia e a CPBA. Aos projetos CTPETRO e PIATAM IV, pelo apoio financeiro da pesquisa. À Universidad de Sucre, Colômbia, pela comissão de estudos concedida. À um avaliador anônimo, que fez comentários importantes para a organização deste documento.

## REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

1. **Porter, K.G. 1996.** Integrating the microbial loop and the classic food chain into a realistic planktonic food web. In: Food Webs: integrations of patterns and dynamics. Edited by G.A. Polis and K.O. Winemiller. Chapman & Hall. USA.
2. **Post, D.M; Pace, M.I.; Hairston jr. N.J. 2000.** Ecosystem Size Determines Food-Chain Length in Lakes. *Nature*, Vol. 405.
3. **Nardoto, G.B;** Silva, S; Kendall, C; Ehleringer, J.R; Chesson, L.A; Ferraz, E.S.B; Moreira, M.Z; Ometto, J.P.H.B; Martinelli, L.A. 2006. Geographical Patterns of Human Diet Derived from Stable-Isotope Analysis of Fingernails. *American Journal of Physical Anthropology* 131:137–146
4. **Lyndeman, R.L. 1942.** The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23:399-418.
5. **Pomeroy, L.R. 1974.** The ocean food web, a changing paradigm. *BioScience* 24: 499-504.
6. **Azam, F; Fenchel, T; Field, J.G; Gray, J.S; Meyer-Reil, L.A; Thingstad, F. 1983.** The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine ecology progress series*. Oldendorf. Vol. 10, No. 3, pp. 257-263.
7. **Kerner, M; Hohenberg, H; Ertl, S; Reckermannk, M; Spitzzy, A. 2003.** Self-organization of dissolved organic matter to micelle-like microparticles in river water. *Nature*, Vol 422: 150-154.
8. **Hobbie, J.E. 1988.** A comparison of the ecology of planktonic bacteria in fresh and salt water. *Limnol. Oceanogr.* 33: 750-764

9. **Ventela, A; Wiackowski, K;** Moilanen, M; Saarikari, V; Vuorio, K; Sarvala, J. 2002. The effect of small zooplankton on the microbial loop and edible algae during a cyanobacterial bloom. *Freshwater Biology* 47, 1807–1819
10. **Work, K; Havens, K; Sharfstein, B;** East, T. 2005. How important is bacterial carbon to planktonic grazers in a turbid, subtropical lake?. *Journal of Plankton Research* 27(4): 357-372.
11. **Woese, CR;** Fox, G.E. 1977. Phylogenetic structure of the Prokaryotic domain: The primary kingdoms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 74:5,088–5,098.
12. **Pomeroy, L.R;** Williams, P.J; Azam, F; Hobbie, J.E. 2007. The Microbial Loop. *Oceanography*, 20(2): 29-33.
13. **Tranvik, L.J. 1992.** Allochthonous dissolved organic matter as an energy source for pelagic bacteria and the concept of the microbial loop. *Hydrobiologia* 229: 107–114.
14. **Jansson, M; Bergström, A;** Blomqvist, P; Drakare S. 2000. Allochthonous organic carbon and phytoplankton/bacterioplankton production relationships in lakes. *Ecology* 81(11): 3250-3255.
15. **Klug, J.L. 2005.** Bacterial response to dissolved organic matter affects resource availability. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*; 62, 2; ProQuest Biology Journals. p. 472-481.
16. **Grossart, H.P; Kiorboe, T;** Tang, K; Ploug, H. 2003. Bacterial Colonization of Particles: Growth and Interactions. *Applied and Environmental Microbiology*, v.69, n.6, p. 3500-3509.
17. **Sieburth, J.M.C.N;** Smetacek, V; Lenz, J. 1978. Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions *Limnology and Oceanography*, 23, 1256–1263.
18. **Fenchel, T. 1988.** Marine plankton food chains. *Ann. Rev. Ecol. .syst.* 19: 19-38.
19. **Winemiller, K.O.** 2004. Floodplain River Food Webs: Generalizations and Implications for Fisheries Management. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Regional Office for Asia and the Pacific; Mekong River Commission (MRC), Fisheries Programme (FP) Editor: Robin L. Welcomme; T. Petr. 285-310.

- 20. Araujo-Lima, C.A.R.M;** Forsberg, B.R; Victoria, R; Martinelli, L.A. 1986. Energy sources for detritivorous fishes in the Amazon. *Science*. 234: 1256-1258.
- 21. Forsberg, B; Araujo-lima, C.A.R.M;** Martinelli, L.A; Victoria, R; Bonassi, J.A. 1993. Autotrophic carbon sources for fish of the central Amazon. *Ecology*, 74(3), pp. 643-652
- 22. Leite, R.G; Araujo-Lima, C.A.R.M;** Victoria, R.L; Martinelli, L.A. 2002. Stable isotope analysis of energy sources for larvae of eight fish species from the Amazon floodplain. *Ecology of Freshwater Fish*: 11: 56–63. Blackwell Munksgaard.
- 23. Waichman, A.V.** 1996. Autotrophic carbon sources for heterotrophic bacterioplankton in a floodplain lake. *Hydrobiologia* 341: 27–36.
- 24. Fernandez, J. 1993.** Fontes autotróficas de energia em juvenis de jaraqui *Semaprochilodus insignis* (Schomburgk, 1841) e Curimatá, *Prochilodus nigricans* (Agassiz, 1829) (Pisces: Prochilodontidae) na Amazônia Central. MSc. Thesis, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia / Universidade Federal do Amazonas. Manaus, 58 pp.
- 25. Rai, H; Hill, G. 1984.** Primary production in the Amazônian aquatic ecosystem. In: H. Sioli (ed), *The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty river and its basin*. Dr. W. Junk Publishers. Dordrecht.
- 26. Pelz, O; Cifuentes, L; Hammer, B; Kelley, Ch; Coffin R.** 1998. Tracing the assimilation of organic compounds using N13C analysis of unique amino acids in the bacterial peptidoglycan cell wall. *FEMS Microbiology Ecology* 25: 229-240
- 27. Junk, W.J; Bayley, P.B;** Sparks R.E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 106: 110-127.
- 28. De Ruiter, P; Wolters, V; Moore, J; Winemiller, K.** 2005. Food Web Ecology: Playing Jenga and Beyond. *Science*, Vol 309: 68-70.
- 29. Caraballo, P; Hardy, E.** 1995. Fluctuación diaria de las Poblaciones de *Daphnia gessneri* HERBST y *Ceriodaphnia cornuta* SARS (CRUSTACEA-CLADOCERA) en el Lago Calado (Amazonas, Brasil). *Boletín Científico INPA*, No. 3: 79-96. Colombia.
- 30. Melack, J.M;** Forsberg, B.R. 2001. Biogeochemistry of Amazon floodplain lakes and associated wetlands. In: McClain, M.E.; Victoria, R.L. and J.E.

Richey (eds.) The biogeochemistry of the Amazon Basin. Oxford University Press, Oxford 235-274 pp.

**31. Bayley, P; Petrere, M.Jr.** 1989. Amazon Fisheries: assessment methods, current status and management options. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 106: 385-398.

**32. Oliveira, A.C.** 2003. Isótopos estáveis de C e N como indicadores qualitativo e quantitativo da dieta do tambaqui (*Colossoma macropomum*). Tese doutorado. Universidade de São Paulo. Brasil.

**33. Post, D.M.** 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. Ecology 83: 703–18.

**34. Dawson, T.E;** Brooks, P.D. 2001. Fundamentals of stable isotope chemistry and measurement. In: Unkovich M, Pate J, McNeill A, Gibbs DJ (Eds.) Stable Isotope Techniques in the Study of Biological Processes and Functioning of Ecosystems. Kluwer. Dordrecht, Holland. pp. 1-18.

**35. 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. 1988. Acta Limnol. Brasil. Vol 11: 859 – 882.

**36. Benstead, J; March, J; Fry, B; Ewel, K; Pringle, C.** 2005. Testing IsoSource: stable isotope analysis of a tropical fishery with diverse organic matter sources. *Ecology*: Vol. 87, No. 2, pp. 326–333.

**37. Phillips, D; Seth, A;** Newsome, D; Gregg, J. 2005. Combining sources in stable isotope mixing models: alternative methods. *Oecologia* 144: 520–527

**38. DeNiro, M.J;** Epstein, S. 1981. Influence of Diet on the Distribution of Nitrogen Isotopes in Animals. *Geochimica Et Cosmochimica Acta*, 45(3): 341-351

**39. Vander Zanden, M.J;** Rasmussen, J.B. 2001. Variation in  $\text{d}^{15}\text{N}$  and  $\text{d}^{13}\text{C}$  trophic fractionation: Implications for aquatic food webs studies. *Limnol. Oceanogr.*, 46(8): 2061–2066

**40. Jomori, R.K; Ducatti, C;** Carneiro, D.J; Portella, M.C. 2008. Stable carbon ( $\text{d}^{13}\text{C}$ ) and nitrogen ( $\text{d}^{15}\text{N}$ ) isotopes natural indicators of live and dry food in *Piaractus mesopotamicus* (Holmberg, 1887) larval tissue. *Aquaculture Research*, v. 39, p. 370-381.

- 41. Caut, S; Angulo, E; Courchamp, F.** 2008. Discrimination Factors (d15N and d13C) in an omnivorous consumer: effect of diet isotopic ratio. *Functional Ecology*, 22:255-263
- 42. Jardine, T.D; McGeachy, S.A; Paton, C.M; Savoie, M; Cunjak, R.A.** 2003. Stable isotopes in aquatic systems: Sample preparation, analysis, and interpretation. *Can. Manuscr. Rep. Fish. Aquat. Sci. No. 2656*: 39 p.
- 43. Boschker, H.T.S; Middelburg, J.J.** 2002. Stable isotopes and biomarkers in microbial ecology *FEMS Microbiology Ecology* 40: 85-95
- 44. Coffin, R.B; Fry, B; Peterson, B.J; Wright, R.T.** 1989. Carbon isotope composition of estuarine bacteria. *Limnol. Oceanogr.* 34(7): 1305-1310.
- 45. 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(3): 324-330.
- 46. Calheiros, D.F.** 2003. Influência do pulso de inundação na composição isotópica ( $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ ) das fontes primárias de energia na planície de inundação do rio Paraguai (Pantanal – MS). Tese de Doutorado. USP - Centro de Energia Nuclear na Agricultura, 164p.
- 47. Hamilton, S.K; Sippel, S.J; Bunn, S.E.** 2005. Separation of algae from detritus for stable isotope or ecological stoichiometry studies using density fractionation in colloidal silica. *Limnol. Oceanogr.: Methods* 3, 149–157
- 48. Marty, J; Planas, D.** 2008. Comparison of methods to determine algal  $\delta^{13}\text{C}$  in freshwater. *Limnol. Oceanogr.: Methods* 6, 51–63
- 49. Yoshioka, T; Wada, E; Hayashi, H.** 1994. A stable isotope study on seasonal food web dynamic in an eutrophic lake. *Ecology* 75(3): 835-846.
- 50. Grey, J; Kelly, A; Jones, R.** 2004. High intraspecific variability in carbon and nitrogen stable isotope ratios of lake chironomid larvae. *Limnol. Oceanogr.*, 49(1), 2004, 239–244
- 51. Wetzel, R.G.** 2001. *Limnology, lake and river ecosystems*. Third Edition. Academic Press.
- 52. Wantzen, K.M; Machado, F.A; Voss, M; Boriss, H; Junk, W.J.** 2002. Flood pulse-induced isotopic changes in fish of the Pantanal wetland, Brazil. *Aquatic Sciences* 64: 239–251.

**53. Guerrero, R; Berlanga, M.** 2004. La Ecología Microbiana se hace mayor de edad. Boletín informativo de la Sociedad Española de Microbiología, No. 34.

**CAPITULO 2. C Variação diária da temperatura, condutividade elétrica e oxigênio dissolvido na coluna de água em um lago da Amazônia Central: descrição de um fenômeno de friagem.**

**Variação diária da temperatura, condutividade elétrica e oxigênio dissolvido na coluna de água em um lago da Amazônia Central: descrição de um fenômeno de friagem.**

Diel patterns of temperature, conductivity and dissolved oxygen in an Amazon floodplain lake: description of a “friagem” phenomenon

Pedro Caraballo<sup>1-2</sup>, Fabiane Almeida<sup>1-3</sup>, Bruce Forsberg<sup>4</sup> e Rosseval Leite<sup>4</sup>.

1. Pós-graduação INPA, Brasil
2. Universidad de Sucre, Colombia
3. Universidade Federal do Amazonas, Brasil
4. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, INPA

Endereço de contato: Pedro Caraballo, caraballo7@yahoo.com

## **AGRADECIMENTOS**

Agradecemos ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e à Universidad de Sucre da Colômbia pela colaboração e apoio logístico. Jansen Zuanon pelo seu estímulo para assumir a análise da friagem e Fabio Roland pela revisão crítica do manuscrito. O apoio econômico veio da FINEP e Petrobras S.A. através dos projetos PIATAM e CTPETRO – AMAZONIA. P. Caraballo recebeu bolsa da CAPES/FAPEAM.

## RESUMO

O comportamento da coluna de água no lago Catalão na Amazônia Central, foi estudado durante um ciclo hidrológico entre 2006 e 2007, através de avaliações nictemerais da temperatura, oxigênio dissolvido e condutividade elétrica. As medições foram feitas em intervalos de quatro horas e a cada metro até o fundo do lago. Observou-se em geral, uma coluna de água estratificada, com exceção do período das águas baixas e do breve período da “friagem” em maio de 2007, quando a coluna apresentou-se invertida em termos do oxigênio dissolvido e desestratificada em termos da temperatura. A friagem é um fenômeno climatológico que se origina no pólo Sul e ocorre várias vezes no ano, sendo pela primeira vez estudado em termos do seu efeito sobre um ecossistema aquático. Este fenômeno se constitui em uma força importante na dinâmica da coluna de água, e produz uma interação entre as cadeias tróficas bentônicas e pelágicas que, normalmente ficam isoladas por conta da estratificação térmica.

## ABSTRACT

The mixing behavior of the limnetic water column in Lago Catalão, a Central Amazon floodplain lake flooded by two of the world's largest rivers (Solimões and Negro), was studied through diel profiling of temperature, conductivity and dissolved oxygen over 6 occasions representative of the dominant seasonal limnological phases of the lake (2006-2007). Measurements were made every four hours at 1m depth intervals to the lake bottom. The water column remained stratified during most of the year with the exception of one low water month when nocturnal mixing occurred and one *friagem* event during high water (May 2007) when an isothermal temperature profile and an atypical orthograde oxygen profile were observed. The *friagem*, a large drop in air temperatures due to the intrusion of a polar air mass, affects the climate over large parts of the western Amazon for brief periods (1-5 days) during the months of May – September. This is the first time that the effects of the *friagem* on the mixing patterns in a lowland Amazon lake have been documented in detail. The decline in air temperature, observed during the *friagem* event destabilized the normally stratified water column, resulting in deep mixing and a profound redistribution of dissolved gases and solutes in the system.

## INTRODUÇÃO

*“In the month of May, some very cold days are said to occur ... on the Upper Amazon and Rio Negro... Many intelligent persons have assured me that the cold is sometimes so severe that the inhabitants suffer much, and, what is much more extraordinary, the fishes in the rivers die of it.” (Alfred Russel Wallace 1889)*

Uma das características que mais identificam os lagos rasos na Amazonia é seu caráter polimixico, que produz diversos efeitos sobre toda a comunidade do lago (Melack e Forsberg 2001; Diehl, 2002; Thomaz et al. 2007; Almeida 2008). Esta mistura vertical da coluna de água tem um padrão diário definido pelo intercâmbio de calor e vento, que por sua vez é definido pela flutuação do nível da água (MacIntyre e Melack, 1984) e pelas friagens. Porém, muitos lagos da Amazônia Central têm profundidades maiores de 5m, ainda no período da seca o que faz deles lagos mais estáveis, com um hipolimnio definido e de difícil desestratificação. No lago Calado, por exemplo, MacIntyre e Melack (1988) observaram que misturas diárias da coluna aconteciam quando a profundidade do lago era menor do que 3m e que a coluna ficava estável quando a profundidade era maior que 5 m. A estabilidade da coluna de água resulta em um hipolimnio anóxico, com grande concentração de metano acumulado por baixo da termoclina como foi observado no Rio Amazonas por Crill *et al* (1988). De igual forma, em um reservatório na Austrália, foi observado que a coluna de água apresentava-se fortemente estratificada, com altas concentrações de metano no hipolimnio, durante os dias quentes do verão e

misturada durante as noites, resultando em uma redução do gradiente de concentração de oxigênio e metano entre superfície e fundo (Ford *et al* 2002).

O outro fator que afeta a dinâmica de circulação da coluna de água nos lagos Amazônicos é a “friagem”, um fenômeno climático de grande escala e que ocorre na Amazônia ocidental durante o inverno do hemisfério Sul (Maio – Setembro). A “friagem” caracteriza-se por uma queda brusca da temperatura como consequência da penetração de massas de ar polar que passam pelas bacias hidrográficas do Prata e do Paraguai (Hamilton e Tarifa, 1978; Marengo *et al* 1997). O fenômeno tem sido bem estudado em termos climáticos, sendo descrito como uma seqüência de eventos que podem reduzir em até 5°C a temperatura média em Manaus, o que não é comum em uma região equatorial tropical (Silva Dias *et al.* 2004). A friagem pode acontecer várias vezes no mesmo ano e nesse sentido, Culf *et al.* (1996) reporta para a Amazônia seis eventos durante 1992, nove em 1993 e 14 eventos durante 1994. Datas de eventos de friagens entre 1983-1996 são apresentadas por Marengo *et al.* (1997), e desde 1995 até hoje podem ser encontradas no Climanalise Boletim (<http://www6.cptec.inpe.br/revclima/boletim/index0507.shtml>) do Instituto de Pesquisas Espaciais (INPE) do Brasil.

Existem estudos pontuais como o apresentado por Oliveira *et al* (2004), no qual o efeito de uma friagem no mês de junho de 2001 na cidade de Rondônia foi analisada em termos das variáveis meteorológicas e fluxos de energia e CO<sub>2</sub>. O fenômeno é comum no estado do Amazonas e foi descrito pela primeira vez por Morize em 1920 (Marengo *et al.* 1997), quando a temperatura caiu até 16°C causando mortandade de peixes em lagos perto de

Manaus. Atualmente, o fenômeno é potencializado pelo homem pela diminuição da floresta, que obstruía a passagem do ar polar.

A friagem é bem conhecida, do ponto de vista dos ecossistemas aquáticos, pelas populações que moram nas ribeiras dos lagos na Amazônia e por diversos pesquisadores, que fazem referência dela nos seus trabalhos, por ser uma das causas do “Aiu”, que é a denominação regional da diminuição forte da tensão de oxigênio dissolvido na coluna de água. Este fenômeno traz como conseqüência a mortandade de peixes (Esteves, 1998), que são aproveitados pelos moradores dos lagos. Na friagem ocorre uma mistura total da coluna de água que faz com que, as camadas inferiores, pobres em oxigênio e ricas em gás sulfídrico e metano, cheguem a superfície ocasionando a morte de peixes. Uma dessas mortalidades massivas de peixes é descrita por Fearnside (1995) na hidroelétrica de Balbina em Abril de 1993, a qual foi associada à liberação do metano contido no hipolímnio, pela inversão da coluna de água durante a passagem de uma frente fria. Embora trata-se de um fenômeno citado e interpretado em diversos estudos limnológicos da Amazônia (Brinkman e Santos 1974; Melack e Fisher, 1983; Fearnside, 1995; Dámaso *et al.* 2004), não existe uma análise pontual do mesmo em termos do seu efeito sobre a coluna de água. Os estudos mais aproximados foram os realizados por Engle e Melack (2000), no qual um aumento na concentração superficial de metano foi detectado no lago Calado (AM, Brasil) como conseqüência de uma frente fria no final de maio de 1987 e o trabalho de Nuñez-Avellaneda (2006), que detectou um esfriamento da superfície da água num lago do rio Putumayo na Amazônia colombiana. Tundisi *et al* (1984) observaram no lago Cristalino

um resfriamento da coluna de água que foi associado à um evento anterior de friagem, porém, a coluna de água já estava estratificada quando fizeram as medições. Este fenômeno é diferente do observado no Pantanal por Hamilton *et al.* (1997), por tratar-se de uma depleção do oxigênio dissolvido de vários dias até meses no rio Paraguai durante o período de enchente.

A friagem é um evento periódico, mas não predecível, que representa uma perturbação dos ecossistemas aquáticos com uma intensidade e freqüências inversamente proporcionais (Melack e Fisher, 1983). Pode gerar inversão da coluna de água com fluxo de organismos entre hipolimnio e epilimnio (Jager *et al* 2008); aumento na concentração de gases como metano e sulfídrico na camada superior da coluna (Brinkman e Santos, 1974; Engle e Melack, 2000); autofertilização da coluna com nutrientes como fosfato e amônio (Melack e Fisher, 1983); e mortandade de peixes (Fearnside, 1995). Nesse sentido, se considerarmos que as depleções matutinas de oxigênio dissolvido nos ecossistemas aquáticos da Amazônia são uma situação normal, para a qual a maioria dos peixes da região tem desenvolvido algum tipo de adaptação (Val e Val, 1995), a friagem representa uma causa de mortalidade natural diferente. Não há, contudo, uma avaliação, mesmo pontual do efeito da friagem nesse sentido, como a existente para o lago George na África, onde foi estabelecido que as tormentas são um dos principais fatores naturais que controlam as populações ícticas, mas que junto com a predação e a restrição de áreas de desova representavam só o 10% da mortalidade, sendo o resto consequência da pesca (Gwahaba, 1973).

O objetivo deste trabalho foi descrever o comportamento da coluna de água, em termos da temperatura, oxigênio dissolvido e condutividade elétrica do lago Catalão na Amazônia Central, durante um ano hidrológico.

## MATERIAL E MÉTODOS

O Catalão é um lago de inundação na confluência do rio Solimões com o rio Negro, frente à cidade de Manaus, nos 3°10'04''S e 59°54'45''W. O lago tem forma semicircular durante as águas baixas, quando apresenta área mínima, restrita a uma pequena região profunda chamada de “poço”, com pouca influência dos ventos pelo relevo e a floresta. Na cheia o lago adquire forma de **X**, com um eixo maior no sentido Norte-Sul onde atinge 3,0 km de comprimento e um eixo menor de 1,2 km no sentido NE-SW. O lago é influenciado pelo rio Negro no início da enchente e pelo Solimões no final da enchente e cheia. O rio Negro é uma fonte de águas pretas, diluídas e ácidas (pH<5), com condutividade elétrica em torno de 8-10  $\mu\text{S}/\text{cm}$  e baixa capacidade de tamponamento (alcalinidade <0,05 meq/L), tendo como característica marcante a grande presença de solutos orgânicos do tipo húmico, responsáveis por sua coloração escura (Sioli, 1984). Por outro lado, o rio Solimões é uma fonte de águas brancas, túrbidas e carbonatadas, com alcalinidade em torno de 0,5-0,6 meq/L, condutividade elétrica em torno de 60- 90  $\mu\text{S}/\text{cm}$ , e pH próximo da neutralidade (Sioli, 1984). Assim, pode-se esperar que o balanço hidrológico do lago Catalão seja grandemente influenciado pelas magnitudes relativas dos influxos dos rios Solimões e Negro, podendo ser descrito como uma mistura variável dessas duas fontes quimicamente distintas (Brito, 2006; Almeida, 2008) havendo, portanto, uma seqüência temporal e espacial bastante particular de variação das características físicas e químicas para este lago.

Em outubro-novembro acontece o período de seca, no qual, o lago pode ficar sem entrada de água dos rios adjacentes e com uma área reduzida. Esta

falta de circulação do lago devido a não entrada de água dos rios adjacentes, causa uma compartimentalização do mesmo, com grandes diferenças espaciais das variáveis físicas e químicas. Baixos valores de transparência (0.3m) e elevados valores de condutividade ( $245 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$  a  $425 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ ) caracterizam este período (Almeida, 2008) que é a sua única fase realmente léntica. No final de novembro inicia-se a enchente com a entrada das águas do rio Negro que provocam uma diluição das águas do lago com um aumento dos valores de transparência e diminuição dos valores de condutividade.

Fevereiro, março e abril de 2007 corresponderam à primeira fase da enchente, quando o lago é influenciado pelo rio Negro, apresentando diminuição da condutividade e está permanentemente estratificado. Na fase final da enchente em abril, o rio Solimões entrou no lago (dai seu caráter misto), determinando um aumento da condutividade e o início da cheia, que é o período no qual foi observado o fenômeno da friagem nos dias 25-26 de maio. Estes valores de condutividade elétrica e transparência da água se mantêm até o início de maio, quando o lago atinge mais de 12 m de profundidade e tem início a entrada das águas do rio Solimões produzindo uma mistura (Brito, 2006; Almeida, 2008) que provoca uma homogeneização do lago e as características físicas e químicas se tornam mais semelhantes devido ao aumento da circulação das águas do lago.

As maiores variações das características físicas e químicas do lago Catalão na enchente e cheia são as temporais e não as espaciais (Almeida, 2008), como foi descrito em forma geral para lagos de inundação por Thomaz *et al.* (2007). Em junho-julho ocorre a cheia na qual são observadas flutuações

mínimas do nível de água, para iniciar a vazante no final de julho, desconexão com o rio Solimões em setembro e desaparecimento das macrófitas aquáticas flutuantes. Em outubro, quando o lago fica restrito a uma região chamada de poção, no entanto, continua vertendo água para o rio Negro, apesar de não mais possuir influência deste rio (Leite et al. 2006).

#### *Amostragem e análise de dados*

Temperatura, condutividade elétrica e oxigênio dissolvido foram mensurados em cada período de estudo (novembro de 2006, fevereiro, março, abril, maio e agosto de 2007) ao longo de um ciclo nictemeral e a cada quatro horas em um perfil vertical na região mais profunda do lago. As medições foram feitas com um aparelho Thermo Scientific Orion 5-Star Plus calibrado antes de cada medição. O sensor polarográfico para OD tem uma resolução de 0,1 – 0,01 mg/l e uma exatidão relativa de  $\pm 0,2$  mg/l.

A definição dos períodos de amostragens foi baseada na variação do nível hidrométrico do rio Negro de acordo com Bittencourt e Amadio (2007). Os períodos estudados correspondem a seca (novembro, 2006) enchente (março e abril), com entrada de água branca do rio Solimões, cheia (maio) quando foi observado o fenômeno da friagem e vazante (agosto).

Gráficos de isolíneas foram feitos para a visualização da distribuição das variáveis amostradas utilizando o programa SigmaPlot 2001. Diferenças significativas entre os meses estudados no que se refere aos valores de temperatura, oxigênio dissolvido e condutividade elétrica foram analisados através de análise de variância de um fator. Foram realizados os testes de

homoscedasticidade e normalidade dos dados, como estas premissas não foram atendidas os dados foram convertidos à escala logarítmica [ $\log.(n+1)$ ], novamente, foram analisadas as premissas, que após transformação dos dados foram atendidas.

A mesma análise foi utilizada para testar a existência de diferença significativa entre os horários de amostragem dentro de cada mês. Sempre que detectada a existência de diferença significativa entre os meses, ou entre os horários dentro de cada mês, um teste a *posteriori* (teste de Tukey) foi realizado para se identificar onde, especificamente, se encontravam as diferenças (Zar, 1974). Valores de 1,0 °C de temperatura, 10  $\mu\text{S}/\text{cm}$  de condutividade e 1,0 mg/L de oxigênio dissolvido, foram estabelecidos como padrões para definir uma estratificação ou não da coluna de água.

## RESULTADOS

A temperatura estabeleceu uma forte estratificação do lago durante a maior parte do ciclo hidrológico, com uma variabilidade de 1,0–2,5 °C entre superfície e fundo, estabelecendo uma zona de mistura de até 5 m na enchente (Fig. 2 B,C,D) e menor de 2.0 m na vazante (Fig. 2 F). Esta situação só mudou no período da seca entre as 02:00 e as 06:00 horas (Fig. 2 A) e na cheia, quando uma frente fria passou pela região (Fig. 2 E). As maiores temperaturas foram observadas na seca e início da enchente (Fig. 2 A, B) com valores de 31,5 e 32°C, na superfície às 18:00 e 14:00 horas respectivamente. No mês de agosto (Fig. 2 F) foi observada uma estratificação tão estável quanto no início da cheia, porém com uma variação gradual da temperatura até o fundo do lago, formando uma espécie de camada de água, evidenciando um forte gradiente de densidade e uma alta estabilidade da coluna de água. Em geral houve um ligeiro aquecimento da água no meio dia (máximo de 1.0° C), o qual não foi além do primeiro metro, ficando o lago estratificado todo o tempo, com exceção do período da friagem e na seca. Na seca o lago apresentou profundidade máxima de 6 m e ficou desestratificado entre 02:00 e 06:00 horas, com uma temperatura média de 29,0°C em toda a coluna. Entre as 10:00 e 22:00 horas, houve um ligeiro aquecimento da região superior, o que gerou uma estratificação nos dois primeiros metros da coluna e entre esta região e o fundo.

As menores temperaturas foram observadas no mês de maio (Fig. 2 D), tanto na superfície quanto no fundo, e coincidem com os ventos frios que iniciaram no dia anterior às medições e que foram categorizados como uma

friagem pelo INPE no Climanalise Boletim (2007). Entre as 02:00 e as 06:00 horas do segundo dia, foi detectada uma desestratificação total da coluna de água, com uma temperatura de 27.8°C, que foi o mínimo valor medido durante todo o tempo da pesquisa. Nas medições feita as 10:00 horas houve uma diferença de 0,2°C entre superfície e fundo, aumentando um pouco às 14:00 (0,8°C) para diminuir novamente às 18:00 e 22:00 horas estabelecendo-se uma desestratificação contínua da coluna.

O oxigênio dissolvido apresentou uma camada oxigenada que chegou até os 4.0 m durante a enchente (Fig. 3 A,B,C), apresentando, a partir desta profundidade, uma condição hipóxica na coluna de água, definida por concentrações menores de 0,5 mg/l. O teor de oxigênio dissolvido observado na superfície em abril (Fig. 3. C) foi o maior detectado e apresentou-se em todas as medições, com exceção as 14:00 horas quando regularmente o valor é maior.

No mês de maio (Fig. 3, E), como consequência da inversão da coluna de água pela temperatura, entre as 16:00 e 02:00 horas, foram observadas concentrações baixas na superfície e maiores no fundo. Entre as 18:00 e as 22:00 horas o oxigênio dissolvido na superfície foi o mais baixo (0,5 mg/l), sendo nesse mesmo período detectada uma concentração de 2.0 e 2.5 mg/l no fundo. Em agosto (Fig. 3,F), período correspondente à vazante, a coluna de água apresentou uma dinâmica diferente. Mesmo com uma forte estratificação da coluna em termos do OD, houve maior movimentação das camadas, sendo evidente o processo de consumo do oxigênio durante a noite e o processo de

recuperação durante o dia. De fato a coluna não se apresentou hipóxica em nenhuma das medições, sendo 1.0 mg/l o valor mínimo e 4.5 mg/l o máximo.

Em termos gerais a condutividade elétrica no lago Catalão apresentou-se estratificada na coluna de água, com valores menores na superfície e maiores no fundo, ainda em maio quando a coluna de água ficou invertida. Valores mínimos foram observados em abril, quando a influência do rio Negro é maior e máxima na vazante quando o lago tornou-se de água branca pela influência absoluta do rio Solimões. Durante o período de enchente foi possível observar o efeito de diluição da condutividade por conta da entrada de água do rio Negro e assim, a diferença entre superfície e fundo passou de 50  $\mu\text{S}/\text{cm}$  em fevereiro, para 20  $\mu\text{S}/\text{cm}$  em abril (Fig. 4, B,C,D), com uma diminuição da condutividade de 45  $\mu\text{S}/\text{cm}$  no fundo do lago, isto é, uma diluição das águas do fundo, nesse mesmo período. Na enchente, valores maiores de condutividade foram observados tanto na superfície quanto no fundo do lago. Em maio (Fig. 4E), a condutividade apresentou-se mais homogênea na coluna de água, com variações máximas de 7.0  $\mu\text{S}/\text{cm}$  as 22:00 horas e de 1.0  $\mu\text{S}/\text{cm}$  no início e final das medições. Esta situação não foi observada em nenhum dos outros períodos estudados. Os valores de condutividade (Fig. 4. F) aumentaram, na vazante, tanto na superfície quanto no fundo, sendo a diferença de até 20  $\mu\text{S}/\text{cm}$ . Os valores da superfície coincidem com a media dos valores de condutividade do rio Solimões, porque nesse período o lago está numa fase lótica definida pela dinâmica desse rio, que então tem influencia absoluta sobre o lago.

Os resultados indicaram a existência de diferença significativa entre os meses com relação à temperatura ( $F=71$ ,  $p=0.000$ ). Os meses de fevereiro, maio e novembro apresentaram diferença significativa entre si e em relação aos demais meses. Os dados de oxigênio dissolvido apresentaram diferença significativa entre os meses ( $F=14.6$ ;  $p=0.0000$ ), sendo possível determinar a formação de dois blocos distintos: o primeiro, formado pelos meses de fevereiro e março, que não se diferenciaram entre si, mas apresentaram diferenças significativas em relação aos demais meses, que formaram o outro bloco, os quais não diferenciaram-se entre si. Através dos dados de condutividade elétrica, foi possível observar a existência de diferença significativa entre os meses ( $F=197$ ,  $p= 0.000$ ), sendo que para esta variável os meses de fevereiro, março e abril possuíam diferenças significativas entre si e com os demais meses. Entretanto, os meses de maio, agosto e novembro não apresentaram diferença significativa entre si. Os resultados relacionados à existência de diferença significativa entre os horários dentro de cada mês referentes à temperatura, oxigênio dissolvido e condutividade elétrica estão apresentados na tabela 1. Após detectada a existência de diferença significativa foi realizado um teste *a posteriori* (teste de Tukey) para avaliar em que horários dentro dos meses amostrados apresentava-se a diferença, os resultados são apresentados na tabela 2.

Os resultados relacionados à existência de diferença significativa entre os meses amostrados à temperatura, oxigênio dissolvido e condutividade elétrica estão apresentados na tabela 3. Após detectada a existência de diferença significativa foi realizado um teste *a posteriori* (teste de Tukey) para

avaliar quais meses se diferenciaram entre si, os resultados são apresentados na tabela 4.

Contudo, podemos concluir que no caso da temperatura as duas escalas amostrais foram importantes, ou seja, para esta variável ocorrem flutuações significativas tanto em escala sazonal, onde o evento da friagem parece ter contribuição decisiva, visto que o mês de maio onde foi relatado o evento de friagem se diferenciou de todos os demais no que se refere a temperatura, bem como em escala nictemeral, onde esta variável também apresentou flutuações significativas ao longo do dia em dois dos meses amostrados (abril e maio). No caso dos valores de oxigênio dissolvido podemos perceber que as maiores diferenças encontradas são entre os horários amostrados dentro de cada mês, ou seja, a flutuação dos valores desta variável possui uma maior amplitude em escala nictemeral se comparada à escala sazonal. O contrário acontece com a condutividade elétrica onde as diferenças significativas desta variável foram encontradas entre os meses amostrados, corroborando mais uma vez a influência da entrada dos rios Negro e Solimões neste ambiente misto, e mostrado que as flutuações dos seus valores sofrem maiores influências sazonais.

Não foi constatada a presença de peixes mortos, nem cheiro de gás sulfídrico na superfície da água, fatos que associados regularmente com este tipo de evento (Esteves, 1998; Fearnside 1995; Nuñez-Avellaneda 2006; Damaso *et al* 2004), em nenhuma das regiões do lago. Um recorrido por toda a superfície do lago foi feito antes e depois das medições das 06:00 horas do dia

27 de maio, quando os dados mostravam já que uma inversão da coluna de água, produto do esfriamento da superfície, tinha acontecido.

## DISCUSSÃO

O lago Catalão apresentou, durante o período do estudo uma forte relação com o pulso de inundação dos rios Negro e Solimões, o que pode ser observado através diferença significativa dos parâmetros estudados (temperatura, oxigênio dissolvido e condutividade) para os quatro períodos limnológicos. A condutividade elétrica apresenta-se como o parâmetro que melhor define a participação de cada um dos rios, sendo baixa no período de influencia do rio Negro e alta na fase do Solimões. Este comportamento hidrodinâmico dos lagos de inundação é definido pela sua interação com o rio (Junk *et al* 1989, Junk e Wantzen 2004) e pela sua morfometria (Melack, 1984; Fantin-Cruz, 2008), o que determina a freqüência e intensidade das misturas horizontais e verticais da coluna de água junto o intercâmbio de calor e os ventos (MacIntyre e Melack 1988, 1995).

As misturas verticais da coluna de água constituem um fator físico importante para o metabolismo do lago, condicionando a entrada de nutrientes na zona fótica e afetando o potencial redox da interfase água-sedimento. Isto é, a mistura renova as condições do fundo aportando oxigênio dissolvido e ao mesmo tempo permite a autofertilização do epilimnio através dos nutrientes provenientes do fundo, criando assim, uma relação trófica entre a região bentônica e pelágica (MacIntyre e Melack, 1995; Vadeboncoeur *et al.* 2002), a qual é regularmente impedida pela estratificação térmica. Nesse sentido, um padrão para o tipo e freqüência de mistura da coluna de água em lagos Amazônicos foi proposto por Tundisi *et al* 1984; MacIntyre e Melack (1984, 1988); Melack e Forsberg, (2001) onde lagos com profundidades menores de

4.0 m tem mistura freqüente de toda a coluna de água. Entretanto, quando a profundidade é maior que 5.0 m, há uma estratificação quase permanente, com uma camada anóxica na parte inferior da termoclina sendo rara a mistura de toda a coluna. Nessas condições, as concentrações de nutrientes são baixas na zona fótica e altas no hipolimnio anóxico (Melack e Fisher, 1990). A mistura da coluna de água representaria uma situação de autofertilização da coluna de água produzindo um aumento da produção fitoplanctônica (MacIntyre e Melack, 1995), por causa da turbulência, que dispersa o fitoplâncton na coluna de água, agindo de forma contrária à sedimentação (Diehl, 2002).

Em geral, os períodos de mistura da coluna de água afetam a ciclagem de nutrientes e a dinâmica do plâncton em lagos tropicais (Lewis, 1996), o que ocorre com uma alta eficiência, devido as altas temperaturas do ambiente o ano todo. Assim, lagos amazônicos apresentam mistura total nas quatro ou seis semanas da seca quando tem profundidades menores de 5.0 m (Tundisi et al 1984; MacIntyre e Melack 1995; Lewis 1996) e nos breves períodos de frio na atmosfera (Melack e Fisher, 1990).

A temperatura da coluna de água apresentou uma média de 28,9°C, com os maiores valores em fevereiro (30°C) e os menores em maio (27,9°C), sendo este valor consequência da friagem. Durante as medições de 2007 (com exceção do período da friagem), houve estratificação do tipo descrito para a cheia no lago Calado (MacIntyre e Melack, 1984), com uma forte estabilidade no período da vazante. O comportamento do lago está de acordo com a proposta de MacIntyre (1993) segundo a qual, pela manhã ocorre aquecimento da superfície por alta insolação sem ventos, tendo início à tarde. Durante a

noite produzem uma mistura da camada superior da coluna definida como a região de mistura diária (Imberger, 1985), que durante o período de inundação foi de 5.0 m e na vazante foi aproximadamente de 2.0 m. O ganho de temperatura observado na superfície no início da tarde torna mais estável a estratificação, diferentemente do vento Norte do final das tardes e o esfriamento normal das noites, os quais só conseguem gerar uma capa isotérmica de até cinco metros, como foi observado em fevereiro. Esta situação é de muita importância ecológica na medida em que uma zona de mistura diária de 5.0 m garante uma incidência de luz intermitente, mas suficiente para o crescimento populacional do fitoplâncton (Diehl, 2002), que de outra forma, não seria possível, já que a maior profundidade da região fótica observada por Brito (2006) foi de 2,6 m na enchente e 1,6 m na seca.

O teor de oxigênio dissolvido na coluna de água reflete a proporção entre a produção e consumo. O comportamento normal desse parâmetro na coluna de água é maior concentração na superfície e menor no fundo, sendo maior durante o dia e menor à noite. Lagos Amazônicos tem na sua maioria caráter heterotrófico (Forsberg *et al.* 1988; Melack e Forsberg, 2001), com concentrações de oxigênio dissolvido por abaixo da saturação (Melack e Fisher 1983). O mesmo comportamento foi observado durante quase todo o estudo no lago Catalão, onde foi avaliada uma média de 1,5 mg/L, com valores máximos nos períodos de cheia e vazante e os mínimos valores na seca. Em geral foi observada uma camada oxigenada, quase sempre subsaturada e não maior do que cinco metros definindo o epilimnio do lago. Esta região oxigenada esta

fortemente associada com a zona de mistura diária estabelecida pela temperatura.

O lago Catalão esteve estratificado em termos do oxigênio dissolvido no mês de novembro de 2006, com uma profundidade aproximada de 6 m e com altas concentrações de oxigênio na superfície durante o dia e menores, mas oxigenadas, durante a noite. Este comportamento é diferente das generalizações feitas por diversos autores (Lewis 1996; Esteves, 1998) segundo os quais, lagos de inundação tem caráter polimitico, especialmente no período de águas baixas. É necessário nesse sentido, estabelecer uma profundidade determinada como máxima para a categoria lagos rasos (p.ex. os 8 m propostos por Melack e Forsberg 2001) para evitar confusões na hora de fazer referência a esse tipo de lagos já que os critérios estabelecidos para lagos temperados não funcionam adequadamente ao tratar-se de lagos de inundação (Bayley 1980; Lewis 1996).

Nos meses de fevereiro e março, quando inicia a enchente do lago, com água do rio Negro, há nos cinco primeiros metros, uma camada superior que fica oxigenada as 24 horas do dia, mas com concentrações de OD menores que nos outros períodos estudados. Isto pode ser consequência do alto consumo de oxigênio na zona de transição aquático-terrestre, devido a decomposição de plantas terrestres e fezes dos búfalos que pastoreiam na várzea entre o final da vazante e o início da cheia como observado no Pantanal (Hamilton *et al.* 1977; Hamilton 2002) e na Austrália (Ford *et al.* 2002), chegando a situações de anoxia extremas no Pantanal. De fato, os valores de OD observados na região limnética, não refletem os valores na região litorânea,

que podem ser menores (Brito, 2006), mas definem uma região oxigenada e outra com metabolismo absolutamente anaeróbico. No mês de abril, quando o lago apresenta a maior influencia do rio Negro, foram observados os maiores valores de oxigênio dissolvido na camada superior, com valores de supersaturação, que não correspondem as conclusões de Tundisi *et al.* (1984), segundo o qual, as menores concentrações de OD foram observadas nas águas altas dos lagos estudados. O comportamento dos dados obedece ao aumento do “fetch” pelo incremento da área de águas abertas e a diminuição do efeito protetor da floresta, sendo um elemento adicional que explica as altas concentrações de OD na cheia. Isto faz mais sentido se considerarmos o trabalho de Melack e Fisher (1983), que demonstraram no lago Calado (perto da nossa área de estudo) que a maior fonte de oxigênio dissolvido no lago era o intercambio com a atmosfera e não a fotossíntese. Dessa forma pode-se visualizar melhor por que o oxigênio dissolvido fica restrito à zona de mistura diária proposta por Imberger (1985); MacIntyre (1995) e, com exceção do período da seca, não apresenta o comportamento clássico de maiores valores no dia e menores à noite.

A condutividade apresenta-se como um bom traçador do nível de influencia dos rios Negro e Solimões sobre o lago. Forsberg *et al.* (1988) usaram a alcalinidade com bons resultados, mas medidas de condutividade são mais fáceis de serem quantificadas no campo, especialmente quando as medições são muitas e freqüentes. O lago apresentou uma condutividade média de 85 $\mu$ S/cm, sendo este valor próximo da media do rio Solimões-Amazonas, o que não significa que seja este o comportamento geral do lago.

Os maiores e mais homogêneos valores foram observados em Novembro de 2006, durante a seca, quando o lago apresentou menor profundidade. A condutividade nesse período foi de 190  $\mu\text{S}$ , com pequenos volumes (bolsões) de maiores e menores valores, que podem ser associados a presença de macrófitas aquáticas flutuantes antes da medição. Nas avaliações de 2007 o comportamento foi bem diferente, com maiores valores no fundo e menores na superfície, quando tem início o período de inundação com água do rio Negro, o qual dilui as águas do lago até atingir condutividade média de 59  $\mu\text{S}$ , com valores mínimos na superfície (40 $\mu\text{S}$ ) e máximos de 90 $\mu\text{S}$  no fundo. Em geral e apesar da forte correnteza dos rios Negro e Solimões, a condutividade elétrica apresentou-se sempre estratificada, ainda nos períodos de desestratificação térmica, o que faz desse parâmetro uma ferramenta muito importante para estudar a hidrodinâmica deste tipo de lagos.

### **Friagem**

Em 2007 foram registrados pelo INPE (Climanalise Boletim 2007), dez episódios de friagem afetando principalmente a região sul e sudeste do Amazonas, sendo as primeiras em maio e a última em setembro, com quatro eventos durante o mês de agosto. Em maio de 2007, o maior destaque climatológico no Brasil foram as incursões de massas de ar frio que causaram acentuada queda de temperatura no sul do país, inclusive com ocorrência de geada e neve. Em total seis massas de ar frio afetaram o Brasil nesse mês. A segunda massa de ar frio foi intensa e proporcionou a ocorrência de uma friagem nos Estados do Acre e Rondônia. Na última semana de maio, uma nova massa de ar frio avançou sobre o continente sul-americano, provocando

fortes declínios de temperatura e recordes históricos de temperaturas mínimas no Sul do país. No dia 22 de maio, a quinta massa de ar frio continental atingiu o extremo Oeste do Rio Grande do Sul, estendendo-se para as Regiões Centro-Oeste, Sudeste, Sul e sul da Região Norte, onde ocorreu mais um episódio de friagem, nos dias 24 e 25. Este último evento de maio, corresponde com nossas observações, mais ao Norte, nos dias 25-26.

Nos quinze dias anteriores às medições de maio não houve chuva na zona, até a noite do dia 24 que choveu e o dia 25 começou com vento frio do Sul que se manteve, mas sem chuva, até as 10:00 horas do dia seguinte com uma cobertura total de nuvens. Medições foram feitas em agosto, correspondo ao período da vazante, onde os parâmetros apresentaram a mesma dinâmica da enchente, com valores diferentes.

Em geral, a alta diversidade e produção biológica nos lagos de inundação são explicadas pela inundação estacional que estabelece uma forte variabilidade dos ecossistemas aquáticos e terrestres associados (Junk *et al.*, 1989; Wantzen *et al.* 2004), definindo a profundidade e o fetch, que por sua vez determinam: 1) a profundidade diária de mistura e 2) a profundidade máxima, da qual depende se essa mistura é completa. Assim, nos lagos com profundidades maiores de 8.0 m, que mantêm uma zona anóxica fortemente diferenciada da região de mistura diária, o epilimnio é pobre em nutrientes (menos de 0,5  $\mu\text{M}$  de fosfato e amônio), quando comparado com o hipolimnio anóxico que apresenta valores de 5  $\mu\text{M}$  e 20  $\mu\text{M}$  de fosfato e amônio respectivamente (Melack e Fisher 1983). Nesse contexto, a desestratificação da coluna de água pela friagem é então, uma forma de recirculação de

nutrientes entre o fundo e a camada superficial da coluna de água e explica os processos de interação entre a região limnética e bentônica (MacIntyre e Melack 1995; Vadeboncoeur *et al.* 2002).

Por outro lado, através da percepção que oferece o conceito do pulso de inundação de Junk *et al.* (1989), o lago Catalão pareceria estar em uma constante situação de distúrbio pela dinâmica de inundação (primeiro o rio Negro e depois o Solimões) o que o caracteriza como um lago diferente em cada um dos períodos limnológicos. Porém, em termos da dinâmica da coluna de água, o lago fica estratificado a maior parte do ano e nesse sentido é muito estável (Melack e Fisher, 1983; Lewis, 1996; Melack e Forsberg, 2001), com uma zona de mistura que no máximo vai até os 5.0 m e um hipolimnio anóxico.

É evidente a importância da hidrodinâmica dos lagos de inundação para o entendimento do seu funcionamento ecológico, como tem sido estabelecido por diversos autores em diferentes bacias (Hill e Rai 1982, Sioli 1984, Junk *et al.* 1989, Hamilton, 2002; Townsend 2006). Estes estudos tem em comum o fato de considerar as diversas relações metabólicas entre lago-rio-ATTZ como o principal resultado dessa hidrodinâmica. em termos do nível da água e caracterização limnológica dos lagos (léntica ou lótica), mas não explica completamente as misturas verticais da coluna de água. Esta dinâmica é definida também em função do intercâmbio de calor com a atmosfera e os ventos (MacIntyre e Melack 1984, 1988, 1995; Tundisi *et al.* 1984). Dentro deste contexto, inclui-se o fenômeno da friagem o qual é uma situação excepcional de troca de calor, e que representa uma situação especial com grande importância ecológica para o funcionamento destes lagos. O fenômeno, é uma

força capaz de romper a termoclina em lagos com profundidades maiores de 8 m com uma ampla camada anóxica, e além disso, não é um fenômeno isolado que se apresenta uma vez no ano como sugerido por Melack e Fisher (1983). A friagem traz como consequência uma ressuspensão dos sedimentos bentônicos para regiões oxigenadas e integra assim as cadeias tróficas bentônicas e pelágicas do sistema (MacIntyre e Melack, 1995; Vadeboncoeur *et al.* 2002), chegando em alguns casos extremos a produzir a morte de peixes (Fearnside, 1995). Nessa perspectiva, a friagem, com as suas consequências químicas, físicas, físico-químicas e biológicas, representa uma forte perturbação ambiental que pode definir a coexistência de organismos nos lagos de inundação amazônicos durante os períodos de águas altas (até nove meses no ano), numa seqüência que inclui: ventos frios, inversão da coluna de água, liberação de gases como metano e sulfídrico resultando na mortalidade de peixes. Isto é, pela combinação de gases tóxicos, depleção de oxigênio dissolvido, ressuspensão dos sedimentos anóxicos ricos em nutrientes seqüestrados do fundo e integração das cadeias tróficas bentônicas e pelágicas.

O comportamento da coluna de água no lago Catalão encaixa-se com o proposto por Wetzel (2001), o qual, baseado no trabalho de Hutchinson e Löffler, considera os lagos tropicais no nível do mar e até 20° de latitude como oligomíticos, sendo estratificados pela temperatura a maior parte do ano com raros períodos de circulação. É importante dizer que esta classificação se refere a lagos suficientemente profundos para formar um hipolimnio, o que

acontece na maioria dos lagos de inundação amazônicos no período de enchente, cheia e vazante, ou seja a maior parte do ano.

Mesmo considerando a importância biótica e abiótica do pulso de inundação para os lagos, é necessário ressaltar que há outro tipo de elementos ambientais periódicos, mas não previsíveis, que afetam seu funcionamento e estrutura. A friagem não depende do pulso de inundação. Trata-se de um fenômeno externo à Bacia, que se origina no pólo Sul e que gera uma força capaz de desestratificar uma coluna de água independente da sua profundidade. Isto não acontece com os ventos de caráter regional, cujo efeito sobre a coluna de água depende da profundidade desta, ou seja, do pulso de inundação. Conclui-se então, que afirmações segundo as quais os ecossistemas de inundação são definidos pelo pulso estacional de inundação e estiagem, não oferecem uma visão completa, mas restrita da sua hidrodinâmica.

## REFERÊNCIAS

Almeida, F. F. 2008. Fitoplâncton de um lago de inundação amazônico (lago Catalão, Amazonas – Brasil): estrutura da comunidade, flutuações espaciais e temporais. Dissertação de Mestrado em Biologia de Água Doce e Pesca Interior. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus.

Almeida, F. F. and S. Melo. 2009. Considerações limnológicas sobre um lago da planície de inundação amazônica (lago Catalão -Amazonas-Brasil). Revista Acta Scientiarum. Maringá, v. 31, n. 4, p. 387-395

Bayley, P.B. 1980. The limits of limnological theory and approaches as applied to river-floodplain systems and their fish production. Tropical Ecology & Development: 739-746.

Bittencourt, M.M. and S.A. Amadio. 2007. Proposta para identificação rápida dos períodos hidrológicos em áreas de várzea do rio Solimões-Amazonas nas proximidades de Manaus. Acta Amazônica. Vol. 37(2): 303-308.

Brinkman W.L.F. and M. Santos. 1974. The emission of biogenic hydrogen sulfide from Amazonian floodplain lakes. Tellus 26: 261–267

Brito, J. G. 2006. Influência do pulso de inundação sobre variáveis limnológicas de um lago de várzea da Amazônia Central, lago Catalão. Dissertação. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus: 191pp.

Crill, P.M., K.B. Bartlett, J.O. Wilson, S.I. Sebacher, R.C. Harriss, J.M. Melack, S. MacIntyre and L. Lesack. 1988. Tropospheric methane from an Amazonian floodplain lake. *J. Geophys. Res.* 93: 1564–1570

Culf, A.D., J.L. Esteves, A. De O. Marques Filho and H.R. Da Rocha. 1996. Radiation, temperature and humidity over forest and pasture in Amazônia. in: J. H. C. Gash, C. A. Nobre, J. M. Roberts, and R.L. Victoria (Eds). *Amazonian Deforestation and Climate*. John Wiley & Sons, Chichester, England. p.175-192.

Dámaso J., A. Ipuchima, E. F. Prieto-Piraquive, Á. Bolívar, B. Corrales, S. R. Duque, E. Carrizosa, C. Granado-Lorencio and C. Rodríguez. 2004. *La Playa y los lagos de Yahuaraca (Cartilla de conocimiento tradicional)*. Universidad Nacional de Colombia, Sede Leticia - Universidad de Sevilla - Junta de Andalucía (España) y Tropenbos Colombia. 27 p.

Diehl, S. 2002. Phytoplankton, light, and nutrients in a gradient of mixing depths: Theory. *Ecology* 83: 386–398.

Downing, J.A., Y.T. Prairie, J.J. Cole, C.M. Duarte, L.J. Tranvik, R.G. Stiegl, W.H. McDowell, P. Kortelainen, N.F. Caraco, J.M. Melack and J. Middleburg. 2006. The global abundance and size distribution of lakes, ponds, and impoundments. *Limnol. Oceanogr.* 51: 2388-2397.

Engle, D., and J. M. Melack. 2000. Methane emissions from an Amazon floodplain lake: Enhanced release during episodic mixing and during falling water, *Biogeochemistry*, 51, 71–90.

Esteves, F.A. 1998. *Fundamentos de Limnologia*. 2. ed. Rio de Janeiro: Ed. Interciência. 602pp.

- Fantin-Cruz, I., S. Loverde-Oliveira and P. Girard. 2008. Caracterização morfológica e suas implicações na limnologia de lagoas do Pantanal Norte. *Acta Sci. Biol. Sci. Maringá*, v. 30, n. 2, p. 133-140
- Fearnside, P.M. 1995. Hydroelectric dams in the Brazilian Amazon as sources of 'greenhouse' gases. *Environmental Conservation* 22(1): 7-19.
- Ford, P., P. Boon and K. Lee. 2002. Methane and oxygen dynamics in a shallow floodplain lake: the significance of periodic stratification. *Hydrobiologia* 485: 97-110.
- Forsberg, B.F., A.H. Devol, J. E. Richey, L. Martinelli, and U. dos Santos. 1988. Factors controlling nutrient distributions in Amazon lakes. *Limnol. Oceanogr.* 33: 41-56.
- Gwahaba, J.J. 1973. Effects of fishing on the *Tilapia nilotica* (Linne' 1757) population in Lake George, Uganda over the past 20 years. *African Journal of Ecology*. Volume 11 Issue 3-4, Pages 317 – 328
- Hamilton, S. 2002. Hydrological controls of ecological structure and function in the Pantanal wetland (Brazil). *The Ecohydrology of South American Rivers and Wetlands*. IAHS Special Publication no. 6, Chapter No. 8
- Hamilton, S.K., S. Sippel, D.F. Calheiros and J.M. Melack. 1997. An anoxic event and other biogeochemical effects of the Pantanal wetland on the Paraguay River. *Limnol. Oceanogr.* 42: 257-272.

Hamilton, M. and J. Tarifa. 1978. Synoptic aspects of a polar outbreak leading to frost in tropical Brazil, July 1972. *American Meteorological Society*. Vol 106, 1545-1556.

Hill, G., and H. Rai. 1982. A preliminary characterization of the tropical lakes of the Central Amazon by comparison with polar and temperate systems. *Arch. Hydrobiol.* 96 (1): 97-111.

Inpe. 2007. *Climanalise Boletim*. 22(01-12):  
<http://www6.cptec.inpe.br/revclima/boletim/>

Imberger, J. 1985. "The diurnal mixed layer" *Limnology and Oceanography* 30: 737-770.

Jager, C.G., S. Diehl and G.M. Schmidt. 2008. Influence of water-column depth and mixing on phytoplankton biomass, community composition, and nutrients. *Limnol. Oceanogr.*, 53(6), 2361–2373

Junk, W. J., P. B. Bayley and R. E. Sparks. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* 106: 110–127.

Junk, W. J. and K. M. Wantzen. 2004. The flood pulse concept: New aspects, approaches, and applications—an update. In Welcomme, R. & T. Petr (eds), *Proceedings of the 2nd Large River Symposium (LARS)*, Pnom Penh, Cambodia. Bangkok. RAP Publication: 117–149.

Leite, R.G., J.V. Silva and C.E. Freitas. 2006. Abundância e distribuição das larvas de peixes no lago Catalão e no encontro dos rios Solimões e Negro, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica*. Vol 36: 557-562.

Lewis Jr. W.M. 1996. Tropical lakes: how latitude make a difference. 43-64. In F. Schiemer & K.T. Boland (eds.) 1996. *Perspectives in Tropical Limnology*. Academic Publishing by, Amsterdam, The Netherlands.

MacIntyre, S. 1993. Vertical mixing in a shallow, eutrophic lake: Possible consequences for the light climate of phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 38(4), 798-817

MacIntyre, S. and J.M. Melack. 1984. Vertical mixing in Amazon floodplain lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22: 1283-1287.

MacIntyre, S. and J. M. Melack. 1988. Frequency and depth of vertical mixing in an Amazon flood-plain lake (L. Calado, Brasil). *Verhand. int Ver. Limnol.* 23: 80–85.

MacIntyre, S. and J.M. Melack. 1995. Vertical and horizontal transport in lakes: Linking littoral, benthic, and pelagic habitats. *Journal of the North American Benthological Society [J. N. AM. Benthol. Soc.]*. Vol. 14, no. 4, pp. 599-615.

Marengo, J.A., C.A. Nobre and A.D. Culf. 1997. Climatic Impacts of “Frigens” in Forested and Deforested Areas of the Amazon Basin. *Journal of Applied Meteorology*. Vol 36: 1553-1566

Melack, J.M. 1984. Amazon Floodplain Lakes: Shape, Fetch, and Stratification. *Verhandlung Internationale Vereinigung Limnologie* Vol. 22, p 1278-1282

Melack, J. M. and T. R. Fisher. 1983. Diel oxygen variations and their ecological implications in Amazon floodplain lakes. *Arch. Hydrobiol.* 98: 422–442.

Melack, J.M. and T.R. Fisher. 1990. Comparative limnology of tropical floodplain lakes with an emphasis on the central Amazon. *Acta Limnologia Brasiliensia* 3: 1-48.

Melack, J.M. and B.R. Forsberg. 2001. Biogeochemistry of Amazon floodplain lakes and associated wetlands. In: McClain, M.E.; Victoria, R.L. and J.E. Richey (eds.) *The biogeochemistry of the Amazon Basin*. Oxford University Press, Oxford 235-274 pp.

Neves dos Santos R., E.J.G. Ferreira and S. Amadio. 2007. Effect of seasonality and trophic group on energy acquisition in Amazonian fish. *Ecology of Freshwater Fish* doi: 10.1111/j.1600-0633.2007.00275.x

Núñez-Avellaneda, M. 2005. Fitoplancton en ecosistemas acuáticos de la cuenca del río Putumayo (Amazonia Colombo Peruana). *Disertación de Maestría en Estudios Amazónicos*. Universidad Nacional de Colombia, Sede Leticia. 96p.

Oliveira, P.J., E.J. da Rocha; G. Fisch, B. Kruijt and J.B. Ribeiro. 2004. Efeitos de um evento de friagem nas condições meteorológicas na Amazônia: um estudo de caso. *Acta Amazonica*, Vol. 34 (4): 613 - 619

Silva-Dias, M.A.F., P.L. Silva-Dias, M. Longo, D.R. Fitzjarrald and A.S. Denning. 2004. River breeze circulation in eastern Amazonia: observations and modelling results. *Theor. Appl. Climatol.* 78, 111–121

Sioli, H. 1984. The Amazon and its main affluents: Hydrography, morphology of the river courses, and river types. In: H. SIOLI (ed.) The Amazon. Limnology and Landscape Ecology of a Mighty Tropical and its Basin. Monogr. Biol. 56. Dr. W. Junk Publ., The Hague, Netherlands. pp. 127-165.

Thomaz, S. M., L.M. Bini and R.L. Bozelli. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* (The Hague), Holanda, v. 579, p. 1-13.

Townsend, S.A. 2006. Hydraulic phases, persistent stratification, and phytoplankton in a tropical floodplain lake (Mary River, northern Australia). *Hydrobiologia* 556:163–179

Tundisi, J., B.R. Forsberg, A. Devol, T. Zaret, T. Tundisi, A. Santos, J. Ribeiro and E. Hardy. 1984. Mixing patterns in Amazon lakes. *Hydrobiologia*, 108: 3-15.

Vadeboncoeur, I., J. Vander Zanden and D. Lodge. 2002. Putting the lake back together: reintegrating benthic pathways into lake food web models. *BioScience* 52, 44.

Val, A. L. and Almeida-Val, V.M.F. 1995. Fishes of the Amazon and their environment. Physiological and Biochemical Aspects. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York, 224 p.

Wetzel, R.G. 2001. Limnology, lake and river ecosystems. Third Edition. Academic Press.

Wallace, A.R. 1889. A narrative of travels on the Amazon and Rio Negro. Second Edition. Ward, Lock and Co. London.

ZAR, J. H. 1974 Biostatistical analysis. Englewood Cliffs: Prentice Hall.

## TABELAS

**Tabela 1: Resultados da ANOVA: análise da influencia da hora do dia para cada mês sobre a variância da temperatura, oxigênio dissolvido e condutividade elétrica no lago Catalão. Resultados significativos ( $p \leq 0.05$ ) em negrito.**

Mês	Temperatura		Oxigênio dissolvido		Condutividade elétrica	
	F	P	F	P	F	P
Fevereiro	1.297	0.283	1.322	0.273	0.025	0.999
Março	0.641	0.670	0.674	0.645	0.040	0.999
Abril	<b>2.632</b>	<b>0.031</b>	1.223	0.308	0.243	0.942
Mai	<b>9.698</b>	<b>0.000</b>	<b>2.454</b>	<b>0.042</b>	1.148	0.344
Agosto	0.019	0.999	<b>11.660</b>	<b>0.000</b>	0.013	0.999
Novembro	2.279	0.057	1.199	0.319	3.604	0.060

**Tabela 2: Resultados do test de Tukey: hora do dia do mês onde foram encontradas diferenças significativas em temperatura, oxigênio dissolvido e condutividade foram encontradas no lago Catalão.**

<b>Temperatura</b>			
<b>Mês</b>	<b>Intervalo de tempo</b>		<b>Valor p</b>
	<b>Inicia</b>	<b>termina</b>	
<b>Abril</b>	10:00	02:00	0.028
<b>Mai</b>	10:00	02:00	0.045
	10:00	06:00	0.010
	14:00	18:00	0.016
	14:00	22:00	0.001
	14:00	02:00	0.000
	14:00	06:00	0.000
<b>Oxigênio dissolvido</b>			
<b>Mês</b>	<b>Intervalo de tempo</b>		<b>Valor p</b>
	<b>Inicia</b>	<b>termina</b>	
<b>Mai</b>	06:00	18:00	0.028
<b>Agosto</b>	22:00	10:00	0.000
	22:00	14:00	0.001
	22:00	18:00	0.018
	22:00	06:00	0.000
	02:00	10:00	0.000
	02:00	14:00	0.001
	02:00	18:00	0.016
	02:00	06:00	0.000

**Tabela 3: Resultados da ANOVA: análise da influencia do mês na variância da temperatura, oxigênio dissolvido e condutividade no lago Catalão. Resultados significativos ( $p \leq 0.05$ ) em negrito.**

Variable	F	P
Temperatura	<b>12.773</b>	<b>0.000</b>
Oxigênio dissolvido	2.439	0.060
Condutividade	<b>81.993</b>	<b>0.000</b>

**Tabela 4: Resultados do test de Tukey: combinações de meses para os que foi achada diferencia significativa em temperatura, oxigênio dissolvido e condutividade elétrica no lago Catalão.**

Temperatura	Fevereiro	Março	Abril	Maiο	Agosto	Novembro
Fevereiro		<b>0.037027</b>	<b>0.001585</b>	<b>0.000141</b>	<b>0.017546</b>	0.414997
Março	<b>0.037027</b>		0.856025	<b>0.000946</b>	0.999723	0.831446
Abril	<b>0.001585</b>	0.856025		<b>0.022867</b>	0.953350	0.194256
Maiο	<b>0.000141</b>	<b>0.000946</b>	<b>0.022867</b>		<b>0.002104</b>	<b>0.000154</b>
Agosto	<b>0.017546</b>	0.999723	0.953350	<b>0.002104</b>		0.668095
Novembro	0.414997	0.831446	0.194256	<b>0.000154</b>	0.668095	
Condutividade elétrica	Fevereiro	Março	Abril	Maiο	Agosto	Novembro
Fevereiro		0.420608	<b>0.000143</b>	<b>0.013890</b>	<b>0.005452</b>	<b>0.000141</b>
Março	0.420608		<b>0.001219</b>	<b>0.000176</b>	<b>0.000152</b>	<b>0.000141</b>
Abril	<b>0.000143</b>	<b>0.001219</b>		<b>0.000141</b>	<b>0.000141</b>	<b>0.000141</b>
Maiο	<b>0.013890</b>	<b>0.000176</b>	<b>0.000141</b>		0.999421	<b>0.000141</b>
Agosto	<b>0.005452</b>	<b>0.000152</b>	<b>0.000141</b>	0.999421		<b>0.000141</b>
Novembro	<b>0.000141</b>	<b>0.000141</b>	<b>0.000141</b>	<b>0.000141</b>	<b>0.000141</b>	

## LEGENDAS DAS FIGURAS

**Figura 1. Mapa da região incluindo a zona do lago Catalão (área no círculo) e a cidade de Manaus, AM., Brasil. 3°10'04''S e 59°54'45''O. (modificado de Neves dos Santos et al., 2007) Lago Catalão.**

**Figura 2: Variação diária na distribuição vertical da temperatura no lago Catalão durante os meses de: A) Novembro; B) Fevereiro; C) Março; D)Abril; E) Maio e F) Agosto.**

**Figure 3: Variação diária na distribuição vertical do oxigênio dissolvido no lago Catalão durante os meses de: A) Novembro; B) Fevereiro; C) Março; D)Abril; E) Maio e F) Agosto.**

**Figure 4: Variação diária na distribuição vertical da condutividade elétrica no lago Catalão durante os meses de: A) Novembro; B) Fevereiro; C) Março; D)Abril; E) Maio e F) Agosto.**

## FIGURAS

Figure 1.

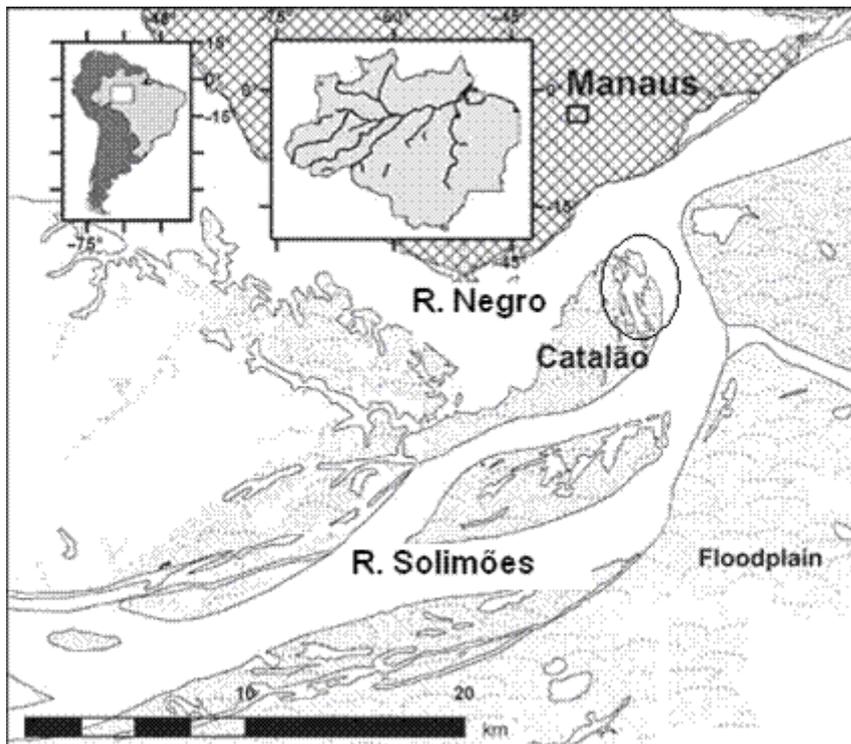


Figura 2.

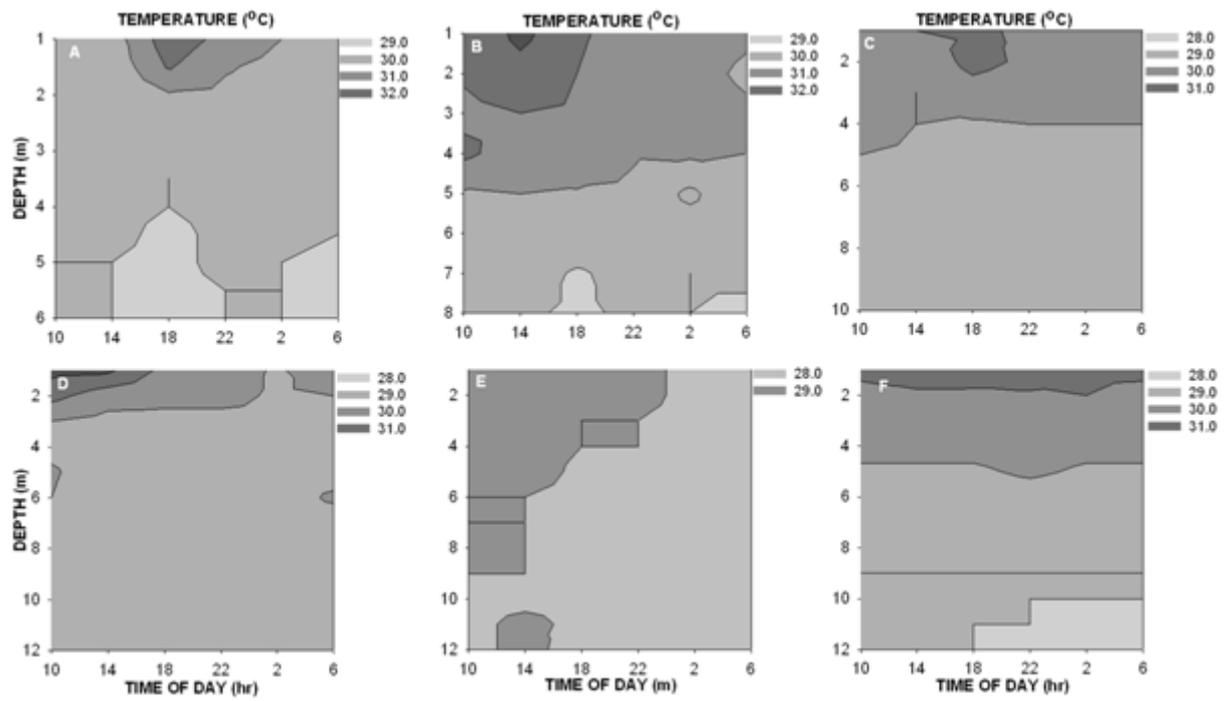


Figura 3.

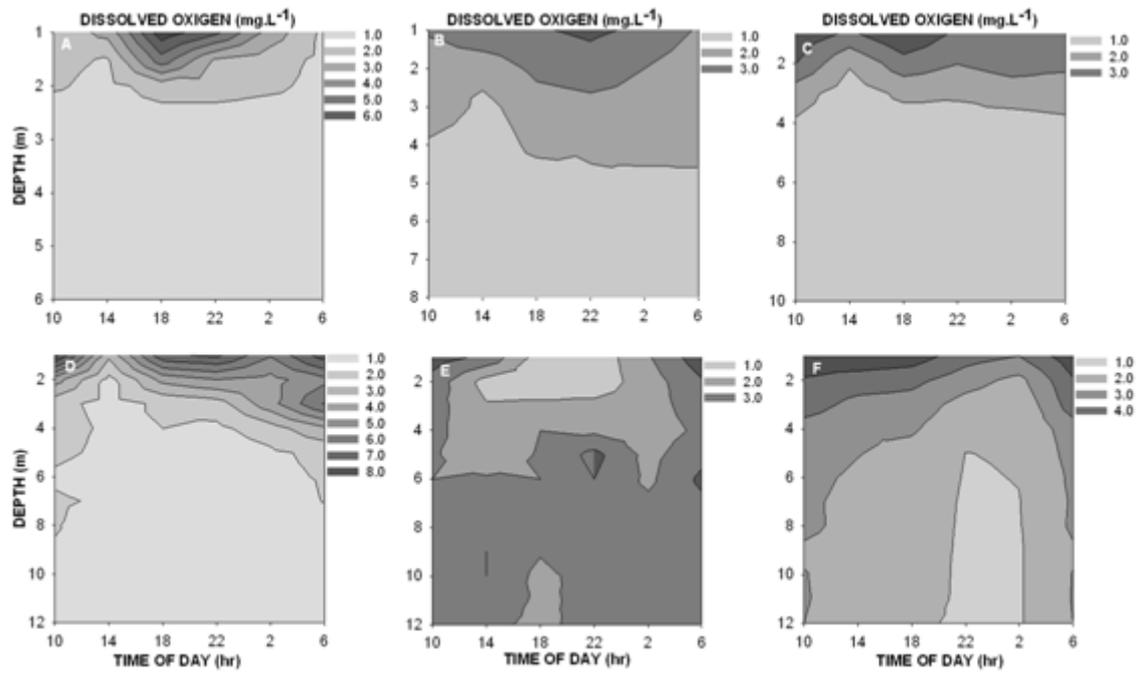
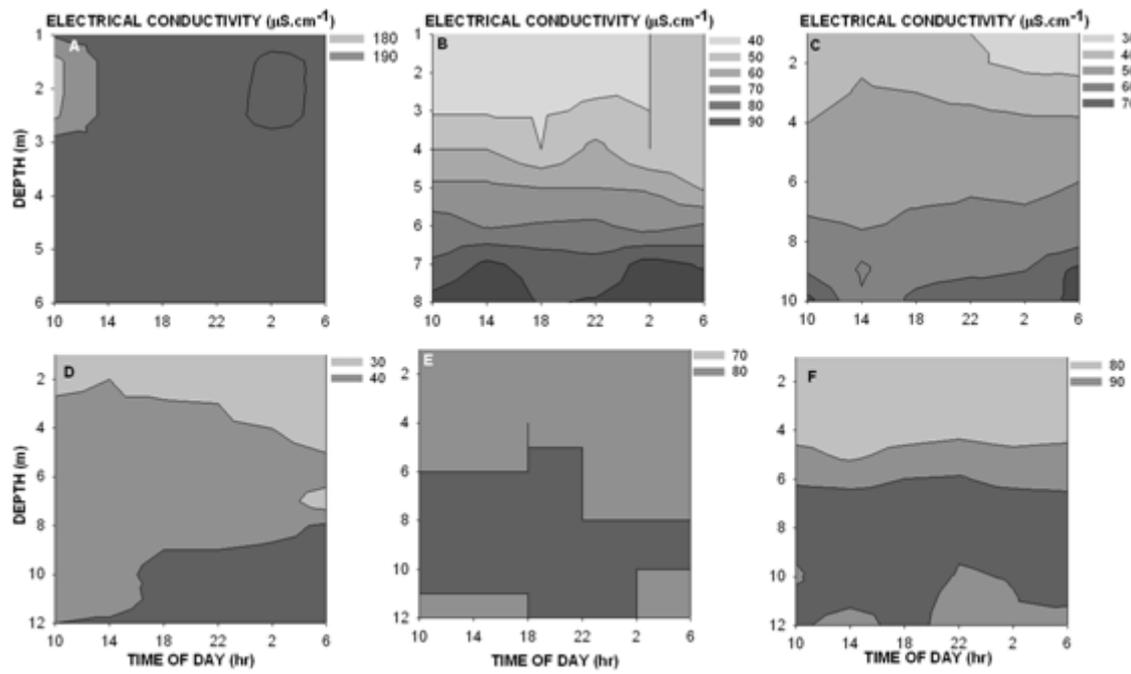


Figura 4.



### **CAPITULO 3. Variação sazonal da distribuição e composição isotópica do fitoplâncton no lago Catalão, Amazônia Central, Brasil**

**VARIAÇÃO SAZONAL DA DISTRIBUIÇÃO E COMPOSIÇÃO ISOTÓPICA DO FITOPLÂNCTON NO LAGO CATALÃO, AMAZONIA CENTRAL, BRASIL**

**Seasonal variation in the distribution and isotopic composition of phytoplankton in a Central Amazon floodplain lake, Brazil**

Este capítulo será submetido à revista Hydrobiologia.

"This paper has not been submitted elsewhere in identical or similar form, nor will it be during the first three months after its submission to Hydrobiologia."

Pedro Caraballo<sup>1-2</sup>, Bruce R. Forsberg<sup>3</sup>, Rosseval G. Leite<sup>3</sup>

1. Programa de Pós-graduação em Ecologia INPA, Brasil
2. Universidad de Sucre, Colombia.
3. INPA, Brasil

caraballo7@yahoo.com

Coordenação de Pesquisas em Ecologia  
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia  
C. P. 478, 69.011-970, Manaus AM, Brazil  
Telefax: 55-92-36431904

## RESUMO

Com o propósito de avaliar a variação sazonal da distribuição e composição isotópica ( $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ ) do fitoplâncton, coletas mensais de água foram feitas entre outubro de 2007 e novembro de 2008 no lago Catalão, um lago de várzea na zona de confluência dos rios Negro e Solimões, frente à cidade de Manaus. Análises da clorofila total e das razões isotópicas  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  foram feitas nas frações particuladas de 30-60, 10-30 e  $<10\ \mu\text{m}$  nas regiões litorânea, pelágica e de macrófitas aquáticas. A concentração de clorofila teve uma relação inversa com a profundidade do lago, sendo relevantes as altas concentrações dentro das macrófitas. A fração  $<10\ \mu\text{m}$  foi a mais abundante, representando mais que o 40% do material particulado, em média. Os valores do  $\delta^{13}\text{C}$  foram relativamente constantes durante o estudo (25,1‰ - 34‰), enquanto os de  $\delta^{15}\text{N}$  mostraram uma forte variabilidade (15,6‰ - 2,4‰), que foi atribuída à ressuspensão dos sedimentos durante as misturas da coluna de água. Neste contexto, o fenômeno de mistura associada à friagem durante a cheia, foi um evento importante na dinâmica trófica e isotópica do lago. Em geral as variações de clorofila foram associadas ao processo de diluição, no qual a concentração é inversa e a abundância diretamente correlacionada ao nível da água.

Palavras-chave: fracionamento isotópico, fracionamento do fitoplâncton, clorofila

## INTRODUÇÃO

O fitoplâncton tem sido apontado como uma das principais fontes autotróficas de energia para a ictiofauna em uma diversidade de ecossistemas fluviais tropicais (Araujo-Lima et al 1986; Hamilton *et al.* 1992; Forsberg et al, 1993; Benedito-Cecilio *et al.* 2000; Wantzen *et al.* 2002). Isso é também o caso nas várzeas da Amazônia Central, onde o fitoplâncton contribui com apenas 2% da produção primária regional (Melack & Forsberg, 2001), mas responde por uma grande parte do carbono nas principais espécies de peixes comerciais, tanto na fase de adultos (Forsberg *et al.* 1993; Benedito-Cecilio & Araujo-Lima, 2002 ) quanto na fase larval (Leite *et al.* 2002). O fitoplâncton, então, representa um elemento chave na cadeia trófica pesqueira e, como o peixe é a principal fonte de proteína para a população ribeirinha (Santos *et al.* 2006), o estudo de fitoplâncton é de importância crítica para o desenvolvimento regional.

Diversos estudos já foram realizados sobre o fitoplâncton em ecossistemas aquáticos da região Amazônica, incluindo investigações sobre sua composição taxonômica (Ibañez 1998; Almeida, 2008; Núñez-Avellaneda 2005), produção primária (Schmidt 1973; Fisher 1978; Barbosa *et al.* 1989; Brito 2006) e ecologia (Forsberg et al 1988; Huszar e Reynolds 1997; Pinilla 2006). Como o fitoplâncton é constituído por diversas espécies que variam muito em tamanho e em suas distribuições espaço-temporais, medidas de densidade fornecem pouca informação sobre a dinâmica destas comunidades. A concentração de clorofila, em contraste, é uma estimativa integrada de biomassa que representa melhor a dinâmica e produtividade da comunidade fitoplanctônica em ecossistemas aquáticos (Wetzel, 2001).

Os lagos da várzea central Amazônica são sistemas muito produtivos, como foi demonstrado por Schmidt (1973) no lago Camaleão e por Fisher e Parsley (1979) no lago Calado. A produtividade fitoplanctônica nestes lagos esta ligada à disponibilidade de fósforo e nitrogênio (Forsberg *et al.* 1988), que por sua vez depende dos aportes variáveis e geoquimicamente distintos do rio e da sua bacia de drenagem local. Essa variabilidade química e hidrológica tem dificultado o estudo da dinâmica da clorofila e da produção fitoplanctônica nestes ambientes. Entre os poucos estudos existentes, o trabalho de Schmidt (1973) é um dos mais relevantes, pela sua duração e cobertura de análise e pela relação inversa encontrada entre o nível da água no lago e a concentração

de clorofila, padrão frequentemente encontrado em lagos de inundação (Carvalho *et al.* 2001). Em geral, as pesquisas sobre clorofila na Amazônia têm demonstrado as maiores concentrações de fitoplâncton no período da seca e as menores na cheia, como consta no trabalho de Fisher (1978) no lago Janauacá e rio Solimões, Lopes e Bicudo (2003) em lagos da bacia do rio Acre, Camargo e Myai (1988) para o rio Trombetas, Schmidt (1982) no rio Tapajós, Ibañez (1998) no lago Camaleão e Brito (2006) no lago Catalão.

A concentração da clorofila num lago varia em função do estado fisiológico das células, da composição de espécies, da profundidade e do ambiente estudado (Santos *et al.* 1999). As proporções de clorofila/carbono no fitoplâncton também podem variar consideravelmente (Bannister 1974). Dessa forma, uma avaliação real da disponibilidade do fitoplâncton como alimento para o zooplâncton, baseada na clorofila pode ser arriscada na sua validade em sistemas com fortes variações limnológicas em períodos curtos de tempo (Caraballo, 1992). Além disso o fato do fitoplâncton incluir formas não digeríveis e outras não assimiláveis para o zooplâncton (Runge e Ohman 1982) faz mais difícil ainda esse tipo de avaliação. Mesmo assim, a clorofila tem se mostrado como uma medida útil para o monitoramento do fitoplâncton em ecossistemas aquáticos, como acontece nos lagos e rios de Norte América (Carlson e Simpson, 1996). Como as populações fitoplancônicas diferem no seu comportamento fotossintético e demográfico de acordo com sua estrutura de tamanho, a análise da clorofila por frações de tamanho, é uma estratégia que por sua rapidez (diferente da contagem de células) permite acompanhar estas mudanças populacionais mais eficientemente. Isto é, o estudo do fitoplâncton em frações de tamanho possibilita a investigação da participação de cada fração na biomassa comunitária, na dinâmica populacional e especialmente nas relações fitoplâncton-zooplâncton nos corpos de água (Rai, 1982; Romero e Arenas 1990), servindo como ferramenta para o entendimento da cadeia trófica da herbivoria.

As classificações por tamanho dos organismos planctônicos (Sieburth *et al.* 1978; Rai, 1982), quando relacionadas com o fitoplâncton, tem implicações físicas e fisiológicas importantes. As células menores têm uma velocidade menor de sedimentação, são mais eficientes na assimilação de nutrientes, crescimento, respiração e taxa fotossintética (Greisberger *et al.* 2008). Dessa forma, fica evidente que há uma importância relativa das diferentes frações de tamanho que integram uma comunidade

fitoplanctônica, especialmente num ecossistema como o Catalão, no qual foi observado um domínio de algas nanoplanctônicas, especialmente Cyanobacteria e Chlorophyceae nos períodos de seca e cheia de 2006-2007 respectivamente (Almeida, 2008). Esse domínio das cianofíceas nos ecossistemas aquáticos está relacionado com uma participação relativa do picofitoplâncton ( $<2\mu\text{m}$ ) na produção primária marinha que é maior de 70% (Richardson & Jackson 2007). Por outro lado, Romero e Arenas (1990) determinaram que 57% da produção primária vêm da fração  $<10\mu\text{m}$ . Por sua vez, Ansoategui *et al.* (2003), que avaliaram uma produção de 60-80% de clorofila-a na fração  $<8\mu\text{m}$  e sugerem que o domínio dessa fração é normal em sistemas oligotróficos, ao tempo que em sistemas eutróficos há domínio do microplâncton. Em geral o domínio de uma ou outra fração de tamanho define a rota pela qual o carbono está fluindo para os níveis superiores. Quando há domínio da fração menor, a rota principal seria, de acordo com Adame *et al.* (2008) a reciclagem de carbono através da alça microbiana na região fótica.

Uma das formas mais eficientes de estudar a assimilação do carbono do fitoplâncton, por organismos de outros níveis tróficos, é através do estudo de isótopos estáveis de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) e nitrogênio ( $\delta^{15}\text{N}$ ). De fato, o processo de avaliação seria bem simples se não fosse pelo problema metodológico que representa separar o fitoplâncton do resto de partículas do seston. Neste sentido Hamilton & Lewis (1992) fizeram uma proposta de separação do material detrital através da centrifugação da amostra numa solução de sílica, que foi empregada sem muito sucesso por Calheiros (2003), sendo depois melhorada (Hamilton *et al.* 2005). Porém, até agora, este método foi pouco usado. A maioria dos estudos da composição isotópica do fitoplâncton, tem analisado todo material orgânico particulado menor de  $50\text{-}60\mu\text{m}$ , presumindo que o valor isotópico produzido é representativo das populações fitoplanctônicas presentes no meio. Um método alternativo usado em alguns estudos e de avaliar a razão isotópica do carbono inorgânico dissolvido (Marty & Planas 2008).

O objetivo deste trabalho foi investigar a variação sazonal e espacial do fitoplâncton no lago Catalão, incluindo as variações na concentração da clorofila e na composição isotópica ( $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ ), associadas a diferentes frações de tamanho das partículas.

## MATERIAL E METODOS

### Área de estudo

O lago do Catalão é um lago de inundação que está na porção final de terra que separa o rios Negro e Solimões, na sua confluência, frente à cidade de Manaus, nos 3°10'04''S e 59°54'45''W (Fig. 1). O lago é influenciado pelo rio Negro no início da enchente e pelo Solimões no final da enchente e a cheia. Durante o período da seca o lago pode ficar desconectado dos dois rios, mas regularmente fica conectado através de um pequeno canal com o rio Negro. O balanço hidrológico do lago Catalão é grandemente influenciado pelas magnitudes relativas dos influxos dos rios Solimões e Negro, podendo ser descrito como uma mistura variável dessas duas fontes quimicamente distintas (Brito, 2006; Almeida, 2008). Essa mistura variável resulta numa seqüência temporal e espacial bastante particular de variação das características físicas e químicas para este lago. De acordo com a caracterização das águas amazônicas feita por Sioli (1950), o Catalão é um lago de águas mistas.

### FIGURA 1.

Os períodos limnológicos de seca, enchente, cheia e vazante estão muito bem definidos no lago, na medida em que são o resultado direto do comportamento de dois grandes rios, com um regime de inundação previsível (Junk *et al.* 1989). Na Figura 2, é apresentado o comportamento do nível da água no porto de Manaus, que se corresponde com o nível da água do lago. Em 22 de novembro de 2007, quando a cota do rio Negro no porto de Manaus era 18,9 m inicia a entrada de água no lago (até então ocorreram os chamados repiquetes, que são entradas e saídas de água breves) e quando a cota era de 25,6m no porto, o dia 27 de abril de 2007, iniciou a entrada de água do Solimões pela parte Norte do lago. Entre junho e julho ocorreu a cheia, entre agosto e setembro a vazante e entre outubro-novembro o período de seca, no qual o lago fica sem entrada de água dos rios adjacentes e com uma área reduzida.

Baixos valores de transparência (0.3m) e elevados valores de condutividade caracterizam o período da seca no lago, que é a sua única fase realmente léntica. No final de novembro iniciou-se a enchente com a entrada das águas do rio Negro que provocaram uma diluição das águas do lago, um aumento dos valores de transparência e diminuição dos valores de condutividade. Os valores mínimos de condutividade elétrica

são atingidos no final de abril ( $24 \mu\text{S}/\text{cm}$ ), por outro lado, a transparência é máxima neste período (1-1,2 m) como determinado por Brito, (2006). Estes valores de condutividade elétrica e transparência da água se mantêm até o início de maio, quando o lago atinge mais de 12 m de profundidade e tem início a entrada das águas do rio Solimões, que produz uma mistura de águas que provocam uma homogeneização do lago e as características físicas e químicas se tornam mais semelhantes devido ao aumento da circulação das águas do lago. Em junho-julho ocorre a cheia na qual são observadas flutuações mínimas do nível de água, máxima transparência da água (1,3m) e inicia a vazante no final de julho. No final deste período desaparecem as macrófitas aquáticas flutuantes do lago.

Em um estudo baseado em coletas durante os períodos de seca e cheia, 235 táxons de algas fitoplanctônicas foram inventariados, pertencendo a 10 Classes, com maior diversidade da Classe Chlorophyceae e maior abundância das Cyanophyceae, especialmente as espécies *Synechocystis aquatilis*, *Synechococcus elongatus* e *Planktothrix isothrix* (Almeida 2008). A dinâmica sazonal da biomassa do fitoplâncton no lago Catalão foi caracterizada por Brito (2006) assim: um período de baixa densidade (fases de enchente e cheia), com os valores médios de clorofila na zona fótica oscilando entre  $3,4 \mu\text{g}/\text{l}$  a  $13,5 \mu\text{g}/\text{l}$ , seguido pelas fases de vazante e seca, nas quais se observa um aumento na zona fótica, com os teores médios de  $12,2 \mu\text{g}/\text{l}$  a  $24,7 \mu\text{g}/\text{l}$ . Este aumento não teve uma relação significativa com as condições nutricionais da massa de água, sendo mais evidente com relação aos teores de amônio e silicato, e com o teor de alguns cátions principais, particularmente sódio, cálcio e magnésio. Os valores máximos e mínimos de pigmentos totais encontrados por Brito (2006), também não mostraram relação com a profundidade da zona fótica e por extensão, com a penetração da luz subaquática no sistema, sugerindo que a intensidade luminosa não é o principal controlador da biomassa e, por extensão, produtividade primária no ambiente.

Estudos de ecologia reprodutiva de peixes por outro lado, sugerem que as áreas de confluência dos rios de águas claras ou pretas com os rios de águas brancas são utilizadas para a reprodução das espécies de Characiformes migradoras (Leite *et al.*, 2002). Esse fato torna a costa do lago Catalão, no rio Solimões e o próprio lago Catalão, uma região de especial interesse para o estudo da rede trófica sobre os mais variados aspectos.

## **Amostragem de campo**

As coletas de água foram feitas quinzenalmente nas regiões limnética, litorânea e dentro do tapete de macrófitas aquáticas. A região litorânea foi definida como aquela margem desmatada e sem macrófitas. Em todos os casos foram coletados 20 L de água que foram levados para o laboratório num tempo inferior às três horas. Na região limnética foi usado um tubo de PVC de três polegadas de diâmetro, com um sistema de fechamento no extremo, que permite o passo da água quando está descendo e fecha quando o tubo é puxado para cima. A profundidade até a qual o tubo descia era determinada *in situ* como três vezes o valor da profundidade de Secchi, o que garante uma coleta de toda a região eufótica de acordo com os valores do coeficiente de extinção estimado por Brito (2006). Na região litorânea, a água foi coletada com baldes plásticos, evitando o contato com o sedimento. No caso das coletas entre as macrófitas aquáticas, a água coletada foi filtrada inicialmente no barco com uma série de três filtros assim: 500 – 300 – 120  $\mu\text{m}$ , para retirar macroinvertebrados, pequenos peixes e partes das raízes das plantas.

Avaliações *in situ* da temperatura, oxigênio dissolvido e condutividade elétrica foram feitas nos três ambientes estudados, usando um aparelho Thermo Scientific Orion 5-Star Plus, calibrado antes de cada medição. O sensor polarográfico para OD tem uma resolução de 0,1 – 0,01 mg/l e uma exatidão relativa de  $\pm 0,2$  mg/l. Na região limnética os parâmetros foram mensurados metro a metro, até o fundo da coluna de água, nas outras regiões as medições foram feitas na superfície e no fundo.

## **Determinação de Clorofila**

Muitas pesquisas recentes têm demonstrado a importância do picofitoplâncton nos ecossistemas aquáticos (Ansotegui *et al.* 2003; Greisberger *et al.* 2008; Adame *et al.* 2008), porém são os trabalhos de Rai (1982) e Romero & Arenas (1990) os que definiram as frações a serem utilizadas neste trabalho. Três frações de tamanho de partícula foram analisadas para clorofila e para isótopos estáveis de carbono e nitrogênio, a fração  $<10\mu\text{m}$ , geralmente denominada ultraplâncton nanoplâncton, e a fração entre 10-30  $\mu\text{m}$ , chamado de nanoplâncton e a fração entre 30-60  $\mu\text{m}$  e plâncton de rede à fração maior de 30 $\mu\text{m}$ . A fração  $<2\mu\text{m}$  (picofitoplâncton autotrófico) não foi

coletada neste estudo, porque as espécies fitoplanctônicas dominantes no Lago Catalão são duas cianofíceas maiores de 2µm (Almeida, 2008).

A extração de clorofila-a tem sempre interferência de outros pigmentos que absorvem luz numa faixa de comprimento de onda próxima à da clorofila, o que os faz muito difíceis de serem corrigidas (Carlston e Simpson, 1996). Todas as técnicas possíveis de extração de clorofila conseguem eliminar algumas das interferências, mas não todas, o que traz problemas na hora de comparar resultados entre estudos. De fato, alguns autores dizem que a única forma de medir a clorofila-a adequadamente é usando um procedimento de separação física como a HPLC (“high pressure liquid chromatography”). Nesse contexto, uma alternativa é determinar a quantidade de pigmentos totais ou clorofila total, como descrito por Carlston e Simpson (1996), o que inclui todos os pigmentos e produtos de degradação que são absorvidos em 665 nm, pelo que este dado tem maior valor ainda, como análise complementar das suas marcas isotópicas. Para seu cálculo neste estudo foi usada a equação de Golterman *et al.* (1978):

$$B (\mu\text{g/L}) = (106 U.Ve) / (kc. Vf)$$

No qual:

B = concentração de pigmentos totais;

U = (U663- U750) = absorvância do extrato corrigida para a turbidez;

106 = fator de correção da alíquota para litros;

Ve = volume do extrato solvente (ml);

Vf = volume da amostra filtrada (ml);

Kc = coeficiente de extinção da clorofila (=89).

A concentração de pigmentos totais foi determinada bimensalmente em três diferentes faixas de tamanho de partícula (<10, 10-30 e 30-60µm) segundo a técnica de extração com acetona a 90% descritos em Golterman *et al.* (1978). Em todos os casos, 200 ml de água filtrada com malhas de 60 e 30 10 µm, foram coletados filtros de vidro GF/F que, de acordo com Schwartzbold *et al.* (1999), são os mais eficientes para a retenção de células de algas. Os filtros foram mantidos em envelopes de papel alumínio no freezer a -20°C. Para a extração de clorofila-a os filtros foram macerados numa solução aquosa de acetona analítica de 90%. O macerado foi centrifugado a 3500 rpm durante 20 minutos e mantido em frio e no escuro por 24 horas. Em seguida, a absorção

da solução sobrenadante foi determinada numa cuvette de quartz com caminho óptico de 1 cm nos comprimentos de onda de 663 e 750 nm utilizando um espectrofotômetro FEMTO 700S. Depois a solução foi acidificada com HCl 1N, e as leituras nos mesmos comprimentos de onda foram repetidas.

### **Fracionamento por tamanho do Fitoplâncton**

Em geral 20 litros de água foram filtrados com uma rede de 60  $\mu\text{m}$ , para retirar o zooplâncton maior, representado por Copepoda e Cladocera. Os valores de clorofila obtidos desta fração são chamados de clorofila total ou pigmentos totais. A segunda fração foi obtida no laboratório filtrando dez litros com uma rede de 30 $\mu\text{m}$ . Cinco litros foram analisados e os valores são chamados de clorofila total 10-30 $\mu\text{m}$  ou pigmentos totais <30 $\mu\text{m}$ . Os outros cinco litros foram filtrados com papel filtro de 10 $\mu\text{m}$  e os valores obtidos são chamados de clorofila total <10 $\mu\text{m}$  ou pigmentos totais < 10 $\mu\text{m}$ .

### **Análise de Isótopos Estáveis**

Em termos práticos, é quase impossível separar o fitoplâncton da matéria orgânica particulada viva e morta, presente no meio. De fato, através da observação feita com microscópio de epifluorescência foi possível encontrar restos de matéria orgânica (possivelmente argilas) ainda em amostras filtradas com filtros de 0,45  $\mu\text{m}$ . Assim, as amostras para análise isotópico do fitoplâncton foram coletadas filtrando com filtros GF/F (previamente queimados por 1h a 450°C) pelo menos 500 ml de água da região eufótica. Com relação à dificuldade apresentada por Hamilton *et al.* (2005) sobre a presença de material particulado diferente das algas nas amostras, foi assumido o critério de Araujo-Lima *et al.* (1986) e Forsberg *et al.* (1993), segundo o qual as amostras filtradas com rede de 60 $\mu\text{m}$  para retirar o zooplâncton, são representativas da quantidade de fitoplâncton no meio. Mesmo assim, foi analisado o comportamento isotópico de amostras previamente filtradas com redes de 60 $\mu\text{m}$ , 30 $\mu\text{m}$  e 10 $\mu\text{m}$ .

Os filtros GFF com amostra foram secados a 60°C durante 24 h, colocados em frascos ependorf de 5 ml e enviados para análise isotópica no Centro de Isótopos Estáveis da UNESP em Botucatu, SP. As amostras foram analisadas por duplicata em um espectrômetro de massa (IRMS/EA), com um erro analítico de 0,2%. Os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  foram obtidos usando como referente o padrão PDB para (Pee Dee

*Belemnitella* na Carolina do Sul, USA) e o nitrogênio atmosférico respectivamente. Os valores são expressos em delta per mil ( $\delta\text{‰}$ ), como resultado da equação:

$$\delta^{13}\text{C} \text{ ou } \delta^{15}\text{N} = R_{\text{amostra}} = \{(R_{\text{amostra}} - R_{\text{padrao}}) - 1\} \times 10^3$$

onde R é a proporção isotópica  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ou  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ , para amostra e padrão.

Um teste da eficiência de filtragem foi feito em triplicata e usando sempre água da região limnética do lago. Foram analisadas as proporções isotópicas do fitoplâncton menor de  $60\mu\text{m}$ , menor de  $30\mu\text{m}$ , menor de  $10\mu\text{m}$ , menor de  $5\mu\text{m}$  e menor de  $0,2\mu\text{m}$ . Os dados são apresentados como valores médios mais ou menos o desvio padrão e antes de serem analisados por Anova, sua homoscedasticidade foi testada.

## RESULTADOS

Em geral, a temperatura da água no lago Catalão durante o período de estudo teve uma média de  $28,9^{\circ}\text{C} \pm 0,9$  com valor máximo e mínimo de  $32,3 - 27,6^{\circ}\text{C}$ . O mês mais quente foi novembro, com uma temperatura média de  $30,03^{\circ}\text{C}$  e o menos quente foi maio, com uma temperatura média de  $27,9^{\circ}\text{C}$  sendo este valor influenciado por um fenômeno de “friagem” que afetou a região durante o período de coleta. A variação em condutividade elétrica encontrado no lago entre os quatro períodos limnológicos reflete a variação na proporção da mistura nas águas dos rios Negro e Solimões presente no lago nestas épocas (Figura 2). Na seca os valores de condutividade têm uma média de  $193 \mu\text{S} \pm 4,0 \text{ sd}$ . Em dezembro inicia o processo de inundação com águas do rio Negro, que dilui as sais na água para baixar a condutividade até  $34 \mu\text{S} \pm 6,6 \text{ sd}$  em abril, no período de maior influencia do rio Negro. No final de abril iniciou a entrada de água do rio Solimões e aumenta logo a condutividade até atingir os valores típicos desse rio em maio, aumentado em agosto quando já começa a vazante para chegar novamente nos valores da seca em novembro de 2007, que são um pouco menores porque foram mensurados ainda na primeira semana desse mês.

## FIGURA 2.

Os resultados das avaliações de pigmentos totais nos três ambientes estudados são apresentados na figura 3. O valor médio da clorofila em todos os ambientes estudados no lago foi de  $10,42 \mu\text{g/L}$ , com a maior concentração ( $29,8 \mu\text{g/L}$ ) detectada na região pelágica em dezembro, no início da enchente com águas do rio Negro. A

menor concentração foi avaliada nos dois meses da cheia, maio e junho, nos quais, com exceção da região de macrófitas aquáticas, os valores tiveram uma média de 2,8 ug/L. Nos mesmos meses, a clorofila total nas macrófitas foi de 6,3 ug/L sendo as maiores concentrações no lago nesse período. Nos meses de agosto e setembro, que correspondem ao período de vazante, iniciou um aumento na concentração de clorofila, que atingiu os maiores valores em novembro, quando terminaram as coletas de campo. É relevante aqui o fato que o lago não apresentava macrófitas flutuantes no período da seca, razão pelo qual não temos resultados neste ambiente durante este período. A região litorânea do lago sempre apresentou os menores valores de pigmentos, mas em geral o comportamento dos pigmentos nos três ambientes foi o mesmo.

### **FIGURA 3.**

Mesmo com o maior valor de clorofila em dezembro, quando tinha iniciado o processo de inundação do lago, a maior concentração desse pigmento ocorreu nos dois períodos de seca estudados, sendo maior o valor médio em 2007 (Figura 4). As menores concentrações correspondem ao período de cheia e os valores intermediários foram observados na enchente e vazante. É relevante o fato de se encontrar as maiores concentrações de clorofila dentro das macrófitas durante os períodos de enchente e cheia. Nesse sentido, as concentrações detectadas na região litorânea foram altamente variáveis durante todo o estudo, porém foram as maiores durante a seca de 2007. Já no mesmo período em 2008 seu valor foi menor, sendo quase a metade do observado na região pelágica.

### **FIGURA 4.**

As três frações estudadas em todas as regiões apresentaram valores médios de clorofila diferentes para o período do estudo ( $p < 0,05$ ) como indicado na figura 5. As maiores concentrações foram encontradas na fração  $< 10\mu\text{m}$  e as menores na fração menor de  $30\mu\text{m}$ . Por outro lado, não foi detectada diferença entre as concentrações de pigmentos nas três regiões estudadas.

### **FIGURA 5.**

As variações sazonais na percentagem das três frações de clorofila consideradas aqui ( $60-30$ ,  $30-10$  e  $< 10\mu\text{m}$ ) são indicadas na figura 6. É relevante o elevado aporte de

clorofila total da fração <10µm nos três ambientes, nos quais teve proporções de 51%, 44% e 41% para as regiões litorânea, pelágica e de macrófitas aquáticas respectivamente. Os maiores valores estão associados à seca, nos meses de outubro, novembro e ainda dezembro que é o início da inundação. Nesse último período, a fração <10µm representou 87% do fitoplâncton na zona litoral, 63% na região pelágica e 78% dentro das macrófitas. A fração 60-30µm teve uma participação média de 30% e a fração intermediária (30-10µm) aportou em média 22% da clorofila total no lago. Esta última fração teve o comportamento mais variável ao longo do ano nos três ambientes, com valores variando de 0,0% nas regiões litorânea e pelágica durante a cheia e vazante, até 63% dentro das macrófitas nesse mesmo período. As frações 60-30 e 30-10 foram instáveis nas regiões pelágica e litorânea, chegando até sumir uma delas em alguns meses.

No caso da região das macrófitas, as três frações de tamanho estudadas estiveram presentes todos os meses, sendo neste ambiente onde se encontrou a menor participação da fração <10µm.

### **Análise de Isótopos Estáveis do Fitoplâncton**

Um total de 138 análises isotópicas do carbono e nitrogênio no fitoplâncton foram feitas, incluindo três frações de tamanho (<60µm, <30µm e <10µm) e três ambientes (litoral-lit, pelágica-pel e Macrófitas-mac). O valor médio do  $\delta^{13}\text{C}$  em todas as regiões foi de  $-30,37\text{‰} \pm 5,79$  com valor máximo de  $-25,14\text{‰}$  (dentro das macrófitas em abril) e mínimo de  $-33,95\text{‰}$  (região pelágica em setembro). O comportamento geral do  $\delta^{13}\text{C}$  do fitoplâncton nos três ambientes estudados é apresentado na Figura 6.

### **FIGURA 6.**

Há uma correlação significativa ( $p= 0,02$ ;  $r^2 =0,62$ ) entre os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  das regiões pelágica e litorânea (Figura 7A), o que não ocorre entre estas variáveis e os valores obtidos do fitoplâncton dentro das macrófitas aquáticas. É importante apontar aqui que durante a seca não há macrófitas flutuantes no lago e ao aparecerem, no início da inundação, são praticamente uma continuação das regiões litorânea e pelágica, com concentrações de clorofila similares.

### **FIGURA 7 A e B**

Os valores máximos do  $\delta^{15}\text{N}$  foram medidos nas regiões litorânea e limnética na seca de 2007, com valor médio de 14,88‰. Um outro ponto de altos valores foi observado em junho (12,08‰) nos três ambientes e ainda em julho (12,58‰) na região pelágica, depois do primeiro fenômeno de friagem que atingiu o lago esse ano. Excluindo da análise esses três meses nos quais o lago esteve fortemente misturado, o valor médio do  $\delta^{15}\text{N}$  para o fitoplâncton foi de 8,32‰  $\pm$  1,58 sd. Na figura 7B são apresentados os dados do  $\delta^{15}\text{N}$  para os três ambientes estudados.

Por outro lado, as três frações de tamanho estudadas, não apresentaram diferença significativa nos valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  avaliados. Os valores de  $\delta^{15}\text{N}$  tiveram uma média de 5,9‰  $\pm$  2,72 sd, com valor mínimo de -1,19‰ dentro das macrófitas em setembro e máximo de 13,11‰  $\pm$  0,8 sd na região pelágica em agosto. Em geral os valores de  $\delta^{15}\text{N}$  nos três ambientes e frações estudadas, apresentaram uma alta variabilidade. Mesmo sem uma diferença significativa nos valores globais, há uma diferença maior de 1‰ no  $\delta^{13}\text{C}$  entre os valores das macrófitas, que são mais enriquecidos, do que os valores nas regiões litorânea e pelágica.

## DISCUSSÃO

A concentração de clorofila total nos lagos de inundação depende da disponibilidade de luz que é função da turbidez da água (Schmidt 1973), dos nutrientes disponíveis (Forsberg 1988; Brito 2006), da frequência e profundidade de mistura da coluna de água (MacIntyre & Melack 1988), e de mudanças na composição da comunidade fitoplanctônica e todos esses parâmetros, por sua vez, dependem do pulso de inundação anual (Junk *et al.* 1989), sendo este panorama um pouco mais complexo no lago do Catalão na medida em que é inundado por dois rios com características químicas, físicas e químicas diferentes, o rio Negro e o Solimões/Amazonas.

A condutividade esta fortemente associada ao nível da água no lago, pela influencia diferenciada dos dois rios. A relação entre condutividade e o fitoplâncton, já foi detectada no lago Catalão por (Brito 2006), o que é mais evidente ainda quando a comunidade é dominada principalmente por cianofíceas (Almeida 2008). Dessa forma, durante a seca, quando ocorrem simultaneamente as menores profundidades, maior frequência de mistura da coluna e a maior condutividade, foram avaliadas as máximas

concentrações de pigmentos, que é o padrão de comportamento observado em lagos de inundação (Rodrigues, 1994; Ibañez 1998; Brito 2006; Carvalho *et al.* 2001).

O lago Catalão, na sua região mais profunda, apresenta períodos de mistura geral da coluna de água quando a profundidade é menor do que aproximadamente 6,0m e também durante eventos de friagem na enchente e cheia, que ocorreram nove vezes entre maio e setembro em 2007 de acordo com o INPE (<http://www6.cptec.inpe.br/revclima/boletim/index0507.shtml>). Eventos de friagem e são provocados por ventos frios do pólo Sul que chegam até a Amazônia, produzindo resfriamento da camada superior da coluna de água nos lagos e gerando um processo de convecção por densidade, que afeta toda a coluna e produz uma inversão da mesma. A ressuspensão do material que estava no hipolimnio durante esses eventos resulta na autofertilização do epilimnio, na medida em que as águas do hipolimnio são mais ricas em nutrientes, estabelecendo uma relação trófica entre as regiões bentônicas e pelágicas do lago (MacIntyre & Melack, 1995; Vadeboncoeur *et al.* 2002).

Lagos fortemente estratificados, como é o caso do Catalão, têm o epilimnio pobre em nutrientes (menos de 0,5  $\mu\text{M}$  de fosfato e amônio), quando comparado com o hipolimnio anóxicos que apresenta valores de 5  $\mu\text{M}$  e 20  $\mu\text{M}$  de fosfato e amônio respectivamente (Melack e Fisher 1983). A desestratificação da coluna de água na seca e durante os eventos de friagem resulta na reciclagem de nutrientes entre o fundo e a camada superficial da coluna de água. Esta homogeneização da coluna de água produz um aumento na produção fitoplânctônica (MacIntyre e Melack, 1995), por causa da fertilização e também o aumento de turbulência, que dispersa o fitoplâncton na coluna de água, agindo de forma contrária a sedimentação (Diehl, 2002). Lagos de inundação apresentam mistura total nas quatro ou seis semanas da seca ou quando tem profundidades menores de 5.0 – 6.0 m (Tundisi *et al.* 1984; MacIntyre e Melack 1988; Lewis 1996) e nos breves períodos de friagem (Melack e Fisher, 1990; Melack e Forsberg 2001).

Há uma observação importante com relação à densidade e abundância do fitoplâncton. De acordo com os trabalhos de Twombly e Lewis (1987, 1989) em lagos de inundação na Venezuela, densidade não é uma medida adequada da abundância para zooplâncton neste tipo de lago, porque o volume dos lagos pode aumentar em várias

ordens de magnitude, como foi demonstrado por Lesack (1988) no lago Calado, onde o volume variou entre  $1 - 57 \times 10^6 \text{ m}^3$ . O mesmo acontece com o fitoplâncton, pois sem a quantificação do volume de água do lago, é impossível inferir sobre a abundância dos organismos planctônicos em geral. Almeida (2008), por exemplo, encontrou densidades máximas de  $5 \times 10^5$  e  $11 \times 10^4$  na seca e cheia do lago Catalão, porém o lago aumentou seu volume pelo menos duas vezes nesse período, o que significa um aumento e não diminuição da abundância do fitoplâncton na cheia. No lago Calado as populações de *Daphnia gessneri* e *Ceriodaphnia cornuta* aumentaram em tamanho cinco e dez vezes respectivamente durante o período de inundação de 1991 (Caraballo 1992), mesmo que suas densidades diminuíssem (20 amostras em três meses foram analisadas). É provável então que na maioria dos lagos de inundação, longe de ter uma diminuição da abundância do fitoplâncton durante os períodos de inundação e cheia, realmente ocorre um aumento, mascarado pelo uso da densidade como equivalente da abundância.

Numa análise global dos dados, não foi achada diferença entre o comportamento da densidade de pigmentos nos três ambientes estudados (excluindo os dados por macrófitas no período de seco quando esse habitat não existia), o que representa um dos resultados mais relevantes da nossa pesquisa. A abundância de pigmentos, associados com fitoplâncton, nos ambientes de macrófitas aquáticas, neste contexto, foi surpreendente. Nos períodos de enchente, cheia e vazante as concentrações de clorofila dentro do ambiente de macrófitas não foram diferentes daquelas nas regiões limnética e litorânea. Por ser cobertas por plantas flutuantes, estas regiões, são consideradas pobres ou sem nenhuma importância em termos do fitoplâncton, até o ponto que Melack e Forsberg (2001) afirmam que as comunidades fitoplanctônicas nos lagos estão restritas principalmente às águas abertas onde há mais luz. Segundo Lewis *et al.*, (2001), o constante movimento da água através das macrófitas aquáticas faz com que nessa região fique grande parte da produção fitoplanctônica, ao tempo que serve de alimento para invertebrados. Segundo estes autores, os blocos de macrófitas funcionam como um filtro que evitaria o florescimento excessivo de algas na região pelágica. Esta explicação da produção dentro das macrófitas é coerente com o fato das concentrações avaliadas ainda no início da enchente, ser similares às regiões litorâneas e limnética (Fig. 3).

Os valores de clorofila dentro do ambiente das macrófitas poderiam modificar a projeção de produção primária fitoplanctônica feita por Melack e Forsberg (2001), que é

baseada exclusivamente na produção nas áreas abertas dos lagos. Aliás, já Brito (2006) tinha observado que nem sempre as regiões pelágicas dos lagos de inundação são as mais produtivas em termos da produção primária. De acordo com essa pesquisadora, isto ocorre porque a atenuação da luz no lago é alta pela concentração de partículas em suspensão e dissolvidas, que reduzem a zona fótica a aproximadamente 3.0 m. Assim, árvores e macrófitas podem estar em melhores condições de captar a luz solar do que o fitoplâncton (Melack e Forsberg, 2001), a menos que este possa se desenvolver no meio dessa cobertura vegetal, aproveitando o que Diehl (2002) chama de luminosidade intermitente.

Por outro lado na análise das três frações de tamanho estudadas, é relevante o domínio durante todo o período de estudo da fração <10 µm nos três ambientes. Esta fração, que inclui o picoplâncton e parte do nanoplâncton (Sieburth *et al.* 1978), está constituída principalmente por cianofíceas, clorofíceas, bactérias e protozoários e teve uma concentração média de 4,95 µg clorofila/l  $\pm$ 5,08 o que é quase o dobro e o triplo das frações 30-60 e 10-30 respectivamente. Mesmo assim, na cheia a proporção da fração 30-60 começa a aumentar e passa a dominar durante o período de vazante. Este comportamento, relacionado com os valores de nutrientes determinados por Brito (2006), nos quais as maiores concentrações de nitrogênio e fósforo ocorrem na seca, é contrario ao encontrado para lagos temperados, nas quais a fração <10µm é maior em águas oligotróficas e menor em águas eutróficas (Adame *et al.* 2008).

Neste ponto é necessário considerar dois elementos importantes: 1. A diminuição na concentração dos nutrientes durante a enchente determinada por Brito (2006) limitaria principalmente o crescimento das células maiores que são menos eficientes na assimilação de nutrientes (Grisberger *et al.* 2008), 2. De acordo com Lampert e Trubetskova (1986), a herbivoria do zooplâncton age principalmente na fração menor de 30µm, o que foi demonstrado nesta pesquisa (Capítulo 5) para duas espécies de cladóceros num experimento *in situ* no lago. Assim, sugerimos que mais do que uma limitação por nutrientes, há sobre as comunidades fitoplanctônicas do lago um controle efetivo por parte do zooplâncton que é limitado no período da seca pela alta turbidez, que diminui a taxa de filtração de cladóceros (Hardy 1989) e até a presença de espécies como *Daphnia gessneri*, como foi demonstrado no laboratório e *in situ* (Hardy 1989; Caraballo 1992).

Os resultados isotópicos apresentados aqui representem a primeira descrição da variação isotópica do fitoplâncton num lago de várzea Amazônica e as inferências feitas a partir da sua análise devem ser consideradas como um ponto de partida para estudos posteriores.

Como as águas Amazônicas são geralmente supersaturadas em CO<sub>2</sub> (Richey *et al.* 2002), o efeito da limitação por carbono sobre a fracionamento isotópico é mínimo e a variação isotópica observada em plantas submersas, como algas, depende principalmente das características isotópicas do CO<sub>2</sub> fixado por elas. Esse gás carbônico é derivado predominantemente da respiração *in-situ* e sua  $\delta^{13}\text{C}$  depende das características isotópicas da material orgânico metabolizada pela biota aquática Mayorga *et al.*, (2005).

O comportamento geral do  $\delta^{13}\text{C}$  nas três frações estudadas (<10, <30 e <60), com uma media de -30‰ ao longo do ano hidrológico, concorda com os resultados de Araujo-Lima *et al.* (1986), Forsberg *et al.* (1993), Hamilton & Lewis (1992) entre outros. Não foi detectada diferença no comportamento isotópico das três frações do estudo, mesmo que em média o valor da fração  $\leq 10$  é maior em quase 2‰ do que as outras duas frações. Como é improvável que esses grupos de algas estão usando diferentes fontes de CO<sub>2</sub>, a diferença isotópica só pode ser atribuído a diferentes taxas de fracionamento durante o processo fotossintético.

Com exceção dos valores extremos do  $\delta^{13}\text{C}$  observados nas amostras coletadas dentro das macrófitas aquáticas, há uma tendência a valores mais negativos no período da seca, quando há domínio da fração <10 $\mu\text{m}$  e mais enriquecidos durante as águas altas quando a proporção do fitoplâncton <10 $\mu\text{m}$  diminui. Essa tendência pode refletir mudanças na  $\delta^{13}\text{C}$  do CO<sub>2</sub> fixado pelo fitoplâncton, associado à variação sazonal nas características isotópicas do material orgânico metabolizado no sistema. O menor valor de  $\delta^{13}\text{C}$  para o fitoplâncton na seca pode refletir a maior contribuição de material orgânico derivado de fitoplâncton para o metabolismo comunitário neste período. No período seco o volume do lago é reduzido, a influencia dos habitats marginais é menor e a concentração de clorofila atinge um máximo. Como a  $\delta^{13}\text{C}$  do fitoplâncton é relativamente negativa quando comparado aos outros grupos de plantas aquáticas (Forsberg *et al.* 1993), isso resultaria em CO<sub>2</sub> e fitoplâncton mais negativos também neste período.

Considerando que nas águas amazônicas há sobresaturação de CO<sub>2</sub>, é de se esperar que uma mudança na composição específica da comunidade fitoplanctônica não produza uma alteração significativa no  $\delta^{13}\text{C}$ , que seria o resultado da assimilação diferenciada de bicarbonato, perante a deficiência de CO<sub>2</sub>, pelas diferentes espécies. De acordo com Burkhardt *et al.* (1999), há evidências sobre a diferença entre o tamanho das algas e seus grupos taxonômicos, sobre o fracionamento isotópico global do fitoplâncton.

Os maiores valores do  $\delta^{15}\text{N}$  foram observados nas amostras da primeira enchente e logo na cheia exatamente depois do fenômeno da friagem que atingiu o lago no final de maio (INPE 2007). Este comportamento está associado com uma mistura total da coluna de água, que ocorreu nesses dois períodos, em novembro de 2007 como consequência dos ventos e o baixo nível da água, e em maio como resultado de um processo de convecção, por resfriamento da superfície da água. No segundo período de seca estudado, que não foi tão forte quanto o primeiro, foram encontrados valores de  $\delta^{15}\text{N}$  tão baixos quanto os observados na enchente. De acordo com Calheiros (2003), uma ampla variação no  $\delta^{15}\text{N}$  do fitoplâncton pode ocorrer durante a assimilação das diferentes formas de nitrogênio (N<sub>2</sub>, amônio, nitrato e nitrito).

A linha base da rede trófica aquática, definida como a composição isotópica de carbono e nitrogênio das fontes primárias que a alimentam (Post, 2002), inclui fontes fitoplanctônicas e não fitoplanctônicas, que eventualmente contribuem à produção secundária (Perga e Gerdeaux 2006; Lehmann *et al.* 2004). Isto explica a enorme variabilidade observada no  $\delta^{15}\text{N}$  no Catalão, porque os mecanismos que definem a proporção isotópica do nitrato na superfície, são resposta aos processos de assimilação do nitrato pelas algas, denitrificação no fundo e mistura da coluna de água (Lehmann *et al.* 2004). Assim, nos períodos de estratificação do lago, quando há um hipolimnion anóxico definido, ocorre nele um enriquecimento no  $\delta^{15}\text{N}$  produto da denitrificação e na medida em que a mistura da coluna de água ressuspende as substâncias do hipolimnion anóxico, pode ocorrer um enriquecimento no  $\delta^{15}\text{N}$  do fitoplâncton pelo consumo de amônio enriquecido (Perga e Gerdeaux 2006). Todavia, há outros processos que igualmente alteram o  $\delta^{15}\text{N}$  do fitoplâncton, entre eles a fixação direta de N<sub>2</sub>, principalmente pelas cianobactérias, o pastoreio pelo microzooplâncton, a hidrólise das proteínas e a decomposição microbiana. Este último processo é tradicionalmente

associado com incremento no  $\delta^{15}\text{N}$  da matéria orgânica residual, porém há fortes conflitos na sua interpretação (Lehmann *et al* 2004).

## CONCLUSÃO

Em geral os valores de pigmentos totais apresentam um panorama diferente em termos do comportamento da produção primária fitoplanctônica em lagos de inundação. Isto é devido à participação da região de macrófitas como área produtiva, o que pode ser consequência da movimentação de massas de água no lago como proposto por Lewis & Hamilton (2001), o que explicaria a similaridade dos valores obtidos em todas as regiões. Por outro lado, o domínio da fração de tamanho maior dentro das macrófitas, pode ser associado com grupos que fazem parte do perifiton (diatomáceas e clorofíceas) que se desprendem e são incorporados no plâncton, ou exatamente o que o Hutchinson chamou de plâncton acidental.

A relação inversa observada na maioria dos lagos de inundação entre o nível da água e a concentração do fitoplâncton tem sido explicada como resposta à disponibilidade de nutrientes, de luz e a herbivoria, apontando maiores valores na seca e menor na cheia. Nossa análise, numa linha de maior parcimônia, sugere um processo simples de diluição, decorrente da enorme variação nos volumes de água desses corpos de água, pelo que uma associação entre as concentrações de nutrientes e organismos planctônicos com o volume global de água mostra que, longe de diminuir, a produção natural nesses sistemas aumenta.

## AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Instituto Nacional de Pesquisas pelo apoio logístico, aos projetos CTPETRO e PIATAM IV, pelo apoio financeiro à pesquisa, à Universidad de Sucre, Colômbia, pela comissão de estudos concedida e a Capes-Fapeam pela bolsa de estudos.

## REFERENCIAS

- Adame, M.F., Alcocer, J. & E. Escobar. 2008 Size-fractionated phytoplankton biomass and its implications for the dynamics of an oligotrophic tropical lake. *Freshwater Biology*. 53, 22–31
- Almeida, F. F. 2008. Fitoplâncton de um lago de inundação amazônico (lago Catalão, Amazonas – Brasil): estrutura da comunidade, flutuações espaciais e temporais. Dissertação de Mestrado em Biologia de Água Doce e Pesca Interior. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus.
- Ansotegui, A., A. Sarobe, J. M. Trigueros, I. Urrutxurtu & E. Orive. 2003. Size distribution of algal pigments and phytoplankton assemblages in a coastal–estuarine environment: contribution of small eukaryotic algae. *Journal of Plankton Research*. Vol. 25 No. 4:341-355.
- Araujo-Lima, C. A. R. M.; Forsberg, B. R.; Victoria, R. & Martinelli, L. A. 1986. Energy sources for detritivorous fishes in the Amazon. *Science* 234: 1256-1258.
- Barbosa, F. A. R.; Tundisi, J. G. & Henry, R. 1989. Diel variations in a shallow tropical Brazilian lake. II Primary production, photosynthetic efficiency and a chlorophyll – a content. *Archiv für Hydrobiologie* 116(4):435-448.
- Benedito-Cecilio, E.; Araujo-Lima, C.; Forsberg, B.R.; Bittencourt, M.M. & Martinelli, L.C. 2000. Carbon sources of Amazonian fisheries. *Fisheries Management and Ecology*, 7(4): 305-314.
- Benedito-Cecilio, E.; Araujo-Lima, C A.R.M. 2002. Variation in the carbon isotope composition of *Semaprochilodus insignis*, a detritivorous fish associated with oligotrophic and eutrophic Amazon rivers.. *Journal of Fish Biology*, Inglaterra, 60: 1603-1607.
- Brito, J. G. 2006. Influência do pulso de inundação sobre variáveis limnológicas de um lago de várzea da Amazônia Central, lago Catalão. Dissertação. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus: 191pp.

- Burkhardt S, Riebesell U, & I. Zondervan. 1999. Effects of growth rate, CO<sub>2</sub> concentration, and cell size on the stable carbon isotope fractionation in marine phytoplankton. *Geochim. Cosmochim Acta* 63: 3729-3741.
- Calheiros DF. 2003. Influência do pulso de inundação na composição isotópica ( $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ ) das fontes primárias de energia na planície de inundação do rio Paraguai (Pantanal – MS). Tese de Doutorado. USP - Centro de Energia Nuclear na Agricultura, 164p.
- Camargo, A.F.M. & R.K. Miyai. K. 1988. Caracterização limnológica do lago Curuçá: lago de várzea do rio Trombetas (águas claras), Pará. *Acta Limnol.*, 2: 153-180.
- Caraballo, P. 1992. Historia de vida e dinâmica populacional de *Daphnia gessneri* e *Ceriodaphnia cornuta* (Crustacea-Cladocera) no Lago Calado, AM. Dissertação de Mestrado. Pós-graduação INPA/FUA, Manaus, AM. Brasil. 145p.
- Carlson, R.E. & J. Simpson. 1996. A Coordinator's Guide to Volunteer Lake Monitoring Methods. North American Lake Management Society. 96 pp.
- Carvalho, P.; Bini, L.M.; Thomaz, S.M.; Oliveira, L.G.; Robertson, B.; Tavechio, W.L.G. & Darwich, A.J. 2001. Comparative limnology of South American floodplain lakes and lagoons. *Acta Scientiarum*, 23, 265-273.
- Diehl, S. 2002. Phytoplankton, light, and nutrients in a gradient of mixing depths: Theory. *Ecology* 83: 386–398.
- Fisher, T. R. 1978. Plâncton e produção primária em sistemas aquáticos da bacia da Amazônia Central. *Acta Amazônica*, 8(4): 43-54.
- Fisher, T. R. & P.E. Parsley. 1979. Amazon lakes: Water storage and nutrient stripping. *Limnol. Oceanogr.*, 24:547-553.
- Forsberg, B. R.; Devol A. H.; Richey, J. E.; Martinelli, L. A & Dos Santos, H. 1988. Factors controlling nutrient concentrations in Amazon floodplain lakes. *Limnology and Oceanography* 33:41-56.

- Forsberg, B.; Araujo-Lima, C.A.R.M.; Martinelli, L.A; Victoria, L. & Bonassi, J.A. 1993. Autotrophic carbon sources for fish of the central Amazon. *Ecology*, 74(3): 643-652.
- Golterman, H. L.; Clymo, R. S. & Ohnstad. A. M.; 1978. Methods for physical and chemical analysis of fresh waters. IBP Handbook no 8, 2o ed. Blackwell Publications, Oxford., 213p.
- Greisberger, S., E. Martin, T. Dokulil, & E.K. Teubner. 2008. A comparison of phytoplankton size-fractions in Mondsee, an alpine lake in Austria: distribution, pigment composition and primary production rates. *Aquatic Ecology*. 42:379–389
- Hamilton, S. K., & W. M. Lewis Jr. 1992. Stable carbon and nitrogen isotopes in algae and detritus from the Orinoco River floodplain, Venezuela. *Geochim. Cosmochim. Acta* 56:4237-4246.
- Hamilton, S.K., S.J. Sippel & S.E. Bunn. 2005. Separation of algae from detritus for stable isotope or ecological stoichiometry studies using density fractionation in colloidal silica. *Limnol. Oceanogr.: Methods* 3, 149–157
- Hardy, E.R. 1989. Effect of temperature, food concentration and turbidity on life cycle characteristics of planktonic cladocerans in a tropical lake, Central Amazon: Field and experimental work, London. Royal and Bedford New College. Ph.D. Thesis. 337p.
- Huszar, V. L. M. & C.S. Reynolds S. 1997. Phytoplankton periodicity and sequences of dominance in an Amazonian flood-plain lake (Lago Batata, Pará, Brasil): response to gradual environment change. *Hydrobiologia* 346:169-181.
- Ibañez, M. S. R. 1998. Phytoplankton composition and abundance of a central Amazonian floodplain lake. *Hydrobiologia* 362: 79-83.
- Inpe. 2007. *Climanalise Boletim*. 22(05-09).  
<http://www6.cptec.inpe.br/revclima/boletim/>
- Junk, W. J., Bayley, P. B. & Sparks, R. E. 1989. The Flood Pulse Concept in River – Floodplain Systems. In D. p. Dodge ed. *Proceedings of the International Large River Symposium*. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 106: 110 – 127.

- Lehmann, M.F., Bernasconi, S., McKenzie, J., Barbieri, A., Simona, M., & M. Veronesi, 2004. Seasonal variation of the  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  of particulate and dissolved carbon and nitrogen in Lake Lugano: constraints on biogeochemical cycling in a eutrophic lake. *Limnol. Oceanogr.* 49, 415–429.
- Leite, R.G.; Araujo-Lima C.A.R.M.; Victoria R.L. & Martinelli L. A. 2002. Stable isotope analysis of energy sources for larvae of eight fish species from the Amazon floodplain. *Ecology of Freshwater Fish*: 11: 56–63.
- Lesack, L.F. 1988. Mass balance of nutrients, major solutes and water in an Amazon floodplain lake and biogeochemical implications for the Amazon Basin. PhD. Dissertation. University of California, 494p.
- Lewis Jr, W.M. 1996. Tropical lakes: how latitude make a difference. 43-64. In F. Schiemer & K.T. Boland (eds.) 1996. *Perspectives in Tropical Limnology*. Academic Publishing bv, Amsterdam, The Netherlands.
- Lewis Jr, W, Hamilton SK, Rodriguez M, Saunders JF III, & M. Lasi. 2001. Foodweb analysis of the Orinoco floodplain based on production estimates and stable isotope data. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 20(2):241–254
- Lopes, M.R.M. & C.E.M. Bicudo. Desmidióflórula de um lago da planície de inundação do rio Acre, estado do Amazonas, Brasil.. *Acta Amazonica*, Manaus, AM, v. 33, n. 2, p. 167-212, 2003.
- MacIntyre, S. & J. M. Melack. 1988. Frequency and depth of vertical mixing in an Amazon flood-plain lake (L. Calado, Brasil). *Verhand. int Ver. Limnol.* 23: 80–85.
- MacIntyre, S. & J.M. Melack. 1995. Vertical and horizontal transport in lakes: Linking littoral, benthic, and pelagic habitats. *Journal of the North American Benthological Society [J. N. AM. Benthol. Soc.]*. Vol. 14, no. 4, pp. 599-615.
- Marty J, Planas D. 2008. Comparison of methods to determine algal  $\delta^{13}\text{C}$  in freshwater. *Limnol. Oceanogr.: Methods* 6, 51–63
- Melack, J.M. & T.R. Fisher. 1983. Diel oxygen variations and their ecological implication in Amazon floodplain lakes. *Arch. Hydrobiologia.* 98: 422-442.

- Melack, J.M. & T.R. Fisher. 1990. Comparative limnology of tropical floodplain lakes with an emphasis on the central Amazon. *Acta Limnologia Brasiliensia* 3: 1-48.
- Melack, JM. & B.R. Forsberg. 2001. Biogeochemistry of Amazon floodplain lakes and associated wetlands. In: McClain, M.E.; Victoria, R.L. and J.E. Richey (eds.) *The biogeochemistry of the Amazon Basin*. Oxford University Press, Oxford 235-274pp.
- Neves dos Santos R., E.J.G. Ferreira & S. Amadio. 2007. Effect of seasonality and trophic group on energy acquisition in Amazonian fish. *Ecology of Freshwater Fish* doi: 10.1111/j.1600-0633.2007.00275.x
- Núñez-Avellaneda, M. 2005. Fitoplâncton en ecosistemas acuáticos de la cuenca del río Putumayo (Amazonia Colombo Peruana). *Disertación de Maestría en Estudios Amazónicos*. Universidad Nacional de Colombia, Sede Leticia. 96p.
- Perga, ME, Gerdeaux D. 2006. Seasonal variability in the  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values of the zooplankton taxa in two alpine lakes. *Acta Oecologica*, 30: 69-77.
- Pinilla, G. A. 2006 Vertical distribution of phytoplankton in a clear water lake of Colombian Amazon (Lake Boa, Middle Caquetá ) *Hydrobiologia*. 568:79–90.
- Post, D.M., 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods and assumptions. *Ecology* 83, 703-718.
- Rai, H. 1982. Primary production of various size fractions of natural communities in a North German lake. *Arch Hydrobiol*, 95(3/4): 395-412.
- Richardson, T. & G. Jackson. 2007. Small Phytoplankton and Carbon Export from the Surface Ocean. *Science* 315 (5813): 838-840.
- Rodrigues, M. S. 1994. Biomassa e Produção fitoplanctônica do lago Camaleão (Ilha de Machantaria, Amazonas). Tese doutoral. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus: 194pp.
- Romero, M.C. & P.M. Arenas. 1990. Aporte relativo de diferentes fracciones fitoplânctónicas a la producción primaria y concentración de clorofila, en la laguna de Chascomus (Prov. De Buenos Aires, Argentina). *Rev. Brasil. Biol.* 50 (2): 327-333.

Runge J. & M. Ohman. 1982. Size fractionation of phytoplankton as an estimate of food available to herbivore. *Limnology and Oceanography*, 27(3): 570-576

Santos, G.M., E.J. Ferreira & J.A.S Zuanon. 2006. Peixes comerciais de Manaus. Manaus: Ibama/AM, Provárzea, 114p.

Santos ACA, Calijuri MC, Moraes EM, Adorno MAT, Falco PB, Carvalho DP, Deberdt GLB. & S.F. Benassi. 1999. Comparison of three methods for Chlorophyll determination: Spectrophotometry and Fluorimetry in samples containing pigment mixtures and spectrophotometry in samples with separate pigments through High Performance Liquid Chromatography. *Acta Limnol. Bras.*, 15(3):7-18.

Schmidt, G. W. 1973. Primary production of phytoplankton in the three types of Amazonian waters. III. Primary production of phytoplankton in a tropical flood plain lake of central Amazonia, Lago do Castanho, Amazonas, Brasil. *Amazoniana* 4:379-404.

Schmidt, G. W. 1982. Primary production of phytoplankton in the three types of Amazonian waters. V. Some investigations on the phytoplankton and its primary productivity in the clear water of the lower rio Tapajós (Pará, Braz. *Amazoniana*, 7(3): 335-348.

Sieburth JMCN, Smetacek V. & J. Lenz. 1978. Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions *Limnology and Oceanography*, 23, 1256–1263.

Sioli, H. 1950. Das Wasser in Amazonas gebiet. *Forsh. Fortschr.*, 26: 274-280.

Schwarzbold, A.; Pedrozo, C.S.; Miranda, A.L.B. & M.T. Raya-Rodriguez. 1999. Verificação e adequação das metodologias de análise espectrofotométrica para a identificação de Clorofila a em amostras de água. *Acta Limnol. Bras.*, 7:63-71

Tundisi, J., B.R. Forsberg, A. Devol, T. Zaret, T. Tundisi, A. Santos, J. Ribeiro & E. Hardy. 1984. Mixing patterns in Amazon lakes. *Hydrobiologia*, 108: 3-15.

Twombly, S. & W.M. Lewis Jr. 1987. Zooplankton abundance and species composition in Laguna la Orsinera, a Venezuelan floodplain lake. *Arch. Hydrobiol. Suppl.*, 79(1): 87-107.

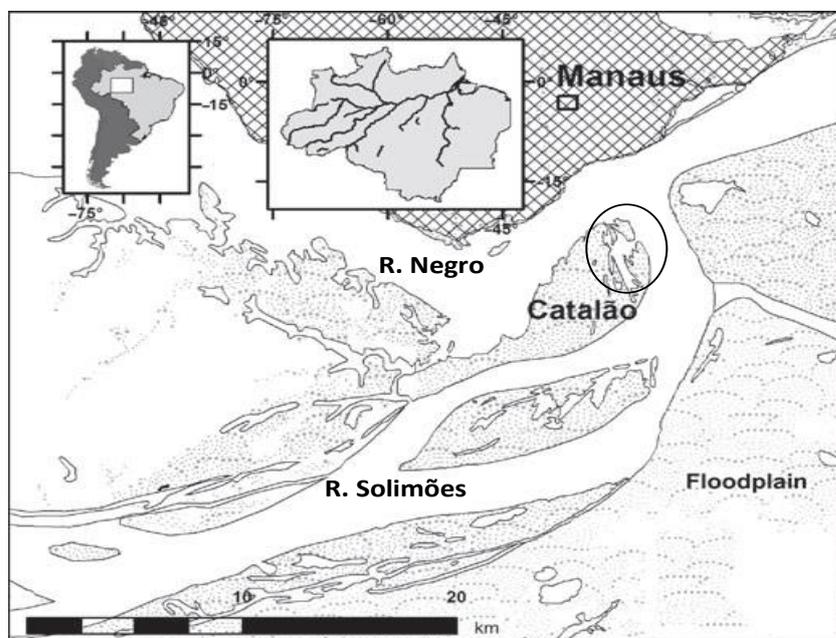
Twombly S, & W.M Lewis Jr. 1989. Factors regulating cladoceran dynamics in a Venezuelan floodplain lake. *Journal of Plankton Research* 11(2): 317-333.

Vadeboncoeur, I., Vander Zanden J. & D. Lodge. 2002. Putting the lake back together: reintegrating benthic pathways into lake food web models. *BioScience* 52, 44.

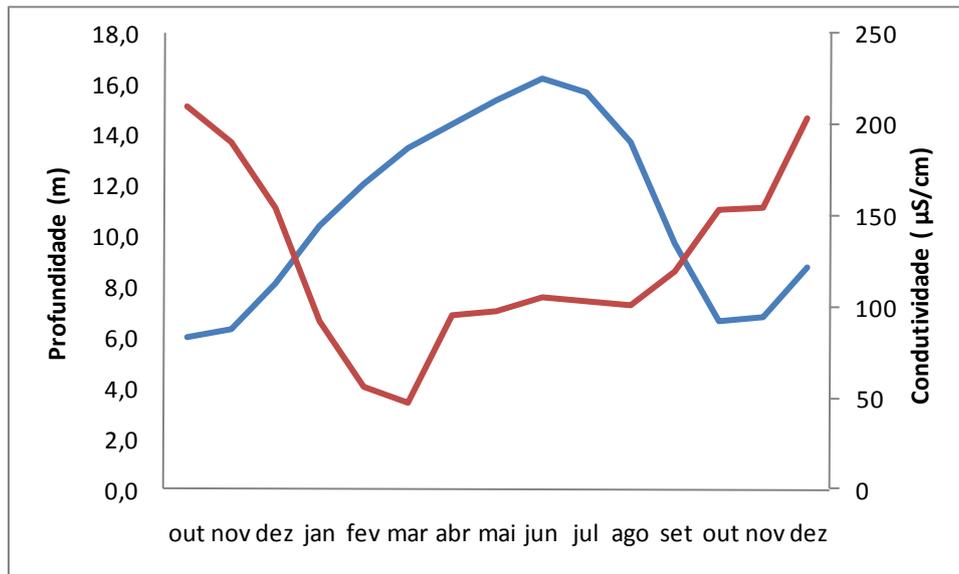
Waichman, A.V. 1996. Autotrophic carbon sources for heterotrophic bacterioplankton in a floodplain lake. *Hydrobiologia* 341: 27–36.

Wetzel, R.G. 2001. *Limnology, lake and river ecosystems*. Third Edition. Academic Press.

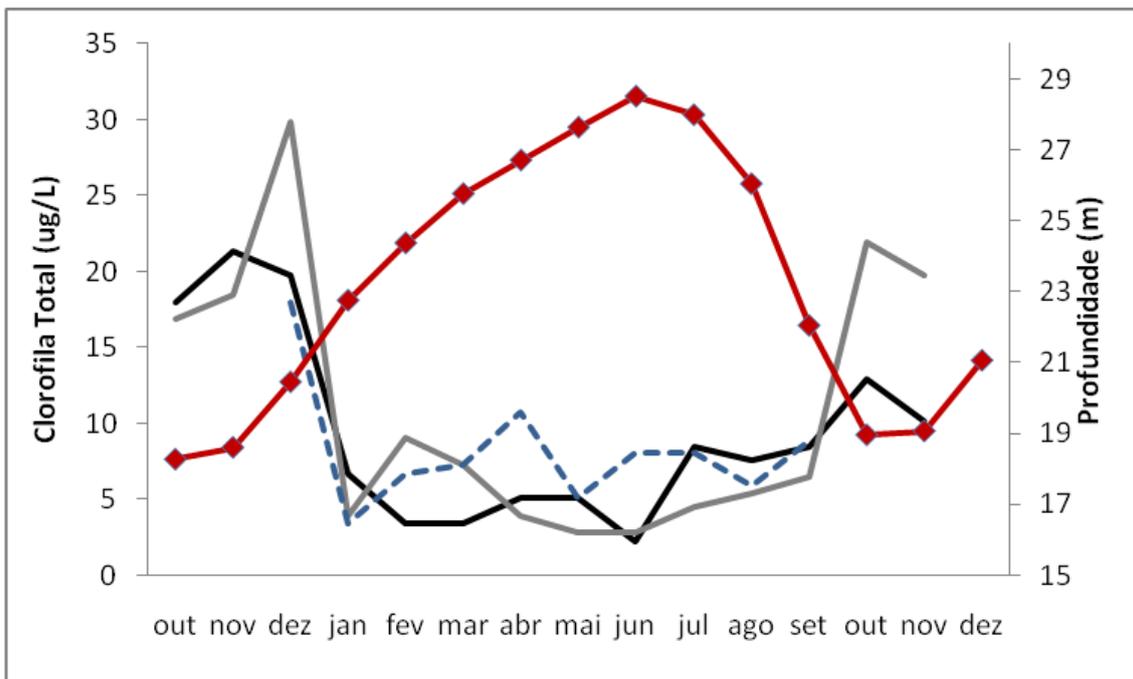
**Figura. 1. Mapa da região incluindo a zona do lago Catalão e a cidade de Manaus. AM (modificado de Neves dos Santos et al., 2007).**



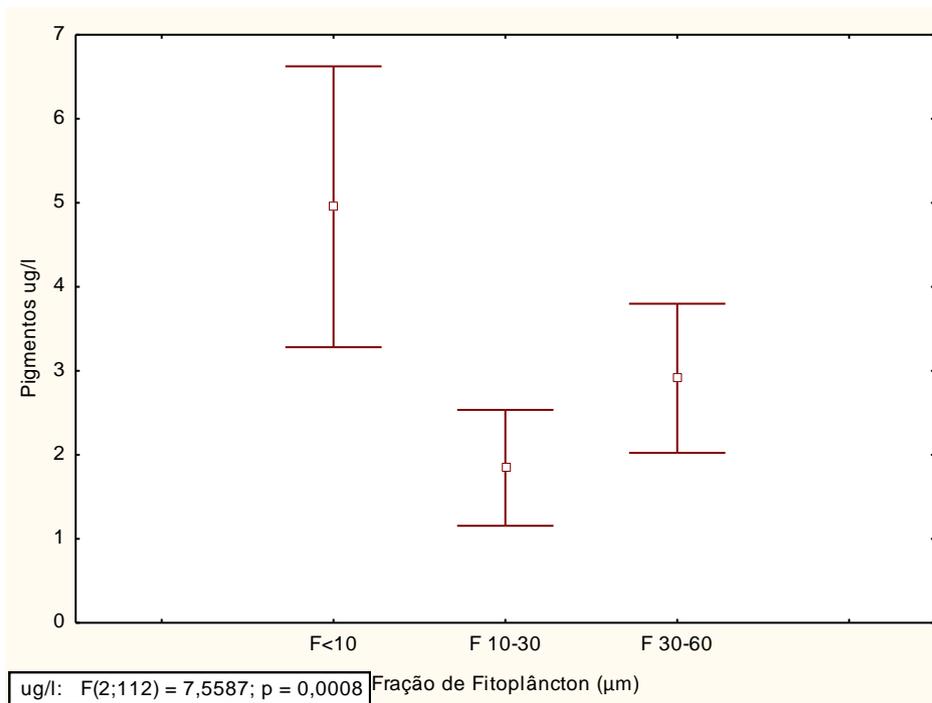
**Figura 2. Média da condutividade elétrica (vermelho) em toda a coluna de água da região pelágica e média da profundidade da água no rio Negro (azul), no período de outubro de 2006 até dezembro de 2007.**



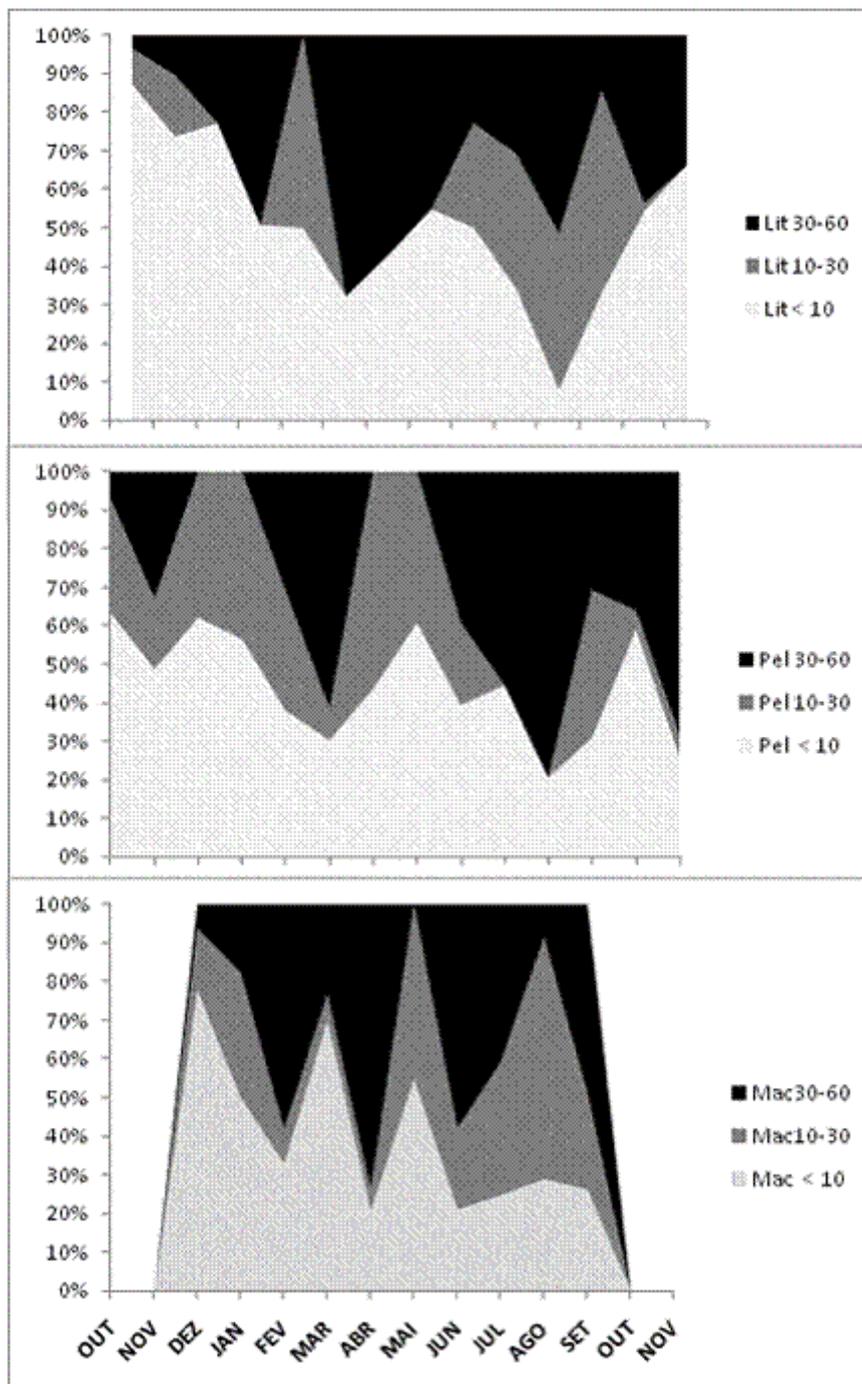
**Figura. 3. Concentração mensal de pigmentos totais em amostras filtradas com rede de 60  $\mu\text{m}$  nos três ambientes estudados no lago Catalão: Pelágico (gris), Litorânea (negro) e Macrófitas (ponteadada) VS a profundidade do lago Catalão (linha com  $\square$ ).**



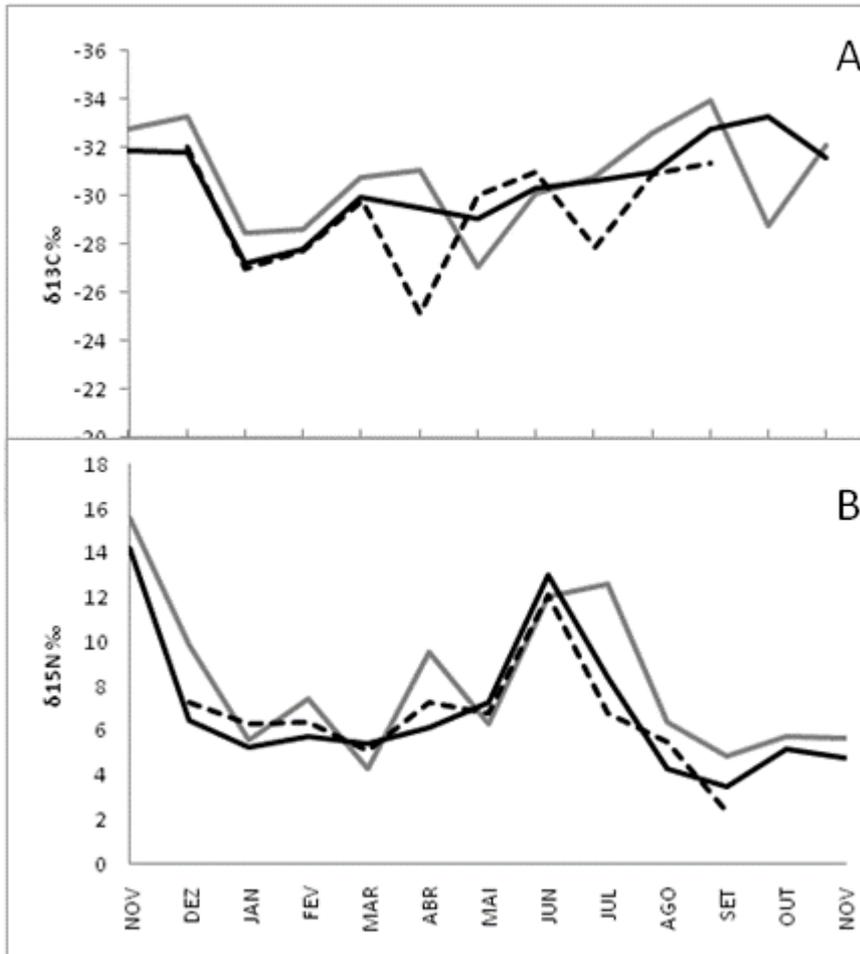
**Figura.4. Concentração média de clorofila total nas frações de fitoplâncton <10  $\mu\text{m}$ , <30  $\mu\text{m}$  e <60  $\mu\text{m}$  nas três regiões estudadas.**



**Figura 5. Aporte percentual das frações de tamanho na clorofila total nos três ambientes. A, litorânea, B, pelágica e C, macrófitas.**



**Figura. 6. A e B. Comportamento mensal do  $\delta^{13}\text{C}$  ‰ (A) e  $\delta^{15}\text{N}$  (B) nos três ambientes estudados no lago Catalão. Mac: ponteadada, Lit: negro, Pel: gris.**



**CAPITULO 4. Variação na abundancia e composição isotópica do zooplâncton no lago Catalão, Amazônia Central: implicações para a dinâmica trófica da comunidade planctônica**

**Variação na abundância e composição isotópica do zooplâncton no lago Catalão, Amazônia Central: implicações para a dinâmica trófica da comunidade planctônica**

**Variation in the abundance and isotopic composition of zooplankton in a Central Amazon floodplain lake: Implications for the trophic dynamics of the plankton community**

Este capítulo será submetido a Aquatic Ecology

Pedro Caraballo<sup>1-2</sup>, Bruce R. Forsberg<sup>3</sup>, Rosseval G. Leite<sup>3</sup>

1. Programa de Pós-graduação em Ecologia INPA, Brasil
2. Universidad de Sucre, Colombia.
3. INPA, Brasil

caraballo7@yahoo.com

Coordenação de Pesquisas em Ecologia  
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia  
C. P. 478, 69.011-970, Manaus AM, Brazil  
Telefax: 55-92-36431904

## RESUMO

Durante o ano hidrológico de dezembro 2007 a novembro de 2008, coletas mensais do zooplâncton nas regiões pelágica, litorânea e de macrófitas aquáticas, foram realizadas no lago Catalão, um lago de águas mistas na região de confluência do rio Negro com o Solimões, frente da cidade de Manaus. A comunidade do zooplâncton foi estudada em termos da sua abundância relativa e sua composição dos isótopos estáveis de carbono e nitrogênio. Os cladóceros foram os mais abundantes em todos os compartimentos estudados, apresentando uma média de 60%, seguido pelos copépodos calanoideos com 29% e ciclopoideos com 11%. Os cladóceros estiveram representados por *Moina*, *Ceriodaphnia*, *Daphnia* e como grupo dominante, *Diaphanosoma* durante todo o período de amostragens. Só os copépodos adultos foram contados e dentre esses, três gêneros de calanoideos foram encontrados, *Notodiaptomus*, *Rhacodiaptomus* e *Argyrodiaptomus*, porém a abundância individual dos gêneros não foi avaliada. Dentre os ciclopoideos, foi identificado o gênero *Mesocyclops*. O comportamento do  $\delta^{13}\text{C}$  nos três compartimentos estudados apresenta as macrófitas aquáticas como uma área diferenciada em termos da alimentação do zooplâncton, com uma média de -27,31‰, que é mais enriquecida do que as regiões litorânea e pelágica, com valores de -33,11 e -34,66‰ respectivamente. O uso da análise de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio permitiu definir que, independente das vias pelas quais o carbono está circulando, a fonte inicial de carbono para o zooplâncton é principalmente o fitoplâncton, com mínima participação das bactérias heterotróficas.

Palavras-chave: Comunidade plantonica, fracionamento isotópico, alça microbiana

## INTRODUÇÃO

Dizer que o zooplâncton ocupa lugar central no fluxo de carbono aos níveis trófico superiores em lagos (Wetzel 2001) é correto, porém não oferece informação pertinente no intuito de esclarecer a origem do carbono que está sendo transferido nesses ecossistemas. Estudos realizados em lagos de zonas temperadas têm demonstrado que o zooplâncton usa, como fonte de energia, carbono do fitoplâncton e de origem terrestre (Carpenter *et al.* 2005), no que haveria que incluir as macrófitas aquáticas e florestas alagáveis das regiões tropicais. Isto sem incluir o carbono de detrital, que pode ter sua origem em uma ou ambas destas fontes, e que pode ser obtido de forma direta por consumo de carbono orgânico particulado (Work *et al.*, 2005) ou indireta através de bactérias (Porter 1996). A causa de toda essa incerteza é a enorme diversidade do zooplâncton, dentro do qual há organismos que se alimentam de fitoplâncton, detritos, bactérias e protozoários, dependendo da composição de espécies da comunidade e das condições ambientais que, no caso dos lagos de inundação, são definidas pelo período limnológico.

Em geral, as comunidades zooplânctônicas são ecologicamente diversas, e temporal e espacialmente dinâmicas e isto não é diferente nos lagos de inundação amazônicos. Por estas características, a composição e abundância dessas comunidades variam frequentemente, como resultado de processos próprios da comunidade e sazonalmente em resposta as interações entre os componentes do sistema e o meio (Matthews, 2005). No caso dos lagos de inundação o controle das populações zooplânctônicas tem sido apontado como feito por predação de peixes (Carvalho 1983; Trevisan e Forsberg 2007; Twonbly e Lewis, 1989) e por invertebrados como *Chaoborus* (Caraballo e Hardy 1995). Uma evidência do caráter “top-down” do controle do zooplâncton vem da análise do tamanho de zooplâncton em lagos da Amazônia Central apresentado por Trevisan e Forsberg (2007). Estes autores encontraram predominantemente zooplâncton pequeno (< 500µm) em todos os lagos estudados o que foi interpretado como uma alta pressão de predadores zoo-plântívoros sobre estas comunidades. Porém estes mesmos autores encontraram uma correlação significativa entre as abundâncias de fitoplâncton e zooplâncton indicando que efeitos de limitação por recurso ou “bottom up”, também eram importantes. Um estudo da dinâmica populacional de zooplâncton num lago de inundação no Orinoco venezuelano indicou

altas taxas de natalidade ao longo de todo o ano hidrológico, que foram controladas com altas taxas de predação (Twombly e Lewis 1987; 1989). Baseados em experimentos *in situ* num lago na Bolívia, Rejas *et al.* (2005) também encontraram um comportamento constante da taxa de natalidade, porém seus resultados sugerem um controle alternado, “bottom-up” e “top-down”, do zooplâncton, especialmente aquele de maior tamanho. É provável que a abundância do zooplâncton em todos esses sistemas seja controlada simultaneamente por efeitos “top town” (predação) e “bottom up” como foi demonstrado para fitoplâncton em diversos lagos temperados no hemisfério norte (Mazumder 1994), porém o efeito “top down” aparentemente predomina na maioria dos lagos de inundação na Amazônia Central.

Na análise da dinâmica populacional, as pesquisas realizadas em lagos de inundação coincidem em apontar os períodos de águas baixas como aqueles com maior densidade de zooplâncton (Bradorff e de Andrade 1978; Carvalho 1983; Andrade-Sosa 2001; Lindholm e Hessen 2007), porém isso não significa que nesses períodos haja maior abundância. Considerando as enormes flutuações no nível da água dos lagos amazônicos, que durante o ano de 2007 por exemplo foi de 18 m no rio Negro, as populações do zooplâncton podem aumentar em tamanho, ao tempo que diminuem sua densidade (Twombly e Lewis 1987). Isto foi observado no lago Calado por Caraballo (1992) quem usou os valores de densidade zooplânctônica e uma fórmula para calcular o volume desse lago (Lesack 1988), para expressar seus resultados em termos de abundância, e obteve maiores abundâncias de zooplâncton no período de cheia, mesmo com densidades menores.

Essa dinâmica relacionada com os períodos limnológicos, não é igual para toda a comunidade zooplânctônica, na medida em que está constituída, segundo Wetzel (2001), por quatro grandes grupos: protistas, rotíferos, cladóceros e copépodos, sendo em geral a riqueza maior nos primeiros e menor nos últimos (Hardy *et al.* 1984). De fato, a posição trófica do zooplâncton varia entre os táxons, período limnológico e tamanho dos organismos. Nesse sentido, Trevisan e Forsberg (2007) fizeram uma comparação entre a abundância e o tamanho do zooplâncton em lagos associados ao Solimões, Negro e Mistos, encontrando para estes últimos uma densidade média de 19,8 ind/l dos quais somente 17,8% são de grande porte, o que corresponde ao mesozoplâncton na classificação de Sieburth *et al.* (1978). Diferentes abundâncias e

proporções foram encontradas nos lagos do rio Solimões (47,4 ind/L e 14,5% grandes) e Negro (3,7 ind/L e 4,9% grandes). No caso específico do Catalão, a proporção foi de 185 ind/L total, dos quais 38,7 ind/L foram grandes e 156 ind/L pequenos.

Há também diferenças na distribuição espacial desses grupos entre as regiões litorânea e limnética, como consequência de processos hidrológicos e biogeoquímicos, que geram cadeias tróficas diferentes. Todavia, estas diferenças não foram observadas por Keppeler (2003) na estrutura da comunidade zooplanctônica em dois lagos amazônicos, provavelmente devido ao uso da garrafa Van Dorn para as coletas, o que impede chegar perto da zona de transição aquática terrestre. Coletas mais apropriadas foram feitas por Lindholm e Hessen (2007) num lago de inundação na África, onde observaram diferenças profundas num transecto lineal entre as regiões pelágica e litorânea. Andrade-Sosa (2001), estudando a comunidade de rotíferos em um lago da Amazônia colombiana, também encontrou valores baixos na similaridade entre os pontos de coleta da região limnética e litorânea, o que foi interpretado como uma evidência da heterogeneidade espacial do lago. Todavia, na época de águas baixas a similaridade foi maior entre as duas regiões, quando o tamanho e profundidade do lago ficam reduzidos e a vegetação aquática é escassa. Esta situação vá no sentido contrário da proposta de Thomaz *et al.* (2007) sobre o efeito homogeneizador da inundação sobre os lagos de inundação tropicais.

Há evidência da resposta das comunidades do zooplâncton as variações sazonais nos lagos de inundação (Brandorff e Andrade 1978; Lindholm e Hessen 2007) em termos da sua composição e abundância. Todavia, estas pesquisas não puderam explicar como é que essas comunidades zooplanctônicas respondem às variações sazonais na distribuição espacial dos recursos nos lagos, o que sim pode ser feito usando a análise isotópica do zooplâncton e das suas fontes autotróficas de carbono, como feito no Japão por Yoshioka *et al.* (1994). Na medida em que o sinal isotópico do carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) de um consumidor reflete a composição isotópica da sua dieta (Post, 2002), e o sinal isotópico do nitrogênio ( $\delta^{15}\text{N}$ ) descreve a posição trófica de um organismo (Vander Zanden e Rasmussen 1996), o uso simultâneo destes isótopos pode ser usado para visualizar como o carbono das fontes primárias é transferido até níveis tróficos superiores (Smyntek *et al.* 2007).

Em geral o zooplâncton representa um ponto central no fluxo de carbono dos níveis tróficos inferiores aos superiores, porém através de estratégias diferentes e associadas com a variabilidade sazonal dos recursos (Porter 1996), com o táxon e tamanho dos organismos (Matthews e Mazunder 2005) e com o habitat (Matthews e Mazunder 2006), o que em conjunto é um reflexo da influencia de material alóctone nos lagos. Uma forma de organizar todos esses fatores é estabelecer o caráter de extrínsecos para aqueles associados com os processos biogeoquímicos que produzem uma variação sazonal nos  $\delta^{15}\text{N}$  e  $\delta^{13}\text{C}$ , e de intrínsecos para os fatores associados com a estrutura da comunidade zooplanctónica, incluindo variações nas estratégias de alimentação.

O objetivo deste trabalho foi determinar a participação das diferentes fontes autotróficas de carbono C3 e C4 na dinâmica trófica do zooplâncton em diferentes habitats aquáticos ao longo de um ano hidrológico no lago Catalão, a partir da análise da variação na abundância e composição isotópica desta comunidade.

## MÉTODOS

### **Área de Estudo:**

O lago do Catalão está situado numa planície fluvial próxima à confluência dos rios Solimões e Negro ( $3^{\circ}10'04''\text{S}$  e  $59^{\circ}54'45''\text{W}$ ), a 3 km da cidade de Manaus (Figura 1). A região corresponde a uma zona de terras baixas, com uma série de corpos de água interconectados que, conforme as variações anuais do nível da água podem formar uma unidade contínua, isolar-se ou até mesmo secar completamente (Brito 2006). Durante o período hidrológico da seca (out-nov) pode até ficar isolado do rio Negro, que logo no final de dezembro inicia o período de inundação misturando-se com as águas do rio Solimões, o que confere ao lago um caráter especial de águas mistas.

Normalmente o lago Catalão está conectado com o rio Negro e se conecta com o rio Solimões através de um canal curto na região Norte, além de possuir uma área alegável na região Sul, depois dos primeiros meses do período de inundação. Assim, se trata de um lago com domínio alternado das características intrínsecas de cada um dos dois rios: o rio Negro na seca e o Solimões no final da enchente e cheia. O lago

apresenta condições ambientais extremas entre seca e cheia. Brito (2006) e Almeida (2009) observaram valores de condutividade de até 400  $\mu\text{S}/\text{cm}$  na seca, que diminuem por diluição com a entrada de água do rio Negro até valores de 30  $\mu\text{S}/\text{cm}$ , para depois com a entrada das águas do rio Solimões, aumentar até 70  $\mu\text{S}/\text{cm}$ , adquirindo as águas uma característica similar às desse rio. A abundância do fitoplâncton tem um comportamento fortemente relacionado com a condutividade, apresentando valores médios de 9,0  $\mu\text{g}/\text{l}$  de clorofila total e produtividade primária de  $29,1 \pm 17,9 \text{ mg C}/\text{m}^3/\text{h}$  durante o período de enchente (Brito 2006), sendo dominado pelas cianofíceas, especialmente *Synechocystis aquatilis*, *Synechococcus elongatus* e *Planktothrix isothrix* (Almeida 2008).

Os períodos limnológicos de seca, enchente, cheia e vazante estão muito bem definidos no lago, na medida em que são o resultado direto do comportamento de dois grandes rios, com um regime de inundação previsível (Junk *et al.* 1989). Na Figura 2, é apresentado o comportamento do nível da água no porto de Manaus, que se corresponde com o nível da água do lago. Em 22 de novembro de 2007, quando a cota do rio Negro no porto de Manaus era 18,9 m inicia a entrada de água no lago (até então ocorreram os chamados repiquetes, que são entradas e saídas de água breves) e quando a cota era de 25,6 m no porto, o dia 27 de abril de 2007, iniciou a entrada de água do Solimões pela parte Norte do lago. Entre junho e julho ocorreu a cheia, entre agosto e setembro a vazante e entre outubro-novembro o período de seca, no qual o lago fica sem entrada de água dos rios adjacentes e com uma área reduzida.

Baixos valores de transparência (0,3 m) e elevados valores de condutividade caracterizam o período da seca no lago, que é a sua única fase realmente léntica. No final de novembro iniciou-se a enchente com a entrada das águas do rio Negro que provocam uma diluição das águas do lago, um aumento dos valores de transparência e diminuição dos valores de condutividade. Os valores mínimos de condutividade elétrica são atingidos no final de abril (24  $\mu\text{S}/\text{cm}$ ), por outro lado, a transparência é máxima neste período (1-1,2 m; Brito 2006). Estes valores de condutividade elétrica e transparência da água se mantêm até o início de maio, quando o lago atinge mais de 12 m de profundidade e tem início a entrada das águas do rio Solimões, que produz uma mistura de águas que provocam uma homogeneização do lago e as características físicas e químicas se tornam mais semelhantes devido ao aumento da circulação das águas do lago. Em junho-julho ocorre a cheia na qual são observadas flutuações mínimas do nível

de água, máxima transparência da água (1,3 m) e inicia a vazante no final de julho. No final deste período desaparecem as macrófitas aquáticas flutuantes do lago.

Larvas de *Brycon amazonicus*, *Mylossoma aureum*, *Mylossoma duriventre*, *Triportheus flavus*, *T. Elongatus* e *Semaprochilodus insignis* foram reportadas para o lago Catalão por Silva (2004), quem por meio da análise do conteúdo estomacal desses peixes e organismos coletados diretamente no meio, criou a única visão geral do zooplâncton no lago, que é dominado por cladóceros, rotíferos e copépodos. Entre os primeiros estão *Chidorus sp.* (mais de 50% de abundancia) *Ceriodaphnia spp.*, *Diaphanosoma spp.* e *Euryalona orientalis*. Dentre os rotíferos *Asplachna spp.*, *Collotheca spp.*, *Dicranophorus sp.*, *Mytilina sp.* e *Notholca sp.* (Silva, 2004).

#### **Amostragens:**

As coletas foram feitas mensalmente entre dezembro de 2007 e novembro de 2008. Em todos os ambientes, independente da forma da coleta, 30 L de água foram filtrados usando uma rede de 65  $\mu\text{m}$ , e os organismos foram fixados usando solução de formalina ao 4%. Nas regiões pelágica e litorânea, as amostras para determinação da abundancia relativa foram coletadas usando um tubo de PVC com 10 cm de diâmetro e seis metros de comprimento. Com o propósito de associar o zooplâncton com o fitoplâncton presentes na coluna de água, a profundidade de coleta foi sempre três vezes a profundidade de Secchi, que corresponde a penetração máxima de luz no lago (Brito, 2006). O tubo tem um dispositivo que permite a água entrar quando está descendo e fecha quando é puxado para cima, o que garante uma coleta integral da região fótica. Na região litorânea, o tubo foi introduzido diagonalmente até o fundo, sem fazer contato com o sedimento. Nas coletas dentro do tapete de macrófitas aquáticas, um balde de 10 L foi afundado e a coleta filtrada com malha de 200  $\mu\text{m}$  para retirar resíduos de raízes e outras sujeiras, antes da filtragem final com rede de 65  $\mu\text{m}$ .

A abundancia relativa foi calculada com base na contagem sob microscópio estereoscópico de 50% do volume das amostras. Larvas de peixes e insetos, especialmente nas regiões litorânea e de macrófitas não foram contadas, mas retiradas das amostras, para análise individual de isótopos estáveis.

As coletas para as análises de isótopos estáveis foram feitas com uma rede cônica simples de 65  $\mu\text{m}$  de olho, 50 cm de diâmetro e 1,1 m de comprimento, em

arrastos horizontais e verticais na região limnética, horizontais na região litorânea e filtrando água coletada com baldes embaixo do tapete das macrófitas aquáticas. Em todos os casos, as coletas foram feitas até capturar uma quantidade considerada visualmente como adequada. Os organismos coletados foram mantidos em água destilada um tempo máximo de três horas, trocando a água a cada hora, para limpar o conteúdo intestinal (Smyntek *et al.* 2007).

### **Preparação das amostras para análise de isótopos estáveis:**

As amostras “lavadas” foram filtradas com filtros GF/C pre-queimados a 450°C durante uma hora e secados em estufa a 60°C por 12 horas. Dependendo da quantidade da amostra, o filtro ou a massa total de zooplâncton foi guardado e mantida em dessecador até o envio para análise, que foi efetuada no espectrômetro de massa de baixa resolução (IRMS/EA), no Centro de Isótopos Estáveis Ambientais do Instituto de Biociências/Unesp/Botucatu. As amostras livres de impurezas e contaminantes foram secadas em estufa de ventilação forçada a 50°C e posteriormente pulverizadas a nível de talco  $\leq 250 \mu\text{m}$  em moinho criogênico a base de nitrogênio líquido (-196°C). Evitando-se contaminação cruzada, uma massa da ordem de 0,5 mg torna-se suficiente para a análise isotópica da razão  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  com duas repetições, e erro inferior a 0,2‰.

Em geral a análise isotópica foi feita na massa total do zooplâncton. Nos casos de grande abundância de um grupo específico, amostras independentes foram preparadas e confrontadas sempre com a marca isotópica do zooplâncton total. Análises isotópicas das fontes de alimentação do zooplâncton foram realizadas, incluindo macrófitas aquáticas C3, C4, fitoplâncton de acordo com a proposta metodológica de Forsberg *et al.*, (1993), detritos e bactérias heterotróficas de acordo com Coffin *et al.*, (1989). Como informação complementar, avaliações mensais da profundidade e a transparência foram realizadas na região pelágica do lago.

## RESULTADOS

O lago Catalão se comportou como um lago de águas mistas, influenciado alternadamente por dois dos maiores rios do mundo. No início da enchente, em novembro de 2007 o lago recebeu águas do rio Negro no processo de inundação que foi até julho. Todavia, no final de abril, quando o lago tinha aproximadamente 12 m de profundidade, o rio Solimões inicia seu aporte de águas brancas pela zona Norte do lago, num processo que chegou a impedir a entrada do rio Negro, que ficou represado nessa região. Durante todo este período, além da profundidade, houve variações fortes de outros parâmetros como a transparência (Figura 2). Os maiores valores deste parâmetro foram determinados nos meses de janeiro e fevereiro, quando o lago esteve recebendo águas do rio Negro exclusivamente. Com a entrada das águas do rio Solimões, a transparência caiu no mês de abril, para depois aumentar no período de águas altas.

Depois da segunda coleta foi evidente, pelo baixo número de indivíduos nas amostras, que a rede não estava sendo eficiente na retenção de rotíferos, pelo que o grupo foi excluído das contagens. Nessa decisão teve muito valor o fato da mínima biomassa que os poucos organismos coletados representavam e nesse sentido sua pouca participação nas análises de isótopos estáveis. Os cladóceros estiveram representados por *Moina*, *Ceriodaphnia*, *Daphnia* e como grupo dominante, *Diaphanosoma* durante todo o período de amostragens. Só os copépodos adultos foram contados e dentre esses, três gêneros de calanoídeos foram encontrados, *Notodiaptomus*, *Rhacodiaptomus* e *Argyrodiaptomus*, porém a abundância individual dos gêneros não foi avaliada. Dentre os ciclopoídeos, foi identificado o gênero *Mesocyclops*. Outros organismos como *Chaoborus*, larvas de peixes e insetos da família Corixidae, apareceram ocasionalmente nas amostras, pelo que não foram incluídos na contagem, mas sim analisados isotopicamente. No caso das larvas de *Chaoborus*, amostragens noturnas foram feitas exclusivamente para sua coleta.

Os cladóceros foram os mais abundantes em todos os compartimentos estudados, apresentando uma média de 60%, seguido pelos calanoídeos com 29% e ciclopoídeos com 11%. Esta abundância foi maior na região pelágica e menor nas macrófitas aquáticas (Figura 3). *Diaphanosoma* foi o único gênero que esteve presente em todos os

meses de coleta, ao tempo que *Daphnia gessneri* só apareceu no final da enchente e a cheia, associada com baixos níveis de turbidez na água.

Em termos dos três compartimentos estudados, o maior domínio dos cladóceros se deu na região pelágica e o menor na área de macrófitas, onde mesmo assim foi superior aos 50%. Na região litorânea houve um domínio temporal dos copépodos calanoídeos durante o início da inundação (Fig. 4 A), com forte presença de larvas de peixes e insetos da família Corixidae. Na região das macrófitas aquáticas, foi relevante o aumento na proporção de copépodos ciclopoídeos durante o final da vazante (agosto e setembro), quando as plantas estavam no período de senescência (Figura 4C). De fato, nos meses de outubro e novembro (seca) não há macrófitas flutuantes no lago Catalão.

Durante o período deste estudo, os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  no zooplâncton variavam entre -21,79‰ (na zona das macrófitas aquáticas em maio) e -38,48‰ (região litorânea em setembro). A maior variabilidade nos valores de  $\delta^{13}\text{C}$  (11,43‰) foi detectada na região litorânea, sendo a região pelágica mais estável nesse sentido, com uma diferença de 8,01‰ entre o valor máximo e mínimo. A região das macrófitas aquáticas apresentou um comportamento diferente ( $p < 0,05$ ) das outras duas regiões, com uma média de -27,31‰, que é superior aos valores das regiões litorânea e pelágica que foram de -33,11 e -34,66‰ respectivamente (Figura 5).

Por sua vez, o  $\delta^{15}\text{N}$ ‰ teve um comportamento mais homogêneo entre os três compartimentos, com valores variando entre 9,73‰ (dezembro região pelágica) e 4,71‰ (março, macrófitas aquáticas). A região com menor variabilidade foi à litorânea (2,88‰) e a que apresentou maior amplitude trófica foi à região das macrófitas (4,17‰). Houve um comportamento oscilatório dos valores de  $\delta^{15}\text{N}$ ‰ ao longo do ano para os três compartimentos, porém houve uma forte diminuição geral entre os meses de dezembro até abril, que correspondem ao período de inundação com águas do rio Negro. Com a entrada do rio Solimões no final de abril, ocorreu um aumento no  $\delta^{15}\text{N}$  que continuou até julho, diminuindo novamente nos meses de agosto e setembro (Figura 6).

O comportamento do  $\delta^{13}\text{C}$  nos três compartimentos estudados, apresenta as macrófitas aquáticas como uma área diferenciada em termos da alimentação do zooplâncton, com uma média de -27,31‰, bem mais enriquecida do que as regiões

litorânea e pelágica, com valores de -33,11 e -34,66‰ respectivamente (Figura 7). A O zooplâncton na região litorânea se enriquece durante o processo de inundação, para depois apresentar valores mínimos na vazante e seca. Essa tendência, porém menos pronunciada, também é observada na região pelágica, que apresentou a menor variabilidade entre os valores máximos e mínimos. Durante o período da cheia foi encontrada a maior variabilidade nas amostras coletadas nas regiões pelágica e de macrófitas aquáticas. São relevantes os valores mínimos do  $\delta^{13}\text{C}$  nas regiões pelágica e litorânea nos períodos de vazante e seca.

A característica geral dos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  foi sua ampla variabilidade, sendo relevante o caso das macrófitas aquáticas na enchente, com valores extremos de 4,71-8,88‰ o que *a priori* define dois níveis tróficos. Os maiores valores de  $\delta^{15}\text{N}$  foram avaliados na região pelágica durante a cheia do lago e os menores na região de macrófitas aquáticas na vazante. Há uma variação isotópica associada com a dinâmica do lago, sendo evidente uma diminuição da  $\delta^{15}\text{N}$  entre os períodos de enchente e vazante, para depois aumentar na seca (Figura 8).

Como grupos individuais, foram analisados amostras de cladóceros, copépodos calanoideos e ciclopoideos, insetos da família Corixidae, larvas de peixes e de *Chaoborus spp* (Tabela 1). Dentre estes grupos, o maior valor de  $\delta^{13}\text{C}$  foi avaliado nas amostras de cladóceros coletadas entre as macrófitas aquáticas e o menor nas amostras de *Chaoborus*, coletadas pela noite na região pelágica. Em termos da variação do  $\delta^{13}\text{C}$  entre um mesmo grupo, que é um reflexo da sua plasticidade trófica, os cladóceros e copépodos calanoideos apresentaram intervalos de 4,61 e 4,34‰ respectivamente. Com relação aos valores de  $\delta^{15}\text{N}$ , os maiores valores foram observados nas larvas de peixes na região pelágica e os menores nos copépodos calanoideos na região litorânea. As larvas de peixes pertencem às famílias Engraulididae e Characidae, sem incluir cinco exemplares do gênero *Pyrrulina* (Lebiasinidae) coletados em agosto de 2008 nas macrófitas aquáticas, que tiveram valores de  $-23,46\text{‰} \pm 0,04$  e  $4,82\text{‰} \pm 0,02$ .

Os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  das possíveis fontes de alimento do zooplâncton são registrados na Figura 9, sendo a fonte de carbono mais negativa o fitoplâncton e as mais positivas as macrófitas aquáticas C4. De qualquer forma esses são valores médios, que não refletem o comportamento dessas fontes ao longo do ano hidrológico, o que é discutido com detalhes em outros capítulos.

## DISCUSSÃO

### **A dinâmica hidrológica do lago Catalão**

Os gradientes abióticos verticais e horizontais na coluna de água dos lagos determinam o grau de heterogeneidade, através da interação das cadeias tróficas, dos recursos alimentares do zooplâncton. Gradientes de temperatura, luz, condutividade e nutrientes interagem para determinar a qualidade, quantidade, e composição do alimento do zooplâncton. Um exemplo é o gradiente de profundidade, luz e refugio entre a ATTZ e as regiões limnética e de macrófitas aquáticas. Um rápido incremento na riqueza do zooplâncton, é o resultado regular do início do processo de inundação nos lagos tropicais (Brandorff e Andrade 1978; Twombly e Lewis, 1989; Lindholm e Hessen, 2007). A entrada de água está associada com o aumento das fontes de alimento (Thomaz *et al* 2007), o que é especialmente válido no lago Catalão, onde a resposta das macrófitas *Echinocloa polystachya* e *Paspalum repens* é imediata, criando amplas regiões cobertas por estas plantas, que representam refugio para alguns organismos do zooplâncton (Hamilton 1990). Dessa forma, com a entrada de água do rio Negro no final de novembro, se inicia uma expansão de nichos tróficos, que atinge seu máximo na cheia, com a formação de igapós ao redor do lago. Nesse processo todo, o lago “assimila” a vegetação da várzea, incluindo os dejetos dos búfalos que pastejam durante as águas baixas, o que foi associado com um aumento na disponibilidade de nutrientes (Brito 2006).

### **Abundancia relativa do Zooplâncton**

A exclusão dos rotíferos e os estádios larvais dos copépodos é sem duvida, uma das razões pelas quais se apresenta em nossos resultados um domínio quase absoluto dos cladóceros nos três ambientes estudados. Pode-se dizer então, com base no trabalho de Trevisan e Forsberg (2007) que só foi analisado o 25% da comunidade zooplanctônica em termos do número de indivíduos, correspondente aos organismos de grande porte. Esta fração, de acordo com a classificação de Sieburth *et al* (1978), corresponde ao mesozooplâncton, que são organismos entre 200-2000  $\mu\text{m}$ , no qual há domínio de cladóceros e copépodos. De fato, a maioria das avaliações de zooplâncton tropical que incluem os rotíferos, acha que este é o grupo dominante em riqueza e abundancia (Hardy *et al.*, 1984; Keppeler, 2003). Isto só é diferente nos casos em que

são incluídos na contagem, os estádios larvais dos copépodos, o que determina uma maior abundância deste grupo (Hardy 1980; Waichman *et al.*, 2002).

O domínio dos cladóceros foi maior no período de águas altas, sendo que nas águas baixas os copépodos aumentaram, chegando os calanoídeos a serem dominantes na região litorânea durante a seca. Esta situação pode estar associada com a presença de larvas de peixes na região litorânea durante as águas baixas, o que significa uma forte pressão de predação sobre os cladóceros, fato que também foi observado por Leite *et al.*, (2006) no mesmo lago. Por outro lado, considerando a abundância dos copépodos calanoídeos neste trabalho e outros realizados na região (Hardy *et al.* 1984), chama a atenção o trabalho de Waichman *et al.*, (2002), no qual este grupo não foi coletado nem no canal de entrada de água ao lago Camaleão, nem nas macrófitas aquáticas, sendo achada só uma fração mínima na floresta inundada.

Em termos gerais, a distribuição da abundância relativa do zooplâncton no lago Catalão, apresenta uma dominância absoluta de dois grupos principalmente herbívoros e uma participação mínima dos ciclopoídeos, representando ao zooplâncton predador. Sobre *Mesocyclops*, que foi o único gênero de ciclopoídeos identificado no Catalão, sabe-se que *se* alimenta de rotíferos, cladóceros, nauplios de copépodos assim como protozoários (Williamson, 1980). *Diaphanosoma spinolosum* e *Ceriodaphnia cornuta*, duas espécies representativas dos cladóceros no lago foram estudados de forma independente (Capítulo 5) observando-se nelas, através da técnica de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio um consumo predominante de fitoplâncton, o que também foi observado para os copépodos calanoídeos por Yoshioka *et al.* (1994). A eficiência herbívora de uma comunidade zooplânctônica é proporcional ao tamanho médio das espécies presentes (Matthews e Mazunder, 2005b). Por exemplo, a variação no comportamento alimentar de uma espécie de Calanoídea pode ser maior que a diferença no mesmo comportamento entre duas espécies de *Daphnia* (Matthews 2005).

Baseados em um estudo feito em 2466 lagos noruegueses, Walseng *et al.*, (2006) demonstraram que os microcrustáceos podem ser divididos em três grupos: espécies estritamente litorais-bentônicas, espécies que aparecem nas regiões litoral e pelágica, e um menor grupo representado por espécies estritamente pelágicas. Esta classificação, mesmo que ampla, não resolve a dúvida sobre o caráter verdadeiramente planctônico de

algumas espécies grandes, como aquelas da família Chydoridae, que usualmente aparecem nas amostras coletadas dentro do tapete de macrófitas aquáticas. Estas espécies maiores são consideradas litorâneas (Walseng *et al.*, 2006), porém não apareceram nas amostras litorâneas, presumivelmente pela forte pressão de predação por parte de larvas de peixes nessa região.

### **Comportamento mensal do $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ nas regiões**

A análise da variação sazonal do  $\delta^{13}\text{C}$  do zooplâncton nas diferentes zonas amostradas, apresenta um valor médio maior nas amostras coletadas entre as macrófitas aquáticas, sugerindo duas fontes diferentes de carbono: uma originando de plantas C3, que gera valores negativos nas amostras pelágicas e litorâneas, e outra de plantas C4 que incide principalmente nas amostras coletadas nas macrófitas aquáticas. Pesquisas anteriores realizadas na região amazônica apresentam como grupo relevante das plantas C3 o fitoplâncton e das C4 algumas macrófitas aquáticas, especialmente *Paspalum repens* e *Echinochloa polystachya* por serem as mais abundantes em biomassa (Forsberg *et al.* 1993). Adicionalmente, na medida em que o efeito do zooplâncton sobre a rede trófica microbiana tem sido amplamente demonstrado (Carpenter, *et al.*, 2005), e assumindo que bactérias e fitoplâncton são o principal alimento para cladóceros (Cochran-Stafira e von Ende 1998; Perga *et al.* 2006), valores médios de  $\delta^{13}\text{C}$  de -17,72‰ e -31,37‰ respectivamente dessas fontes, foram determinados no lago durante o período de estudo (Tabela 2).

O mesozooplâncton é consumidor de fitoplâncton, mas também de diferentes grupos de protistas heterotróficos, pelo que conecta a rede trófica microbiana com a clássica cadeia trófica das algas-zooplâncton-peixes (Porter, 1996). Em geral, considera-se que os copépodos, são eficientes predadores de ciliados (Calbet e Saiz 2005) e os cladóceros de bactérias (Perga *et al.*, 2006), o que pode explicar o comportamento do  $\delta^{13}\text{C}$  do zooplâncton nas regiões litorânea e de macrófitas obtidas nesta pesquisa. Na região pelágica, os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  do zooplâncton estão mais próximos aos do fitoplâncton, o que concorda com os resultados de Oliveira *et al.*, (2006). Algas clorofíceas e crisofíceas, com tamanhos menores de 20  $\mu\text{m}$  foram as mais abundantes nas análises de conteúdo estomacal de *Argyrodiaptomus furcatus* e *Notodiaptomus iheringi*, pelo que foram consideradas como uma importante fonte de alimento destas

espécies num reservatório no Sudeste brasileiro (Rietzler *et al.*, 2002). Com base no anterior, pode-se dizer que o mesozooplâncton no lago Catalão apresenta uma grande plasticidade trófica, que lhe permite partilhar num intervalo de 11,43, 8,01 e 9,95‰ nas regiões litorânea, pelágica e de macrófitas respectivamente. É claro que este pode ser o resultado da atividade pontual de uma espécie (Carpenter *et al.*, 2005; Matthehs, 2005) fato que mascararia as inferências feitas sobre os grupos tróficos, mas é improvável que a mesma espécie encontre o mesmo tipo de recurso nos três ambientes. Ou poderia também ser o resultado da variabilidade intrínseca do recurso, como resultado das variações biogeoquímicas associadas com a dinâmica hidrológica do lago, no que é considerado como fragmentação de nicho (Wetzel, 2001).

Com a exceção dos meses de maio e julho, nos quais o lago foi atingido por um evento de “friagem” (Capítulo 2), os menores valores do  $\delta^{13}\text{C}$  foram avaliados nos meses em que houve um domínio dos copépodos (Figura 4). Baixos valores de  $\delta^{13}\text{C}$  podem ser associados com o consumo de carbono metanogênico (Bastviken *et al.*, 2003) que tem sido amplamente demonstrada no hipolimnio de lagos de inundação, da mesma forma que seu aporte às camadas superiores da coluna de água durante eventos de mistura (Engle e Melack 2000). O consumo de bactérias metanogênicas e posterior empobrecimento do  $\delta^{13}\text{C}$  até níveis de -50,3‰ foi demonstrado por Kankaala *et al* (2006). De esta forma, considerando que o fitoplâncton apresentou no  $\delta^{13}\text{C}$ , valores mínimos de -34 e -33‰ nas regiões litorânea e pelágica respectivamente, o consumo de carbono metanogênico pode ser mais relevante do que regularmente é considerado, coisa que já foi sugerida por Calheiros (2003) na sua pesquisa no Pantanal.

Os valores do  $\delta^{15}\text{N}$  não são diferentes entre si ao longo do estudo, sendo as médias de 6,88 – 7,74 e 6,77‰ para as regiões litorânea, pelágica e de macrófitas. O comportamento desses valores não está associado com o pulso de inundação, como se infere do fato de se apresentar os valores mínimos em abril e setembro, e os máximos em dezembro e julho, sendo os dois pares de dados, correspondentes a períodos hidrológicos opostos. Os maiores valores no  $\delta^{15}\text{N}$  corroboram a observação feita para as regiões litorânea e pelágica, nas quais microorganismos metanogênicos podem ser uma fonte importante de nitrogênio, sugerindo um nível trófico acima do fitoplâncton. A baixa variabilidade dos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  sugere, usando como referente um valor médio de 3,4‰ para o fracionamento trófico proposto por Post (2002), que ao longo do ano o

zooplâncton esta comendo em um só nível trófico. De acordo com Matthews (2005), os copépodos são onívoros e por isso um maior valor de  $\delta^{15}\text{N}$  desse grupo é esperado *a priori*, mas isso não ocorreu neste caso (Tabela 2) onde esses valores foram menores do que os de Cladocera.

### **Comportamento do $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ nas regiões nos períodos hidrológicos.**

Os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  obtidos nas amostras de zooplâncton coletadas na região de macrófitas aquáticas durante o ano hidrológico são maiores que nas outras duas regiões, porém não são diferentes entre si, nos três períodos limnológicos avaliados para este compartimento. Isto é o resultado de uma participação simultânea do fitoplâncton que têm forte presença nessa região como foi demonstrado no Capítulo 3, do detrito, representado principalmente por partículas de material vegetal, presumivelmente C4 que é dominante. Outra fonte de carbono C4 nessa região pode estar representada pelas bactérias heterotróficas com grande participação desse carbono como foi demonstrado por Waichaman (1996) e nesta pesquisa (Capítulo 6). Além disso, há algumas diferenças estabelecidas *a priori* na composição do zooplâncton entre as regiões litorânea, pelágica e de macrófitas (Wetzel, 2001; Walseng *et al.*, 2006). Essa diferença foi observada nesta pesquisa, onde uns poucos indivíduos da família Chydoridae apareceram nas amostras coletadas nas macrófitas aquáticas, mas foram incluídos nas análises isotópicas, perante a impossibilidade de excluir absolutamente todos os indivíduos presentes.

Os valores médios do  $\delta^{13}\text{C}$  das amostras de zooplâncton nas regiões pelágica e litorânea apresentaram o mesmo empobrecimento entre o período de enchente até a seca, com uma notável diferença no período de cheia, que é considerado o período do ano no qual o Catalão (Almeida, 2009) e em geral os lagos de inundação (Thomaz *et al* 2007) ficam mais homogêneos. Durante o período de enchente o lago é submetido a distúrbios de magnitude e intensidade variável, produzidos pelo fenômeno chamado “friagem”, como foi analisado no Capítulo 2, que geram inversões da coluna de água e nesse sentido ressuspensões do metano que está no fundo (Engle e Melack, 2000), gerando empobrecimento no  $\delta^{13}\text{C}$  do fitoplâncton (pela fixação de  $\text{CO}_2$  gerado da oxidação do metano mais leve) como proposto por Kankaala *et al.*, (2006). Este fenômeno pode ter afetado primeiro ao zooplâncton da região pelágica e posteriormente,

nos períodos de vazante y seca, à região litorânea. Integrando o comportamento do  $\delta^{13}\text{C}$  nos três compartimentos, com a dinâmica do metano e seu efeito nas comunidades do zooplâncton, faz muito sentido o comportamento “independente” da região de macrófitas, onde o processo de inversão por resfriamento da parte superior da coluna de água é impedido pelas plantas.

Em geral os valores médios de  $\delta^{15}\text{N}$  não apresentaram diferencia significativa ( $p>0,05$ ) nas três regiões. Com exceção dos baixos valores no  $\delta^{15}\text{N}$  observados nas amostras coletadas na vazante nas regiões litorânea e de macrófitas, o comportamento foi o mesmo em todas as regiões: maiores valores na enchente e seca, com empobrecimento na cheia e vazante. É esta uma consequência de mudanças sazonais nos hábitos alimentares do zooplâncton ou variação na composição isotópica e estrutura do recurso? Ou, em outras palavras, é uma variação trófica ou isotópica? Assumindo, com base nos dados, que não é o resultado da variação sazonal na composição da comunidade zooplanctônica, não há forma de responder com certeza absoluta essa pergunta. Por um lado, há provas que no zooplâncton, uma mesma espécie tem a capacidade de explorar diferentes recursos, dependendo das condições ambientais (Porter, 1996; Burns e Schallenberg 2001). Por outro lado, variações na estrutura bioquímica do recurso têm sido observadas não só no nível sazonal (Müller-Navarra et al., 2004) mas também diário (Boëchat e Giani, 2008). Variações sazonais no  $\delta^{15}\text{N}$  de *Daphnia* foram definidas por Lehmann et al., (2004) como dependentes da variação sazonal no  $\delta^{15}\text{N}$  das fontes de alimento, o que é consequência de processos no ciclo do nitrogênio. A grande variabilidade do sistema e a plasticidade trófica de um grupo como o mesozooplâncton fazem impossível responder essa pergunta com a informação disponível.

No mesmo sentido do apontado no parágrafo anterior, o papel da alça microbiana na alimentação do zooplâncton no lago Catalão, também não pode ser determinado de forma inequívoca com nossos resultados, porque há no meio uma diferencia de critérios com relação ao caráter taxonômico das algas cianofíceas, que sugere duas respostas. Se as cianofíceas são consideradas como algas (Araujo-Lima et al., 1986; Forsberg et al., 1993), a rota trófica que representa a alça microbiana não é relevante na alimentação do mesozooplâncton do Catalão como pode ser observado na Figura 9, onde as bactérias heterotróficas têm um sinal isotópico de carbono e

nitrogênio muito afastado dos valores observados no zooplâncton. Por outro lado, se as cianofíceas são consideradas bactérias (Pomeroy *et al.*, 2007), o papel das bactérias heterotróficas continua sendo irrelevante, porém não há forma, com os dados disponíveis de estabelecer a participação específica das cianofíceas no fluxo de carbono através do zooplâncton. Nesse contexto, o modelo empregado não permite definir, fora de dúvidas, se o  $\delta^{13}\text{C}$  avaliado no zooplâncton vem diretamente do fitoplâncton ou de um link intermediário, representado por cianobactérias ou protozoários heterotróficos. De qualquer forma, as cianobactérias são consideradas um alimento de baixa qualidade para cladóceros (Gulati & De Mott, 1997) e como consequência esse carbono é ineficientemente transferido para o zooplâncton, o que produz um desacoplamento entre a produção primária e secundária, e como consequência um domínio da biomassa das cianobactérias nos ecossistemas aquáticos (Perga *et al.*, 2006).

De fato, durante o ano hidrológico estudado, o fitoplâncton teve um  $\delta^{13}\text{C}$  com valor médio de  $-30,37\text{‰} \pm 5,79$  mesmo considerando a participação diferenciada das frações  $<60\mu\text{m}$ ,  $<30\mu$  e  $<10\mu\text{m}$  (Capítulo 3). Nesse sentido, sabe-se que o  $\delta^{13}\text{C}$  do fitoplâncton pode variar com a profundidade (Leggett *et al.*, 1999) e com o tamanho das células (Popp *et al.*, 1998). Mesmo que os cladóceros são considerados eficientes consumidores de bactérias, Perga *et al.*, (2006) baseados na proporção de lipídeos de origem fitoplanctônica e bacteriana, também não mostraram uma participação significativa do C bacteriano na produção de *Daphnia*.

## CONCLUSÃO

O uso da análise de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio permitiu demonstrar que, independente das vias pelas quais o carbono está circulando na rede trófica planctônica no lago Catalão, a fonte inicial de carbono é principalmente o fitoplâncton, sendo a participação do carbono bacteriano mínima.

## AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Instituto Nacional de Pesquisas pelo apoio logístico e cooperação. Aos projetos CTPETRO e PIATAM IV, pelo apoio financeiro à pesquisa. A Universidad de Sucre, Colômbia, pela comissão de estudos concedida e a Capes-Fapeam pela bolsa de estudos.

## REFERENCIAS

- Almeida FF (2008) Fitoplâncton de um lago de inundação amazônico (lago Catalão, Amazonas – Brasil): estrutura da comunidade, flutuações espaciais e temporais. Dissertação de Mestrado em Biologia de Água Doce e Pesca Interior. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus.
- Almeida FF, Melo S (2009) Considerações limnológicas sobre um lago da planície de inundação amazônica (lago Catalão -Amazonas-Brasil). *Revista Acta Scientiarum. Maringá*, v. 31, n. 4, p. 387-395
- Andrade-Sossa C (2001) Efectos de la fluctuación del nivel del agua sobre la estructura de la comunidad de rotíferos planctónicos en el lago Yahuaraca (Río Amazonas – Colombia). Tesis de Maestría. Universidad de los Andes. Bogotá.
- Araujo-Lima CARM, Forsberg BR, Victoria R, Martinelli LA (1986) Energy sources for detritivorous fishes in the Amazon. *Science* 234: 1256-1 258.
- Bastviken D, Ejlertsson J, Sundh I, Tranvik L (2003) Methane as a source of carbon and energy for lake pelagic food webs. *Ecology* 84: 969-981.
- Boëchat I, Gianni A (2008) Seasonality affects diel cycles of seston biochemical composition in a tropical reservoir. *Journal of Plankton Research*, v. 30, n. 12, p. 1417-1430, 2008.
- Brandorff GO, Andrade ER, (1978) The relationship between the water level of the Amazon River and the fate of the zooplankton population in lago Jacaretinga, a várzea lake in the Central Amazon. *Studies on neotropical Fauna and Environment*, 13: 63-70
- Brito JG (2006) Influência do pulso de inundação sobre variáveis limnológicas de um lago de várzea da Amazônia Central, lago Catalão. Dissertação. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus: 191pp.
- Burns CW, Schallenberg M (2001) Calanoid copepods versus cladocerans: Consumer effects on protozoa in lakes of different trophic status. *Limnology and Oceanography* 46: 1558-1565.

Calbet A, Saiz E (2005) The ciliate-copepod link in marine ecosystems. *Aquat. Microb. Ecol.* 38: 157–167.

Calheiros DF (2003) Influência do pulso de inundação na composição isotópica ( $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ ) das fontes primárias de energia na planície de inundação do rio Paraguai (Pantanal – MS). Tese de Doutorado. USP - Centro de Energia Nuclear na Agricultura, 164p.

Caraballo P (1992) Historia de vida e dinâmica populacional de *Daphnia gessneri* e *Ceriodaphnia cornuta* (Crustacea-Cladocera) no Lago Calado, AM. Dissertação de Mestrado. Pós-graduação INPA/FUA, Manaus, AM. Brasil. 145p.

Caraballo P, Hardy E (1995) Fluctuación diaria de las Poblaciones de *Daphnia gessneri* HERBST y *Ceriodaphnia cornuta* SARS (CRUSTACEA-CLADOCERA) en el Lago Calado (Amazonas, Brasil). *Boletín Científico INPA*, No. 3: 79-96. Colombia.

Carpenter SR, Pace ML, Cole JJ, Van de Bogert M, Bade D, Bastviken D, Gille RM, Hodgson JR, Kitchell JF, Kritzberg ES (2005) Ecosystem subsidies: terrestrial support of aquatic food webs from  $^{13}\text{C}$  addition to contrasting lakes. *Ecology*, 86, 2737–2750

Carvalho ML (1983) Efeitos da flutuação do nível da água sobre a densidade e composição do zooplâncton em um lago de várzea da Amazônia, Brasil. *Acta Amazonica*, *Acta Amazonica*, *Acta Amazonica*, *Acta Amazonica*, *Acta Amazonica*, v. 13, n. 5-6, p. 715-724.

Cochran-Stafira DL, von Ende CN (1998) Integrating bacteria into food webs: studies with *Sarracenia purpurea* inquilines. *Ecology*, 79(3): 880–898

Coffin RB, Connolly JP, Harris PS (1993) Availability of dissolved organic carbon to bacterioplankton examined by oxygen utilization. *Marine Ecology Progress Series* 101:9-22.

Engle D, Melack JM (2000) Methane emissions from an Amazon floodplain lake: Enhanced release during episodic mixing and during falling water, *Biogeochemistry*, 51:71–90.

Forsberg BR, Devol AH, Richey JE, Martinelli LA, Dos Santos H (1988) Factors controlling nutrient concentrations in Amazon floodplain lakes. *Limnology and Oceanography* 33:41-56.

- Forsberg B, Araujo-lima CARM, Martinelli LA, Victoria R, Bonassi JA (1993) Autotrophic carbon sources for fish of the central Amazon. *Ecology*, 74(3), pp. 643-652
- Gulati R, De Mott W (1997). The role of food quality for zooplankton: remarks on the state-of-the-art, perspectives and priorities. *Freshwater Biology*, 38, 753–768.
- Hamilton SKF (1990) Zooplankton abundance and evidence for its reduction by macrophyte mats in two Orinoco floodplain lakes. *J. Plankton Res.*, v. 12, n. 2, p. 345-363.
- Hardy ER (1980) Composição do zooplâncton em cinco lagos da Amazônia Central. *Acta Amazonica* 10: 577-608.
- Hardy ER, Robertson B, Koste W (1984) About the relationship between the zooplankton and fluctuating water levels of Lago Camaleão, a Central Amazonian várzea lake. *Amazoniana*, v. 9, n. 1, p. 43-52.
- Junk WJ, Bayley PB, Sparks RE (1989) The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 106: 110-127.
- Kankaala P, Taipale S, Grey J, Sonninen E, Arvola L, Jones RI (2006) Experimental <sup>13</sup>C evidence for a contribution of methane to pelagic food webs in lakes. *Limnology and Oceanography*. Vol 51, No. 6: 2281-2827.
- Keppeler EC (2003) Comparative study of the zooplankton composition lacustrine ecosystems in Southwestern Amazonia. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, Maringá, v. 25, no. 2, p. 467-477.
- Leggett MF, Servos MR, Hesslein R, Johannsson O, Millard ES, Dixon DG (1999) Biogeochemical influences on the carbon isotope signatures of Lake Ontario biota. *Can.J. Fish. Aquat. Sci.* 56, 2211–2218.
- Lehmann MFSM, Bernasconi JA, McKenzie A, Barbieri M, Veronesi M (2004) Seasonal variation of the  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  of particulate and dissolved carbon and nitrogen in Lake Lugano: Constraints on biogeochemical cycling in a eutrophic lake. *Limnology and Oceanography* 49: 415-429.

- Leite R, Silva JV, Freitas CE (2006) Abundância e distribuição das larvas de peixes no Lago Catalão e no encontro dos rios Solimões e Negro, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica*, 36(4): 557 - 562
- Lesack LF (1988) Mass balance of nutrients, major solutes and water in an Amazon floodplain lake and biogeochemical implications for the Amazon Basin. PhD. Dissertation. University of California, 494p.
- Lindholm M, Hessen DO (2007) Zooplankton succession on seasonal floodplains: surfing on a wave of food. *Hydrobiologia*, 592:95–104
- Matthews B (2005) Food web ecology of zooplankton communities in lakes. University of Victoria, PhD Thesis.
- Matthews B, Mazumder A (2005b) Temporal variation in body composition (C:N) helps explain seasonal patterns of zooplankton  $\delta^{13}\text{C}$ . *Freshwater Biology* 50: 502-515.
- Matthews B, Mazumder A (2005c). Consequences of large temporal variability of zooplankton  $\delta^{15}\text{N}$  for estimates of fish trophic variation. *Limnology and Oceanography* 50: 1404-1414.
- Matthews B, Mazumder A (2006) Habitat specialization and the exploitation of allochthonous carbon by zooplankton. *Ecology* 87: 2800-2812.
- Müller-Navarra, DC, Brett M, Park SK, Chandra S, Ballantyne AP, Zorita E, Goldman CR (2004) Unsaturated fatty acid content in seston and tropho-dynamic coupling in lakes. *Nature*, 427, 69–72.
- Mazumder A (1994) Patterns of algal biomass in dominant odd- vs. even-link lake ecosystems. *Ecology* 75:1141–1149.
- Neves dos Santos R, Ferreira EJJ, Amadio S (2007) Effect of seasonality and trophic group on energy acquisition in Amazonian fish. *Ecology of Freshwater Fish* doi: 10.1111/j.1600-0633.2007.00275.x
- Oliveira AC, Soares MG, Martinelli L, Moreira MZ (2006) Carbon sources of fish in an Amazonian floodplain lake. *Aquat. Sci.* 68: 229–238

- Perga ME, Kainz M, Matthews B, Mazumder A (2006) Carbon pathways to zooplankton: insights from the combined use of stable isotope and fatty acid biomarker. *Freshwater Biology* 51: 2041–2051
- Pomeroy LR, Williams PJ, Azam F, Hobbie JE (2007) The microbial loop. *Oceanography* 20(2):28-33.
- Popp BN, Laws EA, Bidigare RR, Dore JE, Hanson KL, Wakeham SG (1998) Effect of Phytoplankton Cell Geometry on Carbon Isotopic Fractionation. *Geochim. Cosmochim. Acta* 62, 69–77.
- Porter K (1996) Integrating the microbial loop and the classic grazer food chain into a realistic planktonic food web, G. Polis and K.O. Winemiller [eds]. In *Food webs: Integration of patterns and dynamics*. Chapman and Hall.
- Post DM (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods and assumptions. *Ecology* 83, 703-718.
- Rejas D, Declercq S, Auwerkerken J, Tak P, Meester L (2005) Plankton dynamics in a tropical floodplain lake: fish, nutrients, and the relative importance of bottom-up and top-down control. *Freshwater Biology* 50: 52–69
- Rietzler AC, Tundisi JG, Matsumura-Tundisi T (2002) Life cycle, feeding and adaptive strategy implication of the co-occurrence of *Argyrodiaptomus furcatus* and *Notodiaptomus iheringi* in Lobo-Broa reservoir (SP, Brazil). *Brazilian Journal of Biology* 62 (1): 93-105.
- Silva JVV (2004) A utilização da microfauna associada a vegetação inundada, pelas larvas de peixes na Amazônia Central. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia-Universidade Federal do Amazonas. Manaus, AM. Brasil.
- Sieburth JMCN, Smetacek V, Lenz J (1978) Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnology and Oceanography* 23: 1256–1263.
- Smyntek PM, Teece MA, Schulz KL, Thackeray SJ (2007) A standard protocol for stable isotope analysis of zooplankton in aquatic food web research using mass balance correction models. *Limnology and Oceanography* 52(5): 2135–2146

- Thomaz SM, Bini LM, Bozelli RL (2007) Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* 579: 1-13.
- Trevisan G, Forsberg BR (2007) Relationships among nitrogen and total phosphorus, algal biomass and zooplankton density in the central Amazonia lakes. *Hydrobiologia* 586:357–365
- Twombly S, Lewis WMJr (1987) Zooplankton abundance and species composition in Laguna la Orsinera, a Venezuelan floodplain lake. *Arch. Hydrobiol. Suppl.*, 79 (1):87-107.
- Twombly S, Lewis WMJr (1989) Factors regulating cladoceran dynamics in a Venezuelan floodplain lake. *Journal of Plankton Research* 11: 317 – 333
- Vander Zanden MJ, Rasmussen JB (1996) A trophic position model of pelagic food webs: impact on contaminant bioaccumulation in lake trout. *Ecological Monographs* 66: 451-477.
- Waichman AV (1996) Autotrophic carbon sources for heterotrophic bacterioplankton in a floodplain lake. *Hydrobiologia* 341: 27–36.
- Wichman A, Garcia-Davila C, Hardy E, Robertson B (2002) Composição do Zooplâncton em diferentes ambientes do Lago Camaleão, na Ilha da Marchantaria, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica* 32(2): 339-347.
- Walseng B, Hessen DO, Halvorsen G, Schartau AK (2006) Major contribution from littoral crustaceans to zooplankton species richness in lakes. *Limnology and Oceanography* 51(6): 2600-2606.
- Wetzel RG (2001) *Limnology: Lake and River Ecosystems*. Academic press, San Diego.
- Williamson CE (1980) The predatory behavior of *Mesocyclops edax* : Predator preferences, prey defenses, and starvation-induced changes. *Limnology and Oceanography* 25: 903-909.

Work K, Havens K, Sharfstein B, East T (2005) How important is bacterial carbon to planktonic grazers in a turbid, subtropical lake? *Journal of Plankton Research* 27(4): 357–372.

Yoshioka T, Wada E, Hayashi H (1994) A stable isotope study on seasonal food web dynamic in an eutrophic lake. *Ecology* 75(3): 835-846.

## TABELAS

**Tabela 1. Valores médios e desvio padrão da abundancia dos isótopos de carbono e nitrogênio em grupos específicos de zooplâncton no lago Catalão, entre os meses de dezembro de 2007 e novembro de 2008.**

Região	Grupo	$\delta^{13}\text{C} \text{ ‰}$	dp	$\delta^{15}\text{N} \text{ ‰}$	dp
Lit	Calanoida	-32,67	1,12	5,24	1,38
Pel	Calanoida	-34,52	1,31	7,93	1,68
Mac	Calanoida	-28,33	0,79	8,42	1,20
Pel	Ciclopoida	-30,34	0,44	7,90	0,38
Lit	Ciclopoida	-28,56	0,20	7,62	0,04
Lit	Corixidae	-33,68	1,26	5,85	1,60
Mac	Corixidae	-31,26	0,68	6,93	0,34
Lit	L. Peixe	-33,53	2,46	9,48	1,03
Pel	L. Peixe	-33,54	1,35	14,73	2,20
Mac	L. Peixe	-30,30	1,88	10,24	2,21
Lit	Cladocera	-31,93	0,19	7,92	0,42
Pel	Cladocera	-30,61	0,48	8,50	0,52
Mac	Cladocera	-27,32	0,39	6,36	0,33
Pel	<i>Chaoborus</i>	-34,84	1,67	12,31	0,27

## LEGENDA DAS FIGURAS

**Fig. 1** Mapa da região do Lago do Catalão, AM. A área do lago esta no círculo, 3°10'04''S e 59°54'45''O. (modificado de Neves dos Santos et al. 2007)

**Fig. 2** Variação da profundidade do lago (linha negra) e da transparência da água (linha vermelha) medida com o disco de Secchi no lago Catalão, entre outubro de 2007 e dezembro de 2008

**Fig. 3** Abundancia relativa dos três grupos de zooplâncton estudados nos diferentes compartimentos ecológicos do lago Catalão. Cladocera (negro), Copepoda Calanoida (gris) e Ciclopoida (marrom) nas regiões litorânea, pelágica e de macrofitas aquáticas.

**Fig. 4 A, B e C.** Abundancia relativa do mesozooplâncton no lago Catalão nos meses de dezembro de 2007 até novembro de 2008. A, corresponde à região litorânea, B pelágica e C, macrófitas aquáticas

**Fig. 5** Comportamento da média e desvio padrão do  $\delta^{13}\text{C}$  do zooplâncton nas regiões litorânea ( $\square$ , linha vermelha), Pelágica ( $\bullet$ , linha verde) e de Macrófitas ( $\Delta$ , linha azul) no lago Catalão durante o ano hidrológico de dezembro de 2007 até novembro de 2008.  $\delta^{13}\text{C} \text{‰}$  Lit:  $F(11;24) = 28,1024$ ;  $p = 0,0000$ ;  $\delta^{13}\text{C} \text{‰}$  Pel:  $F(11;24) = 38,7524$ ;  $p = 0,0000$ ;  $\delta^{13}\text{C} \text{‰}$  Mac:  $F(11;18) = 25,5828$ ;  $p = 0,00000010$

**Fig. 6** Comportamento da média e desvio padrão do  $\delta^{15}\text{N}$  do zooplâncton nas regiões litorânea ( $\square$ , linha vermelha), Pelágica ( $\bullet$ , linha verde) e de Macrófitas ( $\Delta$ , linha azul) no lago Catalão durante o ano hidrológico de dezembro de 2007 até novembro de 2008.  $\delta^{15}\text{N} \text{‰}$  Lit:  $F(11;24) = 22,806$ ;  $p = 0,0000$ ;  $\delta^{15}\text{N} \text{‰}$  Pel:  $F(11;24) = 24,3774$ ;  $p = 0,0000$ ;  $\delta^{15}\text{N} \text{‰}$  Mac:  $F(11;18) = 23,983$ ;  $p = 0,00000002$

**Fig. 7** Comportamento da média e desvio padrão  $\delta^{13}\text{C}$  nas regiões litorânea ( $\square$ , linha vermelha), Pelágica ( $\bullet$ , linha verde) e de Macrófitas ( $\Delta$ , linha azul) no lago Catalão na seca (S),

enchente (E), cheia (Ch) e vazante (V). ( $\delta^{13}\text{C} \text{‰ Lit: } F(3;32) = 18,2673; p = 0,0000004; \delta^{13}\text{C} \text{‰ Pel: } F(3;32) = 3,9016; p = 0,0175; \delta^{13}\text{C} \text{‰ Mac: } F(3;26) = 0,7273; p = 0,5450$ ).

**Fig. 8 Comportamento da média e desvio padrão do  $\delta^{15}\text{N}$  nas regiões litorânea ( $\square$ , linha vermelha), Pelágica ( $\bullet$ , linha verde) e de Macrófitas ( $\Delta$ , linha azul) no lago Catalão durante a seca (S), enchente (E), Cheia (Ch) e vazante (V). ( $\delta^{15}\text{N} \text{‰ Lit: } F(3;32) = 4,382; p = 0,0108; \delta^{15}\text{N} \text{‰ Pel: } F(3;32) = 3,5884; p = 0,0242; \delta^{15}\text{N} \text{‰ Mac: } F(3;26) = 2,255; p = 0,1057$ )**

**Fig. 9 Relação entre o  $\delta^{15}\text{N}$  e o  $\delta^{13}\text{C}$  das possíveis fontes de alimentação do zooplâncton no lago Catalão e do zooplâncton mesmo durante o período de dez de 2007 até novembro de 2008**

Fig 1.

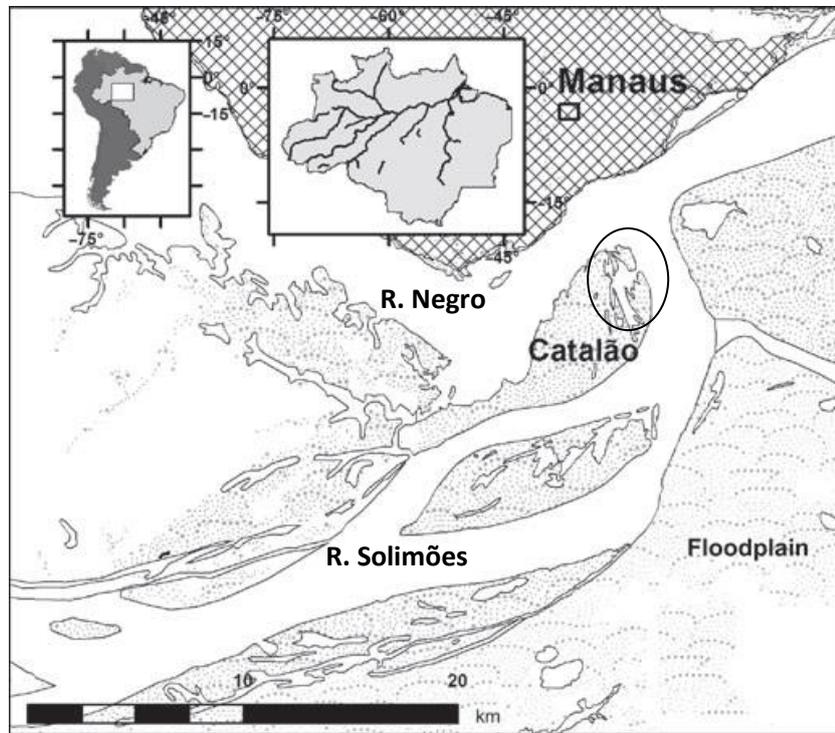


Fig 2.

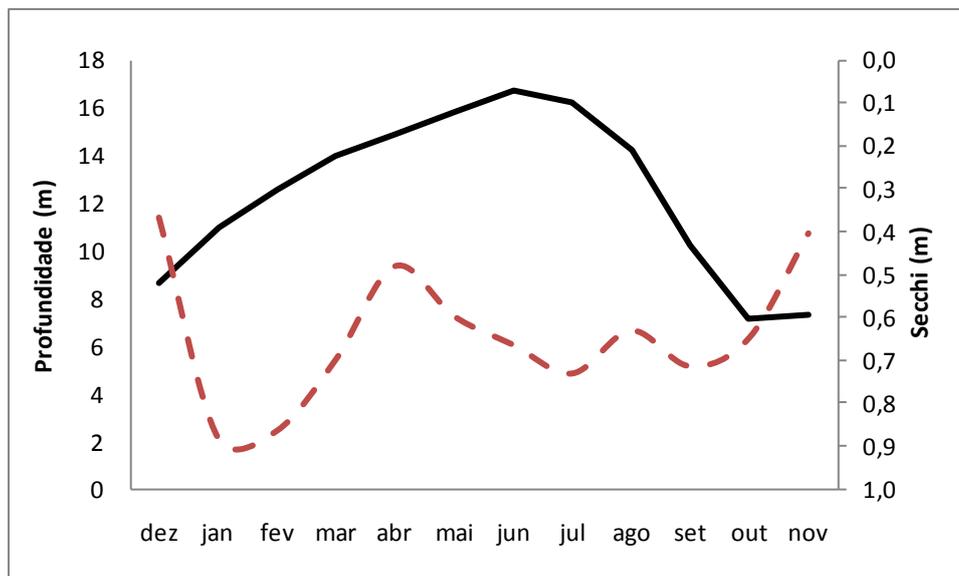


Fig 3.

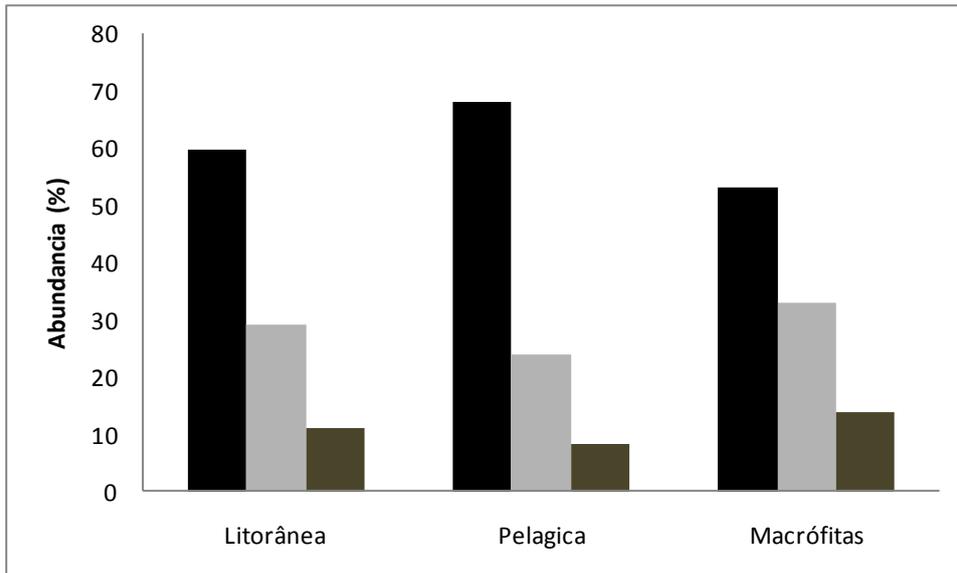


Fig 4.

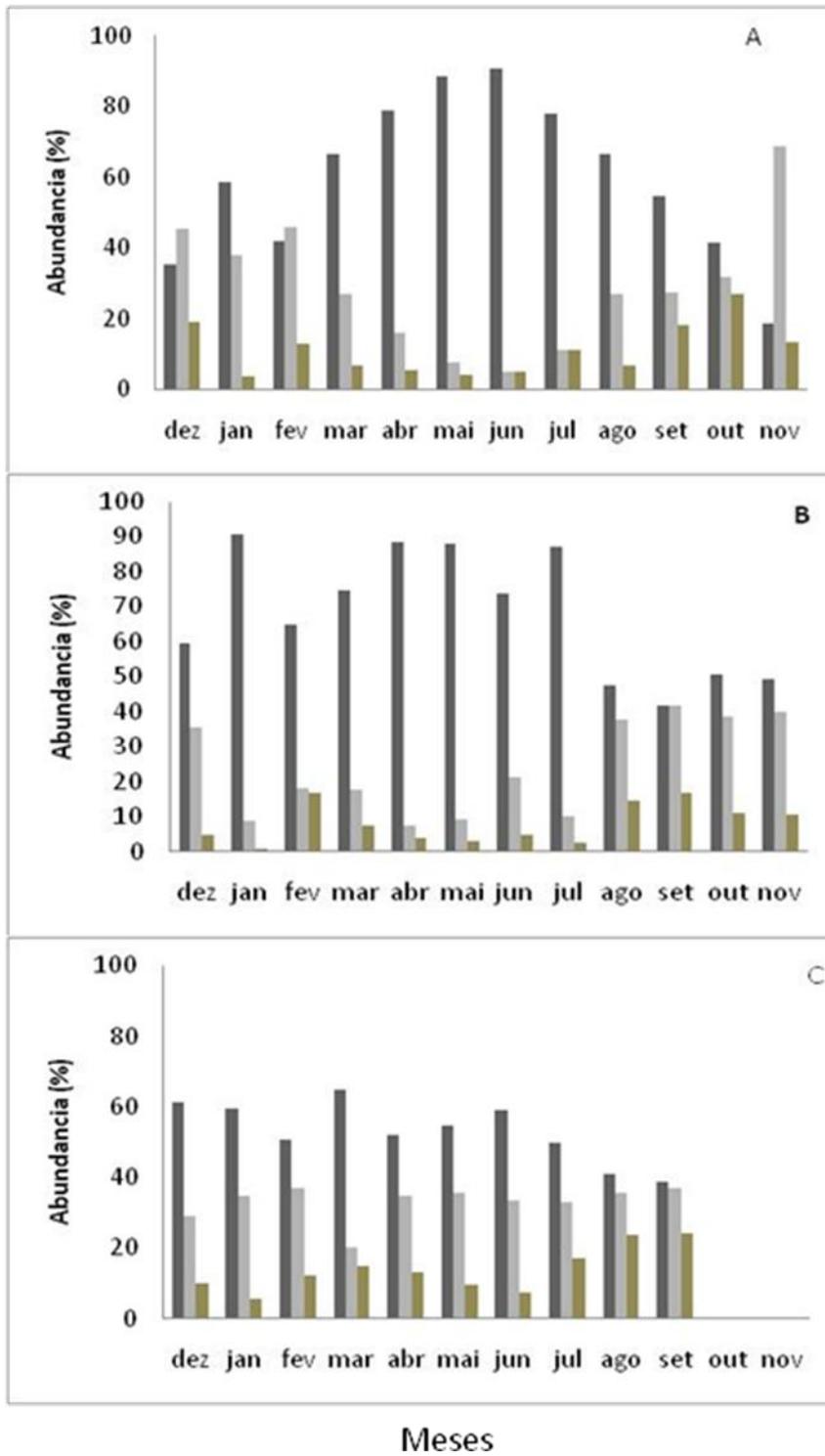


Fig 5.

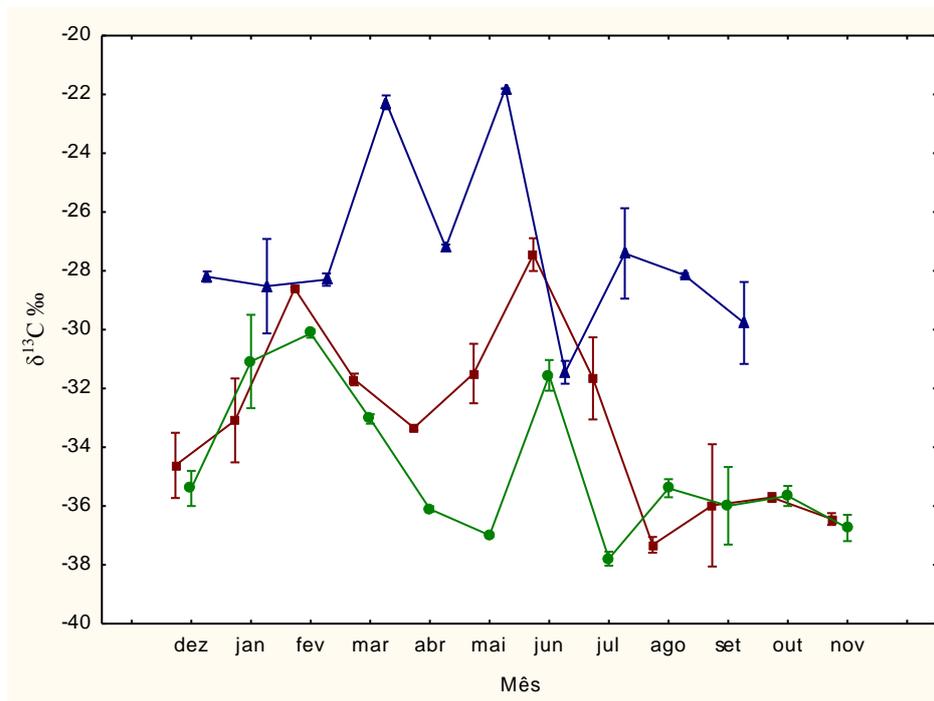


Fig 6.

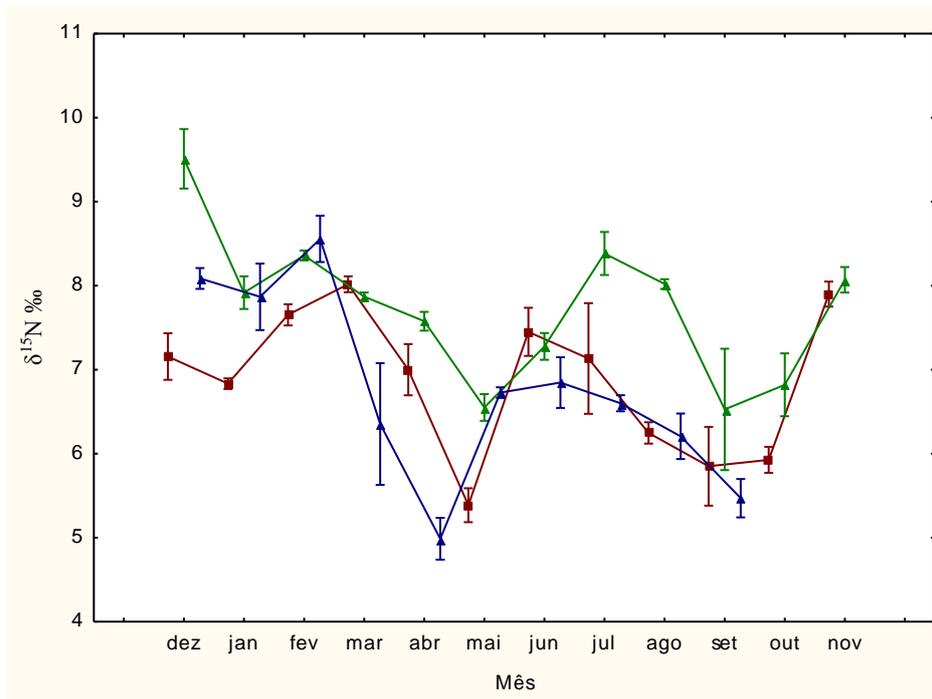


Fig 7.

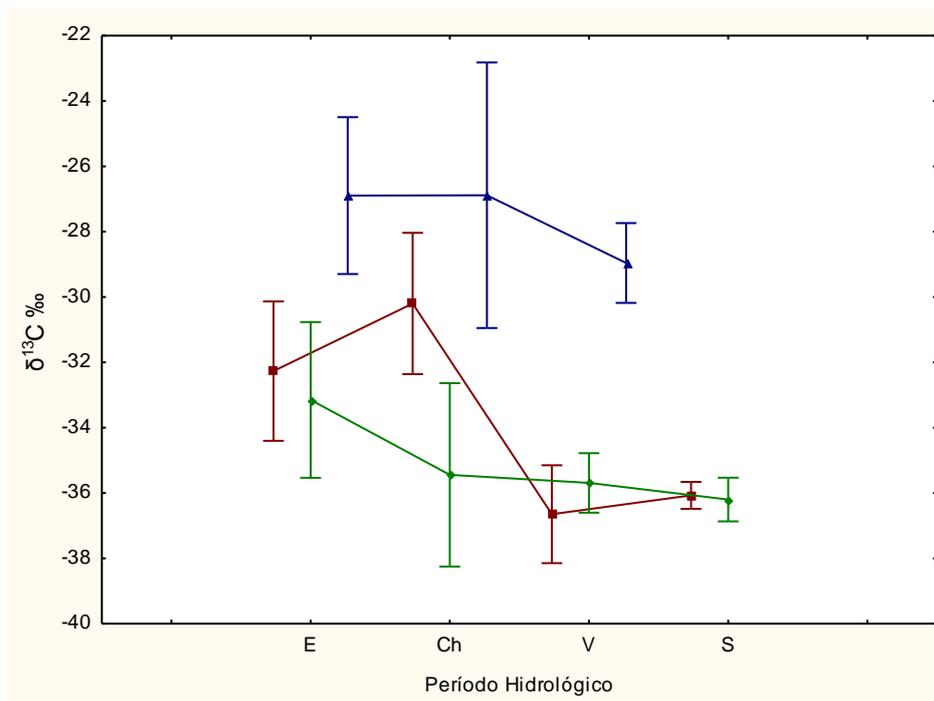


Fig 8.

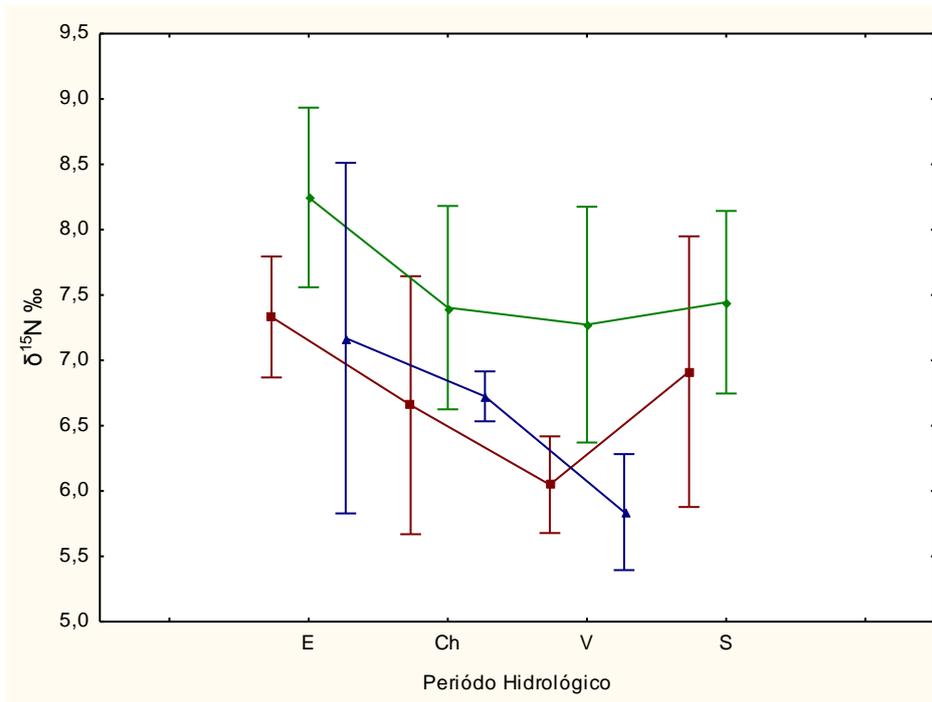
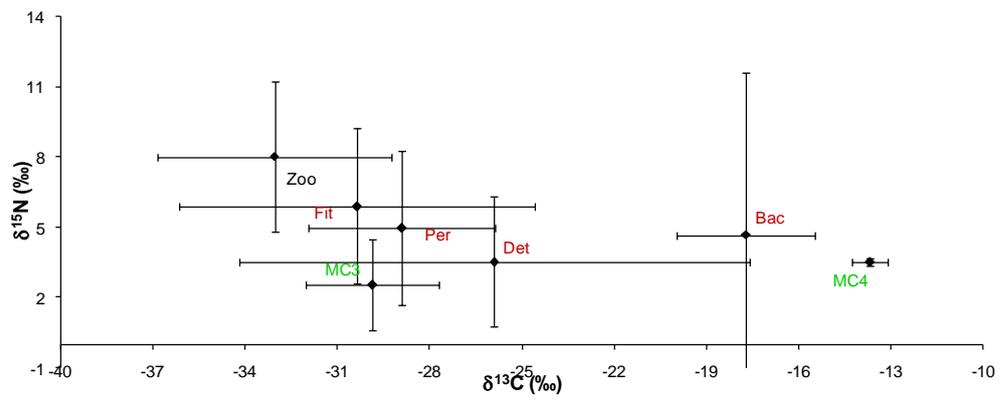


Fig 9.



**CAPITULO 5. Crescimento populacional e análise isotópica de *Diaphanosoma spinolosum* e *Ceriodaphnia cornuta* (Crustacea: Cladocera), alimentadas com diferentes frações de seston natural.**

Crescimento populacional e análise isotópica de *Diaphanosoma spinolosum* e *Ceriodaphnia cornuta* (Crustacea: Cladocera), alimentadas com diferentes frações de seston natural.

Population growth and stable isotope analyses of *Diaphanosoma spinolosum* and *Ceriodaphnia cornuta* (Crustacea: Cladocera) fed with different seston size fractions.

Titulo resumido:

Crescimento populacional e análise isotópica de Cladocera

Caraballo, P.; Sanchez-Caraballo, A.; Forsberg, B.; Leite, R. (aceito para publicação). Population growth and stable isotope analyses of *Diaphanosoma spinolosum* and *Ceriodaphnia cornuta* (Crustacea: Cladocera) fed with different seston size fractions. Acta Scientiarum, Biological Sciences. Maringá.

Pedro Caraballo<sup>1-2</sup>, Andrés Sanchez-Caraballo<sup>2</sup>, Bruce R. Forsberg<sup>3</sup>, Rosseval G. Leite<sup>3</sup>

1. Programa de Pós-graduação em Ecologia INPA, Brasil
2. Universidad de Sucre, Colômbia.
3. INPA, Brasil

caraballo7@yahoo.com

## AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Instituto Nacional de Pesquisas pelo apoio logístico e cooperação. Aos projetos CTPETRO e PIATAM IV, pelo apoio financeiro à pesquisa. A Universidad de Sucre, Colômbia, pela comissão de estudos concedida e a Capes-Fapeam pela bolsa de estudos. A Maria Célia Portella e um avaliador anônimo pela revisão crítica do documento. Seus aportes foram definitivos para a construção final do artigo.

## RESUMO

Para avaliar o efeito do seston como fonte de alimento para *Ceriodaphnia cornuta* e *Diaphanosoma spinolosum* durante a enchente no lago Catalão (Amazônia Central), foram desenvolvidos experimentos *in situ*, utilizando a variação natural de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  como traçadores de alimento. As duas espécies tiveram acesso a três diferentes frações de seston (<10  $\mu\text{m}$ , <30  $\mu\text{m}$  e <60  $\mu\text{m}$ ) sendo mantidas em garrafas plásticas de 1,1 L submersas, durante nove dias. As atividades foram iniciadas com uma população de 10 indivíduos em cada frasco, com três frascos por cada fração e quatro intervalos de tempo, para um total de 27 frascos por espécie. A cada três dias, foram coletados três frascos e os organismos foram fixados para contagem e observação de parâmetros populacionais. Os organismos nos últimos três frascos de cada fração foram fixados em formalina e usados para análise de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio. As duas espécies cresceram em todas as frações de alimento, sendo melhor seu desempenho populacional na fração < 30  $\mu\text{m}$ . *D. spinolosum* e *C. cornuta* apresentaram enriquecimento nos valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ , sendo maior na fração < 10  $\mu\text{m}$ . Estes resultados sugerem que as frações do seston testadas produzem diferentes taxas de crescimento populacional e diferentes assinaturas isotópicas nos cladóceros.

Palavras chave: Dinâmica populacional; cladóceros; ecologia isotópica

## ABSTRACT

To define the effect of seston size fraction as food source for *Ceriodaphnia cornuta* and *Diaphanosoma spinolosum*, *in situ* experiments using natural abundance of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  were carried during the rising water period in Catalão Lake. The two species, were fed with three different fractions of seston of the lake ( $< 10 \mu\text{m}$ ,  $< 30 \mu\text{m}$  and  $< 60 \mu\text{m}$ ) and maintained in submerged 1,1 L, plastic bottles for 9 days. Ten individuals were putted in each flask, maintaining three flasks for each fraction, for a total of 27 flasks for specie. Every three days we collected three flasks and fixed the individuals for subsequent counting and observation of demographic population parameters. The organisms of all the size fractions in the last flasks, were fixed for stable isotope analysis of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ . The two species grew in all of the food fractions, being better the performance of *D. spinolosum* in the  $<10 \mu\text{m}$  fraction and for *C. cornuta* the fraction  $<30 \mu\text{m}$  and had an enrichment in  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  being these one higher in the  $<10 \mu\text{m}$  fraction for the two species. These results shows that the tested, seston size fraction produce different population growth rates and isotopic signatures in cladocerans.

Key words: Population dynamic; cladocerans, isotopic ecology

## INTRODUÇÃO

O seston, que é definido como todo o material particulado presente em águas livres (WETZEL, 2001), é uma mistura de algas, protozoários, bactérias, detritos e material inorgânico com seus respectivos agregados estáveis (RICHARDSON et al., 2009) e representa o principal alimento consumido pelos cladóceros em lagos, sendo objeto de pesquisas recentes, sobre seu efeito nestes organismos (FILETO et al., 2004). Assim, devido ao fato dos cladóceros ocuparem papel chave no fluxo de carbono através da ação de pastejo, e servirem como presas para organismos maiores, a composição bioquímica do seston é considerada muito importante na dinâmica do fluxo de matéria e energia nos ecossistemas aquáticos (BOËCHAT; GIANI, 2008). O fitoplâncton por sua vez, é o principal componente da matéria orgânica particulada nos lagos de inundação (ARAUJO-LIMA et al., 1986; FORSBERG et al., 1993) e dentre todas as fontes de energia disponíveis nesses sistemas (plantas C3 e C4), as algas são as melhores fontes de proteína, sendo altamente nutritivas e de rápida assimilação pela maioria dos consumidores.

As relações tróficas entre o zooplâncton e o fitoplâncton são definidas, de forma geral, pelo princípio da cascata trófica, na qual a estrutura da comunidade fitoplanctônica depende da abundância e tamanho do zooplâncton e da disponibilidade de nutrientes (CARPENTER et al., 1985). Assim, as avaliações do fitoplâncton como elo na cadeia alimentar da herbívoros são baseadas, principalmente, no número de células por unidade de volume e/ou na concentração da clorofila-a. Existem, no entanto, estimativas mais adequadas da comunidade fitoplanctônica, como o biovolume (PAGANO, 2008; BECKER et al., 2008) e o fracionamento da clorofila-a pelo tamanho das células (ELSER et al., 1986), sendo que nestes métodos o tamanho das partículas ocupa um lugar de destaque nas mensurações das comunidades fitoplanctônicas, fornecendo informações importantes com relação às partículas consumidas pelo zooplâncton, que em geral, dependem do tamanho do alimento.

O cladóceros *Moina micrura* pasteja eficientemente partículas entre 2-4 µm até algas maiores como *Coelastrum reticulatum* com 20-40 µm. Por outro lado, *Diaphanosoma excisum* consome somente pequenas partículas entre 2 – 4 µm (PAGANO, 2008). Embora o tamanho mínimo das partículas ingeridas dependa do

aparelho filtrador (GLIWICZ; SIEDLAR, 1980), o tamanho máximo depende do tamanho do consumidor (STEINER, 2001; FILETO et al., 2004) o que limita a capacidade filtradora dos organismos de pequeno porte. Nesse sentido é importante ressaltar que, sendo o zooplâncton tropical de água doce menor quando comparado ao zooplâncton das regiões temperadas, sua capacidade filtradora é mais limitada. BROOKS; DODSON (1965), na sua hipótese da eficiência por tamanho, estabeleceram que espécies maiores são mais eficientes na competição por recursos e GLIWICZ (1990) demonstrou que o nível crítico de alimento (“threshold food concentration”) é menor para espécies maiores do que aquelas de pequeno porte sob condições ambientais estáveis e baixa mortalidade. Porém fica a dúvida entre o que é consumido pelo zooplâncton independente do tamanho, e o que é assimilado em termos do carbono. Essas questões podem ser melhor compreendidas pela técnica de análise de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio ( $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ ).

Em geral o zooplâncton limnético tem duas fontes principais de alimento: bactérias heterotróficas, consumidas de forma direta ou indireta através dos protozoários (BOUVY et al., 2006) ou micro algas. Nos ecossistemas lacustres amazônicos, o fitoplâncton apresenta um sinal isotópico típico de plantas C3 com valores médios de -32‰ (HAMILTON; LEWIS, 1992; FORSBERG et al., 1993) e as bactérias heterotróficas apresentam valor de -16‰ (WAICHMAN, 1996). Assim, nestes ecossistemas aquáticos, espera-se um forte enriquecimento do  $\delta^{13}\text{C}$  no zooplâncton quando o carbono passa predominantemente pela alça microbiana e um forte empobrecimento quando o carbono do zooplâncton é derivado principalmente do fitoplâncton. É claro que os sistemas naturais não funcionam dessa forma binária e sim, como um contínuo, no qual há variações sazonais, verticais e até diárias na composição do seston (PARK et al., 2004).

A fração de tamanho das algas no seston que são consumidas pelos cladóceros varia entre 10 e 60  $\mu\text{m}$ . Esta variação foi comprovada tanto por experimentos controlados em laboratório quanto por resultados obtidos em um lago no sudeste brasileiro, onde a fração de 35  $\mu\text{m}$  é utilizada como ponto intermediário na dieta do zooplâncton (STEINER, 2001; FERRÃO-FILHO et al., 2005; FILETO et al., 2004). Mesmo assim, é importante conhecer a resposta dos cladóceros em ecossistemas tropicais, em termos da sua taxa de crescimento populacional, quando expostos às

diferentes frações do alimento natural (MARTÍNEZ 1999). Nesse sentido, a dinâmica populacional é uma ferramenta poderosa pois define as variações do número de organismos nas populações e os fatores que as produzem. Assim, o processo de crescimento populacional, seja negativo ou positivo é discreto, mas em uma escala tão pequena que em termos práticos é considerado contínuo, o que torna mais fácil sua comparação para avaliar o desempenho de várias espécies. Isto, tendo presente que a disponibilidade alimentar e a predação seletiva (por invertebrados e vertebrados) são considerados como os principais fatores que controlam o tamanho dos indivíduos (BROOKS; DODSON, 1965) e sua abundância.

Para entender o processo de crescimento populacional do zooplâncton no seu meio natural, é preciso avaliar entre todas as possibilidades de forma, tamanho e qualidade nutricional do seston, quais são aquelas realmente disponíveis como alimento (RUNGE; OHMAN, 1982). Nesse sentido, a técnica de fracionamento do seston por tamanho, associada com a análise isotópica dessas frações é uma forma de visualizar uma parte desse universo, definindo como primeiro passo o tamanho do fitoplâncton que tem maior impacto sobre o crescimento populacional. Diante disto, o objetivo deste trabalho foi avaliar o efeito de três frações do seston natural do lago Catalão, sobre o crescimento populacional de *Diaphanosoma spinolosum* e *Ceriodaphnia cornuta* e assim responder à pergunta de qual fração de tamanho do seston, vai gerar maior crescimento individual e populacional do zooplâncton num lago de inundação da Amazônia Central.

## **MATERIAL E METODOS**

O lago do Catalão está situado numa planície fluvial próxima à confluência dos rios Solimões e Negro (3°10'04''S e 59°54'45''W), a 3 km da cidade de Manaus. A região corresponde a uma zona de terras baixas, com uma série de corpos de água interconectados que, conforme as variações anuais do nível da água podem formar uma unidade contínua, isolar-se ou até mesmo secar completamente (BRITO, 2006). Durante o período hidrológico da seca (out-dez) pode ficar isolado do rio Negro, que logo no final de dezembro inicia o período de inundação misturando-se com as águas do rio Solimões, o que confere ao lago um caráter especial de águas mistas.

A abundância do fitoplâncton no lago tem uma relação direta com a condutividade, apresentando as maiores concentrações na seca (ALMEIDA, 2008). Valores médios de 9,0 µg/l de clorofila total e produtividade primária de  $29,1 \pm 17,9$  mgC/m<sup>3</sup>/h durante o período de enchente foram determinados por BRITO (2006), sendo que nesse período a comunidade fitoplanctônica é dominada pelas cianofíceas, especialmente *Synechocystis aquatilis*, *Synechococcus elongatus* e *Planktothrix isoethrix* (ALMEIDA, 2008).

O trabalho de campo foi desenvolvido no laboratório flutuante que o Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) tem no lago Catalão, no período de enchente, entre fevereiro e abril de 2008. Amostras de zooplâncton foram coletadas utilizando uma rede de 60 µm e indivíduos de *Ceriodaphnia cornuta* e *Diaphanosoma spinolosum* foram isolados sob estereomicroscópio. Os organismos foram aclimatados durante um mês em frascos plásticos transparentes no laboratório, trocando a água semanalmente. Durante este período, os organismos foram alimentados com água do lago filtrada em malha de 30 µm (CARABALLO, 1992; FERRÃO – FILHO et al., 2003). Frascos plásticos de 1,1L foram cheios com água do lago filtrada usando redes de 10 µm, 30 µm e 60 µm, para colocar em cada um deles, grupos de 10 indivíduos adultos com e sem ovos das populações aclimatadas. Nove frascos por cada fração de água, para um total de 27 frascos por cada espécie.

Como informação complementar foram feitas avaliações dos pigmentos totais, por extração em frio com acetona usando filtros GF/F (GOLTERMAN e CLYMO 1978) para determinar a concentração de algas em cada uma das frações experimentais: <10 µm, <30 µm e <60 µm. Desta forma, a fração <30 µm inclui a fração <10 µm e a fração <60 inclui os dois menores. Os teores de pigmentos totais nas frações de 10-30 e 30-60 µm, foram calculados por subtração dos valores menores (<10 µm e <10 + <30 µm respectivamente). Foi assumido que a ampla variabilidade em termos da oferta alimentar impede que seja definida com exatidão em um experimento *in situ*, pelo que optamos por uma generalização do que poderia conter cada uma das frações. Esta variabilidade foi demonstrada recentemente por BOËCHAT; GIANI (2008) num reservatório no Sul do Brasil, onde observaram como as flutuações ambientais assim como as mudanças na estrutura da comunidade do fitoplâncton alteram a composição

bioquímica do seston, que neste estudo só foi caracterizado pelo seu tamanho de acordo com as frações de água filtradas.

Para os experimentos de crescimento populacional, os frascos foram tampados com malhas de 10 µm, 30 µm e 60 µm e dispostos a uma profundidade de 0,5 m no lago. Estas malhas permitiam o intercâmbio de partículas como foi demonstrado por CARABALLO (1992), com o uso de corantes, porém evitam a entrada de predadores invertebrados e vertebrados. Os frascos e as malhas de cada tampa foram limpos diariamente com escova, para garantir o intercâmbio de água com o meio. Três frascos de cada fração e espécie foram coletados ao acaso no terceiro, sexto e nono dias de experimento (primeiro, segundo e terceiro intervalo de crescimento populacional), sendo os organismos presentes fixados com solução final de 4% de formalina. A temperatura da água e a transparência foram medidas diariamente com termômetro e disco de Secchi respectivamente. Três ciclos de 24 horas foram feitos para avaliar a temperatura, com medições a cada quatro horas. Os experimentos para as duas espécies foram desenvolvidos de forma simultânea.

Os organismos foram contados na sua totalidade e uma fração de 10% dos indivíduos em cada amostra foi medida, usando um micrometro ocular. Esta informação foi usada para calcular o crescimento médio das populações, em termos da variação do número de indivíduos no tempo. Três estimativas da taxa instantânea de crescimento populacional  $r$  foram feitas a partir dos três pares sucessivos de estimativas do tamanho da população: 0-3 dia, 3-6 dia e 6-9 dia. A seguinte formula foi usada:

$$r = (\ln N_t - \ln N_{t_0})/t,$$

onde  $N_t$  e  $N_{t_0}$  são o número final e inicial de organismos e  $t$  o tempo em dias.

A fecundidade foi estimada como função do número de ovos por fêmea ovada na amostra (CARABALLO, 1992) e o desempenho fisiológico das populações em termos do seu tamanho médio (PAGANO, 2008). Os dados obtidos foram analisados com base na média aritmética e desvio padrão. Para definir se existe ou não diferença estatística entre o número de indivíduos e a taxa de crescimento populacional, uma ANOVA de duas vias foi aplicada e, para definir em qual das frações os organismos cresceram mais, utilizou-se teste de Tukey no nível de 5% de probabilidade (ZAR, 1996).

Uma vez contados, os organismos foram lavados com água desmineralizada e concentrados em filtro GF/F de 25 mm de diâmetro pré-queimado a 450°C por uma hora. Os filtros com a biomassa de zooplâncton foram submetidos a secagem em estufa a 60°C durante 24 horas. A biomassa seca foi macerada e colocada em frascos Ependorf® de 5ml para envio ao Centro de Isótopos Estáveis da Universidade Estadual Paulista, campus de Botucatu (SP, Brasil), onde foram analisadas em duplicata em espectrômetro de massa (IRMS/EA), com erro analítico de 0,2%. As proporções de  $\delta^{13}\text{C}/\delta^{12}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}/\delta^{14}\text{N}$  foram avaliadas usando como referências os padrões internacionais PDB para o carbono (Pee Dee *Belemnite* na Carolina do Sul, EUA) e o nitrogênio atmosférico para o nitrogênio. Os valores são expressos em delta per mil ( $\delta\text{‰}$ ), como resultado da expressão:

$$\delta^{13}\text{C} \text{ ou } \delta^{15}\text{N} = R_{\text{amostra}} = \{(R_{\text{amostra}} - R_{\text{padrao}}) - 1\} \times 10^3$$

onde R é a proporção isotópica  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ou  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ , para amostra e padrão.

Os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  do zooplâncton fixados com formalina foram corrigidos, de acordo com SARAQUINOS et al., (2002), que encontraram uma depleção no  $\delta^{13}\text{C}$  de 1,65‰ pelo efeito da fixação. No caso do  $\delta^{15}\text{N}$ , em geral assume-se que não há uma variação significativa entre os valores das amostras antes e depois da fixação, o que tem a ver com o fato da formalina não ter nitrogênio, porém existe a possibilidade de diminuir a quantidade de proteínas nas amostras.

## RESULTADOS

Durante o período do experimento a temperatura da água na área do experimento variou de 28 a 30 °C ao longo das 24 horas do dia, a transparência da água variou entre 0,6 e 0,8 m e a condutividade elétrica aumentou de 60 para 90  $\mu\text{S}/\text{cm}$  como consequência da entrada de água do rio Solimões em abril. A profundidade do lago aumentou seu nível aproximadamente em um metro, de acordo com os valores de profundidade da capitania dos Portos de Manaus. As concentrações de pigmentos totais na água dos frascos experimentais, a participação percentual dos pigmentos totais por frações, valor isotópico do carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) e do nitrogênio ( $\delta^{15}\text{N}$ ) são apresentados na tabela 1.

**Tabela 1. Características básicas do seston usado como alimento no experimento. Pigmentos totais nas frações de tamanho, sua participação percentual por fração e os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ .**

FRACÇÕES DO SESTON	Pigmentos totais (ug/l)	Aporte de pigmentos por fração (%)	$\delta^{13}\text{C}$ Seston (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ Seston (‰)
30-60 $\mu\text{m}$	1,5	32,1	-29,87	6,6
10-30 $\mu\text{m}$	1,3	27,9	-30,02	6,29
< 10 $\mu\text{m}$	1,9	40	-29,35	5,58
TOTAL	4,67	100		

A concentração total média de pigmentos totais durante o período do estudo foi de 4,67 $\mu\text{g/l}$ , o que corresponde ao sistema de tipo oligotrófico. A fração < 10  $\mu\text{m}$  teve a maior concentração de pigmentos totais, o que está relacionado com o fato da região pelágica estar dominada por algas cianofíceas nessa faixa de tamanho (ALMEIDA 2008), pelo que sua percentagem de participação não mudou nas diferentes avaliações feitas. As concentrações de pigmentos totais nas frações de 10-30 e 30-60  $\mu\text{m}$  por sua vez, em média não foram diferentes, mesmo que em alguns casos, a participação da fração 30-60 tenha sido quase zero, o que pode ser associado com a taxa de sedimentação maior dessas células.

Os resultados dos experimentos para *D. spinolosum* e *C. cornuta*, são apresentados nas tabelas 2 e 3, respectivamente. Em geral o número de indivíduos por litro aumentou até o último dia do experimento, mesmo que a fecundidade e a taxa de crescimento populacional estivessem diminuindo. A taxa de crescimento populacional  $r$ , foi sempre maior no primeiro intervalo de tempo (0-3 dia) e sempre diminuiu no terceiro intervalo (6-9 dia), chegando a apresentar valor negativo no caso de *C. Cornuta* na fração <10 $\mu\text{m}$ . No segundo intervalo, a resposta das populações foi diferenciada, de acordo com a fração de seston usada como alimento.

**Tabela 2. Valores dos parâmetros populacionais de *D. spinolosum*, alimentadas com três frações de seston: <10  $\mu\text{m}$ , <30 $\mu\text{m}$  e <60 $\mu\text{m}$ , no lago Catalão, AM. Indivíduos**

por litro (Ind./L), percentagem de fêmeas ovadas (% ovadas), fecundidade (Ovos/fêmea ovada), tamanho dos indivíduos ( $\mu\text{m}$ ) e a taxa de crescimento populacional ( $r = \text{ind./dia}$ ). Sd é o desvio padrão.

<b><i>Diaphanosoma spinolosum</i></b>					
<b>Fração &lt;10 <math>\mu\text{m}</math></b>					
<b>Dia</b>	<b>Ind/l <math>\pm</math> sd</b>	<b>% Ovada <math>\pm</math> sd</b>	<b>Fecundidade <math>\pm</math> sd</b>	<b>Tamanho <math>\pm</math> sd</b>	<b>r</b>
0	9	20 $\pm$ 10	4,97 $\pm$ 0,78	650 $\pm$ 4,7	
3	51 $\pm$ 7	29 $\pm$ 8	4,72 $\pm$ 1,07	650 $\pm$ 3,6	0,58
6	284 $\pm$ 68	20 $\pm$ 2	2,83 $\pm$ 0,48	650 $\pm$ 4,4	0,57
9	348 $\pm$ 61	10 $\pm$ 1	1,98 $\pm$ 0,67	620 $\pm$ 2,5	0,07
<b>Fração &lt;30 <math>\mu\text{m}</math></b>					
<b>Dia</b>	<b>Ind/l <math>\pm</math> sd</b>	<b>% Ovada <math>\pm</math> sd</b>	<b>Fecundidade <math>\pm</math> sd</b>	<b>Tamanho <math>\pm</math> sd</b>	<b>r</b>
0	9	20	5,3 $\pm$ 0,45	645 $\pm$ 7,3	
3	39 $\pm$ 6	31 $\pm$ 2	5,25 $\pm$ 1,5	653 $\pm$ 9,1	0,49
6	131 $\pm$ 30	16 $\pm$ 10	2,8 $\pm$ 0,82	658 $\pm$ 17	0,4
9	323 $\pm$ 36	7 $\pm$ 1	1,24 $\pm$ 0,14	594 $\pm$ 11,6	0,3
<b>Fração &lt;60 <math>\mu\text{m}</math></b>					
<b>Dia</b>	<b>Ind/l <math>\pm</math> sd</b>	<b>% Ovada <math>\pm</math> sd</b>	<b>Fecundidade <math>\pm</math> sd</b>	<b>Tamanho <math>\pm</math> sd</b>	<b>r</b>
0	9	40 $\pm$ 10	5,06 $\pm$ 0,3	653 $\pm$ 6,2	
3	28 $\pm$ 2	36 $\pm$ 10	4,81 $\pm$ 0,82	640 $\pm$ 19,7	0,38
6	162 $\pm$ 32	16 $\pm$ 3	2,41 $\pm$ 0,43	648 $\pm$ 6,3	0,59
9	258 $\pm$ 7	7 $\pm$ 1	1,58 $\pm$ 0,26	615 $\pm$ 11,8	0,16

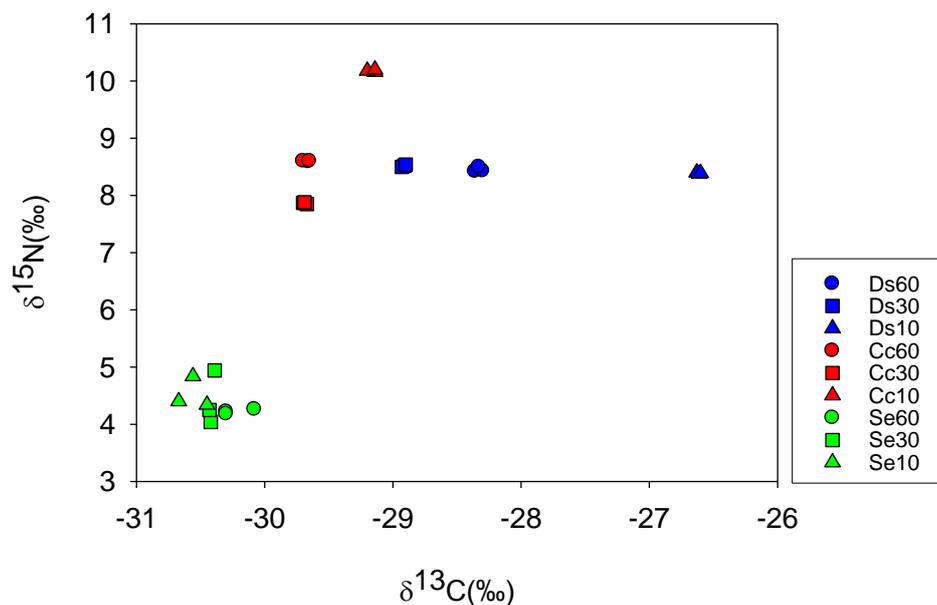
**Tabela 3.** Parâmetros populacionais de *C. cornuta*, que teve acesso a três frações de seston: <10 $\mu\text{m}$ , <30 $\mu\text{m}$  e <60 $\mu\text{m}$ , no lago Catalão, AM. Indivíduos por litro (Ind./L), percentagem de fêmeas ovadas (% ovadas), fecundidade (Ovos/fêmea ovada), tamanho dos indivíduos ( $\mu\text{m}$ ) e a taxa instantânea de crescimento populacional ( $r = \text{ind./dia}$ ). Sd é o desvio padrão.

<b><i>Ceriodaphnia cornuta</i></b>					
<b>Fração &lt;10 <math>\mu\text{m}</math></b>					
<b>Dia</b>	<b>Ind/l <math>\pm</math> sd</b>	<b>% Ovadas</b>	<b>Fecundidade <math>\pm</math> sd</b>	<b>Tamanho <math>\pm</math> sd</b>	<b>r</b>
0	9	50	4,71 $\pm$ 0,1	350 $\pm$ 11	
3	41 9	31	3,95 $\pm$ 0,97	355 $\pm$ 13	0,51
6	132 $\pm$ 35	26	3,52 $\pm$ 0,33	288 $\pm$ 7	0,39
9	87 $\pm$ 63	6	1,61 $\pm$ 0,19	271 $\pm$ 29	-0,14
<b>Fração &lt;30 <math>\mu\text{m}</math></b>					
<b>Dia</b>	<b>Ind/l <math>\pm</math> sd</b>	<b>% Ovada <math>\pm</math> sd</b>	<b>Fecundidade <math>\pm</math> sd</b>	<b>Tamanho <math>\pm</math> sd</b>	<b>r</b>
0	9	40	4,31 $\pm$ 0,1	342 $\pm$ 17	
3	25 $\pm$ 7	30	3,06 $\pm$ 0,73	320 $\pm$ 11	0,34
6	80 $\pm$ 28	37	2,11 $\pm$ 0,61	289 $\pm$ 19	0,39
9	226 $\pm$ 60	29	1,76 $\pm$ 0,16	286 $\pm$ 20	0,35
<b>Fração &lt;60 <math>\mu\text{m}</math></b>					
<b>Dia</b>	<b>Ind/l <math>\pm</math> sd</b>	<b>% Ovada <math>\pm</math> sd</b>	<b>Fecundidade <math>\pm</math> sd</b>	<b>Tamanho <math>\pm</math> sd</b>	<b>r</b>
0	9	60	4,21 $\pm$ 0,1	338 $\pm$ 9	
3	47 $\pm$ 28	31	4,09 $\pm$ 1,17	317 $\pm$ 12	0,55
6	175 $\pm$ 38	22	2,2 $\pm$ 0,18	304 $\pm$ 19	0,44
9	286 $\pm$ 53	18	1,68 $\pm$ 0,26	320 $\pm$ 16	0,16

O número de indivíduos por litro de *D. spinolosum* nos diferentes tratamentos foi diferente ( $p < 0.05$ ) para os dois primeiros intervalos de crescimento populacional avaliados no experimento, apresentando o maior crescimento populacional na fração  $< 10 \mu\text{m}$  e o menor na fração  $< 60 \mu\text{m}$ . No final do experimento não houve diferença estatística ( $p = 0.056$ ) nos três tratamentos. O maior número de indivíduos por litro (Ind./L) na fração  $< 10 \mu\text{m}$ , se corresponde com a percentagem de fêmeas ovadas e a taxa de crescimento populacional em cada período, apresentando esta última um comportamento inverso ao número de indivíduos.

A taxa de crescimento populacional dos organismos alimentados com a fração  $< 30 \mu\text{m}$  diminuiu no segundo intervalo, porém, no final do experimento seu valor foi maior que nos outros dois tratamentos. O menor valor de  $r$  foi observado para *D. spinolosum* na fração  $< 10 \mu\text{m}$ , com valores que estiveram entre 0,59 e 0,07 ind./dia (Tabela 2). O crescimento populacional de *C. cornuta* foi homogêneo nas três frações de alimento utilizadas e nenhum dos tratamentos apresentou valores de densidade populacionais estatisticamente diferentes. Nas populações alimentadas com a fração  $< 10 \mu\text{m}$  houve uma queda forte em todos os parâmetros demográficos, sendo relevante o valor negativo de  $r$  no terceiro intervalo, quando os organismos foram alimentados com a fração  $< 10 \mu\text{m}$  (Tabela 3).

As três frações de seston apresentaram uma composição isotópica similar com valores de  $\delta^{13}\text{C}$  entre -30 e -30,8‰ e valores de  $\delta^{15}\text{N}$  entre 4-5‰. Por sua vez, os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  para as duas espécies no final do experimento, foram diferentes, especialmente para os organismos alimentados com uma fração de seston  $< 10 \mu\text{m}$  (Tabela 4). Em termos do carbono, o fracionamento isotópico foi de 3,95‰ para *D. spinolosum* na fração  $< 10 \mu\text{m}$  e com relação ao nitrogênio, o fracionamento isotópico foi 5,65‰ nessa mesma fração. O enriquecimento nos organismos alimentados com as outras duas frações foi similar para as duas espécies (Figura 1).



**Figura 1.** Valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  para as duas espécies e o seston nas diferentes faixas de tamanho empregadas para sua alimentação. Ds, Cc e Se são *Diaphanosoma spinolosum*, *Ceriodaphnia cornuta* e seston respectivamente. Os valores de 60,30 e 10 são as diferentes frações de tamanho do seston usadas como alimento.

**Tabela 4.** Valores médios e desvio padrão do  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  do seston e de todos os organismos no final dos nove dias de crescimento populacional.

	$\delta^{13}\text{C}$ (x $\pm$ dp)	$\delta^{15}\text{N}$ (x $\pm$ dp)
Seston < 10 $\mu\text{m}$	-30,56 $\pm$ 0,11	4,53 $\pm$ 0,27
Seston < 30 $\mu\text{m}$	-30,41 $\pm$ 0,02	4,41 $\pm$ 0,47
Seston < 60 $\mu\text{m}$	-30,23 $\pm$ 0,13	4,22 $\pm$ 0,04
<i>D. spinolosum</i> < 10 $\mu\text{m}$	-26,61 $\pm$ 0,02	8,39 $\pm$ 0,01
<i>D. spinolosum</i> < 30 $\mu\text{m}$	-28,91 $\pm$ 0,02	8,52 $\pm$ 0,02
<i>D. spinolosum</i> < 60 $\mu\text{m}$	-28,33 $\pm$ 0,03	8,45 $\pm$ 0,04
<i>C. cornuta</i> < 10 $\mu\text{m}$	-29,16 $\pm$ 0,03	10,18 $\pm$ 0,02
<i>C. cornuta</i> < 30 $\mu\text{m}$	-29,69 $\pm$ 0,02	7,87 $\pm$ 0,01
<i>C. cornuta</i> < 60 $\mu\text{m}$	-29,67 $\pm$ 0,03	8,60 $\pm$ 0,02

## DISCUSSAO

Pode ser inferido, com base no crescimento populacional positivo observado, que as três frações do seston utilizadas como alimento, foram suficiente alimentação (LAMPERT 1985). Houve uma exceção neste comportamento no terceiro intervalo do experimento com *C. cornuta* na fração menor de 10  $\mu\text{m}$ , que apresentou uma taxa de crescimento negativo, com diminuição forte da fecundidade, mas mantendo o tamanho

médio dos indivíduos. Considerando que todas as frações incluem a fração  $<10\mu\text{m}$ , o papel que microrganismos como bactérias e protozoários tem como fonte de alimento (BOUVY et al., 2006), é igual para os três tratamentos, correndo a diferença por conta das algas presentes no seston, especialmente se levamos em conta o crescimento negativo apontado acima, na fração onde havia a menor quantidade de algas.

Disponibilidade de alimento, turbidez, temperatura e predação foram definidos por CARABALLO e HARDY (1995) como parâmetros que controlam a fecundidade avaliada dos cladóceros nos lagos de inundação. Desta forma, as variações no número de ovos por fêmea ovada observadas, são um bom indicador da disponibilidade alimentar, na medida em que a predação foi eficientemente evitada, a temperatura flutuou pouco e a turbidez era mínima. Esta condição afetaria também a taxa de crescimento populacional, que foi sempre alta no primeiro intervalo e mínima (até negativa no caso de *C. cornuta* na fração  $<10\mu\text{m}$ ) no último. A queda nos valores da taxa de crescimento populacional no último intervalo avaliado reflete a condição crítica das populações nesse período. É relevante o fato que os organismos alimentados com a fração  $< 30 \mu\text{m}$  apresentam menor variabilidade no  $r$ , gerando um crescimento populacional mais estável.

Em geral melhores condições de alimento geram aumentos nos valores de  $r$ . Segundo NANDINI e SARMA (2003) os cladóceros apresentam valores de  $r$  entre 0,01 e 1,5 Ind./dia dependendo da espécie, temperatura, qualidade e quantidade da dieta. Esses pesquisadores determinaram valores de  $r$  até 0,23 Ind./dia para *C. cornuta* (NANDINI et al., 2000), pelo que podemos afirmar que os valores obtidos na nossa pesquisa são altos. No caso do gênero *Diaphanosoma*, SIPAÚBA-TAVARES e BACHION (2002) determinaram um valor máximo para  $r$  de 0,57 Ind/día para *Diaphanosoma birgei* sendo alimentados com algas e vitaminas. Esse valor não é diferente do determinado na nossa pesquisa durante o primeiro intervalo de crescimento populacional. Neste contexto, é viável afirmar que as duas espécies estudadas tiveram acesso a um alimento de boa qualidade e quantidade durante os dois primeiros intervalos de crescimento avaliados. No terceiro intervalo, quando o número de Ind./L nos frascos era maior, é provável que independente da qualidade e quantidade de alimento, os organismos estivessem numa situação de estresse por espaço, como observado por CARABALLO (1992).

As depleções no  $\delta^{13}\text{C}$  com relação às fontes de carbono são causadas pelo carbono (algas e protozoários) metanogénico, entanto que o enriquecimento pode ser decorrente da presença de algas e/ou carbono de origem C4. No caso do  $\delta^{15}\text{N}$ , depleções no valor em amostras de fitoplâncton são associadas com presença de bactérias cianofíceas, fixadoras de nitrogênio atmosférico mais enriquecido em  $^{14}\text{N}$ .

Os valores de  $\delta^{13}\text{C}$ , com média de  $-30,34\text{‰}$ , representam principalmente o fitoplâncton presente no seston, que em média teve valor de  $-30,81\text{‰}$  durante o ano de 2007 (CARABALLO, dados não publicados). Valores mais negativos ( $-33,3\text{‰}$ ) foram reportados para lagos de várzea da Amazônia Central por ARAUJO-LIMA et al., (1986) e FORSBERG et al., (1993), e mais negativos ainda ( $-34,2\text{‰}$ ) para o seston na bacia do Orinoco por HAMILTON; LEWIS (1992). Essa diferença de valores pode ser consequência do caráter misto do lago Catalão, que tem maior quantidade de material vegetal de origem C4 e a presença de bactérias heterotróficas com sinal isotópica mais enriquecida como observado por WAICHMAN (1996) num lago de várzea próximo ao local do estudo. Por outro lado, o valor médio de  $\delta^{15}\text{N}$  foi de  $4,68\text{‰}$ , que é maior que o esperado para uma amostra de fitoplâncton ( $3,5\text{‰} \pm 0,4$ ), mas concorda com os resultados de HAMILTON; LEWIS (1992) para uma massa que inclui algas e outras partículas (“bulk”), que é equivalente ao seston deste trabalho.

Os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  são apresentados na Tabela 4 e Figura 1, observando-se a maior variabilidade nos dados de  $\delta^{13}\text{C}$  de *D. spinolosum* e de  $\delta^{15}\text{N}$  de *C. cornuta*, o que significa que há seletividade na herbivoria por parte destas espécies, levando em conta que as análises isotópicas das mesmas frações de seston não foram diferentes entre si. No caso do carbono, observou-se um enriquecimento isotópico nas duas espécies, em todas as frações de seston, o que sugere uma herbivoria seletiva, sobre certo tipo de algas mais negativas presentes no seston, e se reflete no fator de discriminação isotópico ( $\Delta^{13}\text{C}$ ) de *D. spinolosum* ( $1,9 - 1,5 - 3,95\text{‰}$ ) e *C. cornuta* ( $0,56 - 0,73 - 1,4\text{‰}$ ) quando subtraídas as respectivas marcas isotópicas do seston daquela obtida nos organismos. O maior fracionamento isotópico ocorre nos organismos alimentados com a fração  $< 10 \mu\text{m}$  do seston, o que evidencia a plasticidade alimentar destas espécies, capazes de mudar sua dieta regular, o que já foi discutido na dinâmica populacional. Neste ponto, ainda resta saber se esta mudança na dieta teria sucesso populacional?

O enriquecimento no caso de *C.cornuta* pode ser consequência do consumo de bactérias e bacteriófagos, de acordo com os resultados da WAICHMAN (1996), que encontrou uma assinatura isotópica de -15,5‰ para as bactérias heterotróficas em um lago de várzea amazônico. A discriminação isotópica de 3,95‰ no  $\delta^{13}\text{C}$  de *D.spinolosum* para a fração do seston <10 $\mu\text{m}$ , mostra a maior eficiência alimentar desta espécie de tamanho maior, sobre *C.cornuta* que é menor, corroborando a hipótese de eficiência por tamanho de BROOKS e DODSON (1965). Prova dessa ineficiência trófica para se alimentar nas menores frações do seston, é o fato da população de *C.cornuta* da fração <10  $\mu\text{m}$  apresentar uma diminuição da taxa de crescimento populacional no final do experimento (Figura 3), o que sugere que estes itens alimentares são uma alternativa temporal, mas que não poderiam manter a população em crescimento. Por sua vez, *D.spinolosum* pode manter seu crescimento populacional ingerindo algas com marca isotópica mais enriquecida, pois seu  $\delta^{13}\text{C}$  mostrou-se enriquecido em relação à fonte, mas mudando só um nível trófico, o que corresponde a um  $\Delta^{15}\text{N}$  de 4 ‰ (Figura 4). *C.cornuta* por sua vez, apresentou um  $\Delta^{15}\text{N}$  de 5,65‰ nos organismos alimentados com a fração <10 $\mu\text{m}$ , o que sugere *a priori* um aumento em dois níveis tróficos, considerando que por cada nível trófico há um enriquecimento de 3,4‰ no  $\delta^{15}\text{N}$  (POST, 2002). Porém, WEBB et al., (1998) sugerem, que variações na qualidade da dieta podem gerar variações tão altas no  $\delta^{15}\text{N}$ , que podem ser assimiladas como aumento em 2-3 níveis tróficos, dependendo do fator de fracionamento assumido. Esta variação está relacionada à deficiência de aminoácidos na dieta, que aumentam a taxa de *turnover* no consumidor e, em consequência, a discriminação isotópica (VENTURA; CATALAN, 2008).

O comportamento populacional e isotópico das duas espécies estudadas corrobora a hipótese de eficiência por tamanho de BROOK; DOODSON (1965), segundo a qual espécies de maior tamanho têm maior eficiência na filtração. Assim, a espécie de maior tamanho, *D. spinolosum*, apresentou maior crescimento populacional consumindo alimento < 10  $\mu\text{m}$  e a espécie menor cresceu mais na fração < 30  $\mu\text{m}$ , o que sugere uma alta eficiência alimentar na espécie de maior tamanho. É necessário apontar aqui, que a qualidade do alimento não está definida exclusivamente, pelo tamanho das partículas, mas, também por características bioquímicas que incluem a presença ou não de aminoácidos essenciais e ácidos graxos poliinsaturados (FILETO et al., 2004).

Assim, com a exceção de *C. cornuta*, que teve um crescimento populacional negativo no intervalo do sexto para o nono dia na fração <10  $\mu\text{m}$  evidenciando incompetência para se alimentar com sucesso nessa faixa de tamanho, todas as populações mostraram-se capazes de se manter, independentemente da fração de seston disponível como alimento. É claro que organismos com deficiência nutricional não poderiam apresentar este tipo de comportamento (CHOUERI et al., 2007) e isso é relevante na nossa intenção de demonstrar que são as frações menores do seston as que constituem a base alimentar do zooplâncton tropical, caracterizado por ser de pequeno porte (AKA et al., 2000) e ineficientes filtradores de partículas grandes (PAGANO, 2008).

Nas populações de *D. spinolosum*, por ser uma espécie maior que *C. cornuta*, era de se esperar uma taxa de crescimento populacional inferior nas frações de alimento menores, pela inadequação morfológica do seu sistema de filtração em capturar partículas menores (GLIWICZ; SIEDLAR, 1980; LAMPERT, 1985). Estes resultados, porém, coincidem com os obtidos por PAGANO (2008), nos quais *D. exisum*, também de tamanho médio, selecionou algas entre 2-4  $\mu\text{m}$ , deixando de lado outras maiores como *Scenedesmus sp.* e *Cyclotella sp.* sugerindo este pesquisador, que seja consequência de uma condição morfológica especial do gênero a qual restringe a entrada de partículas maiores. Da mesma forma, era de se esperar que o comportamento das populações de *C. cornuta*, por ser uma espécie de pequeno tamanho, tivesse um maior crescimento nas frações de alimento menores. De fato, FILETO et al., (2004) observaram um maior crescimento de *C. cornuta* quando alimentada com partículas < 20  $\mu\text{m}$  que incluem também a fração <10  $\mu\text{m}$ . Assim, os resultados obtidos na presente pesquisa podem ser consequência do estresse por espaço, que se manifestou em todos os tratamentos com uma queda da taxa de crescimento populacional no último intervalo do experimento ou deficiência nutricional nos organismos, de acordo com os resultados da análise isotópica. Os valores de  $r$ , nos dois primeiros intervalos do experimento, foram altos, quando comparados com os obtidos em experimentos *in situ* por CARABALLO (1992) e no laboratório por CHOUERI et al., (2007). Esta situação de estresse também poderia ter afetado a produção de ovos, que diminuiu no final do experimento em todos os tratamentos e nas duas espécies.

Em geral, culturas massivas de cladóceros podem ser mantidas usando seston < 30  $\mu\text{m}$  como fonte de alimento. Dessa forma pode se garantir um crescimento

populacional sustentável, mas afetado pelo espaço, pelo que é necessário fazer coletas parciais, repondo o volume com nova água filtrada. Frações < 10µm, constituídas principalmente por bactérias, flagelados, picoplâncton e nanoplâncton representam uma alternativa temporal de alimento, que não foi usada significativamente (de acordo com os resultados da análise isotópica) pelos cladóceros estudados quando tiveram acesso às frações maiores de alimento. Nesse sentido e com base nos resultados desta pesquisa pode-se dizer que, o papel da alça microbiana como uma via trófica até o macrozooplâncton é, no melhor dos casos, insustentável do ponto de vista do crescimento populacional.

## REFERENCIAS

AKA, M. M.; PAGANO, L.; SAINT-JEAN, R.; ARFI, M.; BOUVY, P.; CECCHI, D.; CORBIN, V.; THOMAS, S. Zooplankton variability in 49 shallow tropical reservoirs of Côte d'Ivoire (West Africa). **International Review of Ges. Hydrobiology**, n. 85, p. 491–504, 2000.

ALMEIDA, F. F. Fitoplâncton de um lago de inundação amazônico (lago Catalão, Amazonas – Brasil): estrutura da comunidade, flutuações espaciais e temporais. Dissertação de Mestrado. Biologia de Água Doce e Pesca Interior. INPA/UFAM. Manaus, AM. Brasil. 2008.

ARAUJO-LIMA, C. A. R. M.; FORSBERG, B. R.; VICTORIA, R.; MARTINELLI, L. A. Energy sources for detritivorous fishes in the Amazon. **Science** v. 234, p. 1256-1258, 1986.

BECKER, V.; HUSZAR, V.L.; NASELLI-FLORES, L; PADISÁK, J. Phytoplankton equilibrium phases during thermal stratification in a deep subtropical reservoir. **Freshwater Biology**, v. 53, p. 952-963, 2008.

BOËCHAT, I; GIANNI, A. Seasonality affects diel cycles of seston biochemical composition in a tropical reservoir. **Journal of Plankton Research**, v. 30, n. 12, p. 1417-1430, 2008.

BOUVY, M.; PAGANO, M.; M'BOUP, M.; GOT, P.; TROUSSELLIER, M. Functional structure of microbial food web in the Senegal River Estuary (West Africa): impact of metazooplankton. **Journal of Plankton Research**, v. 28, n. 2, p. 195-207, 2006.

BRITO, J. Estudo sazonal de variáveis limnológicas de um lago de várzea da Amazônia Central, lago Catalão. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-graduação INPA/UFAM. Manaus, AM. Brasil. 2006.

BROOKS, J.L.; DODSON, S.I. Predation, body size and composition of plankton. **Science**, v. 150, p. 28-35, 1965.

CARABALLO, P. História de vida e dinâmica populacional de *Daphnia gessneri* e *Ceriodaphnia cornuta* (Crustácea-Cladóceras) no Lago Calado. AM. Brasil. Dissertação de Mestrado, Pós-graduação INPA/FUA, Manaus, AM. Brasil. 1992.

CARABALLO, P.; HARDY, E. Fluctuación diaria de las poblaciones de *Daphnia gessneri* HERBST y *Ceriodaphnia cornuta* SARS (Crustacea – Cladocera) en el lago Calado (Amazonas, Brasil). **Boletín Científico INPA**, Bogotá, Colombia. v. 1, n. 3, p. 79-96, 1995.

CARPENTER, S.R.; KITCHELL, J. F.; HODGSON, J. Cascading trophic interactions and lake productivity. **Bioscience**, n. 35, p. 634–639, 1985.

CHOUERI, R.B.; GRAÇA, M.; MELAO, A.G.; LOMBARDI, A.; VIEIRA, A. Effects of cyanobacterium exopolysaccharides on life-history of *Ceriodaphnia cornuta* SARS. **Journal of Plankton Research**, v. 29, n. 4, p. 339-345, 2007.

FERRAO-FILHO, A; ARCIFA, S.; FILETO, C. Resource limitation and food quality for cladocerans in a tropical Brazilian lake. **Hydrobiologia**, v. 491, p. 201 – 210. 2003.

FERRAO-FILHO, A; ARCIFA, S.; FILETO, C. Influence of seston quantity and quality on growth of tropical cladocerans. **Brazilian Journal of Biology**. v. 65, n. 1, p. 77-89, 2005.

FILETO, C; FERRAO-FILHO, A; ARCIFA, S.; SILVA, L. Influence of phytoplankton fractions on growth and reproduction of tropical cladocerans. **Aquatic Ecology**, v. 38, p. 503-514, 2004

FORSBERG, B.; ARAUJO-LIMA, C.A.R.M.; MARTINELLRI, L.A.; VICTORIA, R.; BONASSI, J.A. Autotrophic carbon sources for fish of the central Amazon. **Ecology**, v. 74, n, 3 p. 643-652, 1993.

GLIWICZ, M.Z.; SIEDLAR, E. Food size limitation and algae interfering with food collection in *Daphnia*. **Archiv für Hydrobiologie**, n. 88, p. 155–177. 1980.

GLIWICZ, Z. 1990. Food thresholds and body size in cladocerans. **Nature**, v. 343, p. 638 – 640, 1990.

GOLTERMAN, H.L.; CLYMO, R.S; OHNSTAD M.A.M. **Methods for physical and chemical analysis of fresh waters**, IBP Handbook n° 8, 2° Oxford: Blackwell Publications, 1978.

HAMILTON, S.K.; LEWIS, W.M. Stable carbon and nitrogen isotopes in algae and detritus from the Orinoco River floodplain, Venezuela. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, v. 56, n 12, p. 4237-4246, 1992.

LAMPERT, W. Food limitations and the structure of zooplankton communities. **Archive für Hydrobiologie Beih**, v. 21, p. 1–495, 1985.

MARTÍNEZ, G. Feeding strategies of three freshwater zooplankton species (Cladocera). **Revista Chilena Historia Natural**, n. 72, p. 671–676, 1999.

NANDINI, S; RAMIREZ, P.; SARMA, S. Life table demography and population growth of *daphnia laevis* (cladocera, anomopoda) under different densities of *chlorella vulgaris* and *microcystis aeruginosa*. **Crustaceana**, v. 73, n. 10, p. 1273-1286, 2000.

NANDINI, S.; SARMA, S. Population growth of some genera of cladocerans (Cladocera) in relation to algal food (*Chlorella vulgaris*) levels. **Hydrobiologia**, v. 491, p. 211-219. 2003.

PAGANO, M. Feeding of tropical cladocerans (*Moina micrura*, *Diaphanosoma excisum*) and rotifer (*Brachionus calyciflorus*) on natural phytoplankton: effect of phytoplankton size–structure. **Journal of Plankton Research**, v. 30, n. 4, p. 401-414, 2008.

PARK, S.; CHANDRA, S.; MULLER-NAVARRA, D.C.; GOLDMAN, C.R. Diel and vertical variability of seston food quality and quantity in a small subalpine oligomesotrophic lake. **Journal of Plankton Research**, v. 26, n. 12, p. 1489–1498, 2004.

PORTER, K. G. Integrating the microbial loop and the classic food chain into a realistic planktonic food web. In: G.A. POLIS and K.O. WINEMILLER (Ed). *Food Webs: integrations of patterns and dynamics*. USA: Chapman & Hall. 1996, p. 251-259.

POST, D.M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, v. 83, p. 703–718, 2002.

RICHARDSON, D.C.; KAPLAN, L.A.; NEWBOLD, J.D.; AUFDENKAMPE, A.K. Temporal dynamics of seston: A recurring nighttime peak and seasonal shift composition in a stream ecosystem. **Limnology and Oceanography**. v. 54, n. 1, p. 344–354, 2009.

RUNGE, J.; OHMAN, M. Size fractionation of phytoplankton as an estimate of food available to herbivore. **Limnology and Oceanography**, v. 27, n. 3, p. 570-576, 1982.

SARAKINOS H.C.; JOHNSON, M. L.; VANDER ZANDEN, M.J.. A synthesis of tissue-preservation effects on carbon and nitrogen stable isotope signatures. **Canadian Journal of Zoology**, v. 80, p. 381–387. 2002.

SIPAÚBA-TAVARES, L; BACHION, M. A .Population growth and development of two species of cladocera, *Moina micrura* and *Diaphanosoma birgei*, in laboratory. **Brazilian Journal of Biology**, V. 62, n. 4a, p. 701-711, 2002.

STEINER, C.F. The effects of prey heterogeneity and consumer identity on the limitation of trophic level biomass. **Ecology**, v. 82, n. 9, p. 2495-2506, 2001.

VENTURA, M; CATALAN, J. Incorporating life histories and diet quality in stable isotope interpretations of crustacean zooplankton. *Freshwater Biology*, v 53, 1453–1469, 2008.

WAICHMAN, A. Autotrophic carbon sources for heterotrophic bacterioplankton in a floodplain lake. **Hydrobiologia** v. 341, p. 27–36, 1996.

WEBB S.C.; HEDGES R.E.M.; SIMPSON S.J. Diet quality influences the  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  of locusts and their biochemical components. **Journal of Experimental Biology**, v. 201, p. 2903–2911. 1988.

WETZEL, R.G. **Limnology: Lake and River Ecosystems**. San Diego: Academic Press, 2001.

ZAR, J. H. **Bioestatistical analysis**. Third edition. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliff, N.J. 1996.

**CAPITULO 6. O papel trófico das bactérias heterotróficas no lago Catalão (AM, Brasil), através da análise dos isótopos estáveis de carbono e nitrogênio.**

## CAPITULO 6.

O papel trófico das bactérias heterotróficas no lago Catalão (AM, Brasil), através da análise dos isótopos estáveis de carbono e nitrogênio.

The trophic role of heterotrophic bacteria in lago Catalão (AM, Brazil), through the analysis of stable isotope of carbon and nitrogen.

Submetido a Acta Biológica Colombiana

Pedro Caraballo<sup>1-2</sup>, Bruce R. Forsberg<sup>3</sup>, Rosseval G. Leite<sup>3</sup>

1. Programa de Pós-graduação em Ecologia INPA, Brasil
2. Universidad de Sucre, Colômbia.
3. INPA, Brasil

Endereço para correspondência: caraballo7@yahoo.com

Coordenação de Pesquisas em Ecologia

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia

C. P. 478, 69.011-970, Manaus AM, Brazil

Telefax: 55-92-36431904

## RESUMO

Durante o ano hidrológico de dezembro de 2007 até novembro de 2008, coletas mensais de bactérias foram feitas nas regiões litorânea, pelágica e de macrófitas aquáticas. As bactérias foram multiplicadas *in vitro*, usando como substrato o carbono orgânico dissolvido (COD) do lago, para posterior análise da abundância de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio. Esses dados foram confrontados com os valores de COD e os quatro períodos limnológicos do lago (seca, enchente, cheia e vazante). Em geral se encontrou que a fonte principal de carbono das bactérias foi aquela de origem C4, com um aporte mínimo de 75%, na medida em que o  $\delta^{13}\text{C}$  apresentou valor médio de  $-17,72\text{‰} \pm 2,25$ . Confrontando esse valor, com o  $\delta^{13}\text{C}$  do zooplâncton no mesmo período ( $-33,04\text{‰} \pm 3,81$ ) se conclui que o aporte das bactérias heterotróficas ao fluxo de carbono no lago Catalão é mínimo.

Palavras-chave: Bactérias heterotróficas, ecologia isotópica.

## INTRODUÇÃO

Ainda para quem trabalha com fitoplâncton, concentrações da ordem de  $10^6$  bactérias/ml, são difíceis de assimilar, porém é mais complicado ainda estar ciente do pouco que se conhece sobre o papel destes organismos nos ecossistemas aquáticos (Pomeroy *et al.*, 2007). De fato, nestes sistemas, as bactérias foram reconhecidas pelo seu papel na decomposição da matéria orgânica e remineralização dos nutrientes inorgânicos graças ao trabalho de Lindeman, (1942), que veio a ser completamente aceito só na década dos oitenta com o trabalho de Azam *et al.*, (1983). A inclusão das algas cianofíceas no grupo das bactérias (Woese *et al.*, 1990), deu maior abrangência à ecologia bacteriana, até o ponto em que hoje é necessário definir o caráter trófico desses microorganismos como autótrofos e heterótrofos.

O processamento da matéria orgânica pelas bactérias já tinha sido estudado por Pomeroy (1974), quando o termo alça microbiana (alça microbiana) foi incluído na literatura científica por Azam *et al.*, (1983). A partir dessa data, a ecologia do plâncton apresentou uma mudança de paradigma, ao reconhecer o papel dos microorganismos heterotróficos na reciclagem da matéria orgânica dissolvida (Fenchel, 1998) e ainda a influência das cadeias tróficas bentônicas no fluxo de carbono na região pelágica. De acordo com Azam *et al.*, (1983), se trata do processamento, pelas bactérias, do carbono orgânico dissolvido produzido pelas algas, seguido de um consumo dessas bactérias pelos protozoários, o que permite a transferência de energia até níveis tróficos superiores e, portanto, o controle (junto com a produção primária) da produtividade dos ecossistemas aquáticos (Kerner *et al.*, 2003). Estas bactérias heterotróficas são consumidas diretamente por protozoários e

zooplâncton (Hobbie, 1988; Ventela *et al.*, 2002) mudando a idéia de uma cadeia trófica linear, na medida em que a alça microbiana poderia transferir uma grande quantidade de energia (10-50% do carbono da fotossíntese) através da via alternativa: carbono orgânico dissolvido (COD) – Bactéria – protozoa (Azam *et al.*, 1983). Segundo Work *et al.*, (2005) o carbono das bactérias representa 25% do total que passa para o mesozooplâncton, e quase a metade do carbono que vai para microzooplâncton e protozoários. Uma das conseqüências óbvias da inclusão da alça microbiana na análise de uma rede trófica, é que existem mais níveis tróficos na cadeia alimentar dos que são geralmente aceitos, e que só uma pequena fração do carbono orgânico produzido chega aos níveis tróficos superiores (Tranvik, 1992; Jansson *et al.*, 2000).

Por outro lado, os dados de Ducklow *et al.*, (1986) mostraram que o carbono bacteriano é transferido de forma ineficiente para os crustáceos, pelo que esses pesquisadores concluíram que as bactérias na verdade representam um sumidouro (“sink”) no fluxo de carbono. Esses resultados são consistentes com os obtidos especificamente em água doce por Wyllie e Currie (1991), que demonstraram uma mínima participação das bactérias heterotróficas no fluxo de carbono para os crustáceos do zooplâncton, especialmente quando esta comunidade é dominada por copépodos, e sugerem que o resto do carbono é respirado ou seqüestrado no sedimento, em acordo com Melack e Forsberg (2001). Todas estas pesquisas apontam uma participação mínima das bactérias heterotróficas no fluxo do carbono para os crustáceos, porém se a biomassa bacteriana fosse da ordem de magnitude do fitoplâncton, o carbono bacteriano representaria uma grande percentagem do carbono assimilado pelo

zooplâncton (Wyllie e Currie, 1991). De igual forma, estudos do fluxo de carbono na Amazônia sugerem mínima participação das bactérias heterotróficas como fonte primária de energia para a produção pesqueira (Araujo-Lima *et al.*, 1986; Forsberg *et al.*, 1993; Benedito-Cecilio *et al.*, 2000; Leite *et al.*, 2002).

Dessa forma, confrontando as duas posições com relação ao papel da alça microbiana no fluxo de carbono, faz muito sentido a questão levantada por Ducklow *et al.*, (1986): é a alça microbiana um sumidouro ou elo no fluxo de carbono? Como acontece na maioria dos casos quando há intenção de encaixar a natureza num esquema fechado, a resposta depende de muitas circunstâncias pelo que pode ser uma coisa ou outra e nesse sentido, depois de 25 anos do conceito, um dos co-autores da publicação inicial, conclui que o papel relativo da alça microbiana não é invariável no tempo nem no espaço (Fenchel, 2008).

Considerando a variabilidade dos ecossistemas de várzea descrita por Junk *et al.*, (1989), é de se esperar que a inter-relação entre a estrutura da comunidade ecológica, sua estabilidade e os processos que ocorrem dentro do ecossistema, que constituem a rede trófica (De Ruyter *et al.*, 2005), mudem também nos períodos limnológicos de seca, enchente, cheia e vazante, descritos por Raí e Hill (1984). Assim, pode-se dizer que a rede trófica muda na sua composição de espécies e nos seus parâmetros populacionais, incluída a abundância. Além disso, no nível de indivíduos, na rede se apresentam mudanças no crescimento, tamanho e comportamento (Caraballo e Hardy, 1995). Isto acontece nas populações de bactérias, que apresentam diferentes taxas de crescimento populacional, fazendo que possam coexistir utilizando a

mesma fonte de energia (Tranvik, 1992). Neste contexto, nos lagos de inundação os diferentes períodos associados ao pulso de inundação, são eventos de grande magnitude, que mudam a contribuição relativa de matéria orgânica autóctone e alóctone.

As pesquisas sobre o comportamento das bactérias na Amazônia se iniciam com o trabalho de Rai e Hill (1980) que fizeram uma classificação trófica de 24 lagos de inundação, encontrando que as águas brancas são as mais ricas, seguidas das mistas e no nível mais baixo, as águas pretas. Nessa linha e considerando que as bactérias heterotróficas têm uma importante função, reintegrando o COD liberado pelas algas, na forma de matéria particulada (Tranvik, 1992), Amon e Benner (1996a) estudaram esse processo no Amazonas e encontraram que há uma preferência pelo COD de alto peso molecular e nesse sentido, limitação de C no crescimento das bactérias heterotróficas porque a maior parte deste é de caráter refratário (Amon e Benner 1996b). Trabalhando num lago de águas claras no Amazonas, Anesio *et al.*, (1997) encontraram uma maior densidade de bactérias no período de águas baixas, o que foi interpretado como consequência do efeito da diluição, porém sugerem que há uma utilização alternada do COD produzido pelo fitoplâncton na seca e material alóctone na cheia. Utilizando a análise de isótopos estáveis, Utilizando a análise de isótopos estáveis Waichman (1996) demonstrou que as bactérias heterotróficas utilizam como fonte de energia carbono C<sub>4</sub>, que pode ter sua origem em macrófitas aquáticas ou nas gramíneas da várzea. Neste contexto, o objetivo desta pesquisa foi determinar a participação das bactérias heterotróficas no fluxo de carbono do lago Catalão, um lago de inundação de águas mistas, durante um ano hidrológico.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Área de Estudo

O estudo foi desenvolvido no lago do Catalão pela sua proximidade com a cidade de Manaus e pelo fato de ter sido estudado amplamente em termos da sua produtividade natural (Silva, 2004; Brito, 2006), qualidade da água e o comportamento das larvas de peixes (Smith *et al.*, 1973; Leite *et al.*, 2006). O lago do Catalão é um sistema fluvio-lacustre, próximo à confluência do rio Negro e Solimões e sua posição geográfica é 3° 09' 47" S e 59°54' 29 "W (Figura 1).

### FIGURA 1

O lago tem forma semi-circular no período da seca, quando apresenta área mínima, restrita a uma pequena região profunda chamada de poção, com pouca influência dos ventos pelo relevo e a floresta. Na cheia o lago adquire forma de **X**, com um eixo maior no sentido Norte-Sul onde o lago atinge 3,0 km de comprimento e um eixo menor de 1,2 km no sentido NE-SW. O lago é influenciado pelo rio Negro no início da enchente e pelo Solimões no final da enchente e cheia. O rio Negro é uma fonte de águas pretas, diluídas e ácidas (pH<5), com condutividade elétrica em torno de 8-10  $\mu\text{S}/\text{cm}$  e baixa capacidade de tamponamento (alcalinidade <0,05 meq/L), tendo como característica marcante a grande presença de solutos orgânicos do tipo húmico, responsáveis por sua coloração escura (Sioli, 1984). Por outro lado, o rio Solimões é uma fonte de águas brancas, com alta turbidez e carbonatadas, com alcalinidade em torno de 0,5-0,6 meq/L, condutividade elétrica em torno de 60- 90  $\mu\text{S}/\text{cm}$ , e pH próximo da neutralidade (Sioli, 1984). Os dados

limnológicos do lago Catalão têm demonstrado que as características físicas e químicas de suas águas correspondem a um sistema de águas mistas (Almeida e Melo, 2009).

A composição vegetal das margens do Catalão pode variar de acordo com a fase do ciclo hidrológico. Durante os períodos de águas baixas, não há macrófitas aquáticas no lago. Na enchente e cheia, 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). Neste período, essas plantas são as principais responsáveis pela formação de grandes bancos de vegetação flutuante.

Durante um ano hidrológico Brito (2006) estudou os parâmetros abióticos e bióticos, dentre os quais estão a concentração de pigmentos totais e a produção primária. Esta pesquisadora, baseada nas taxas de produtividade primária caracterizou o lago como oligotrófico na enchente e cheia, e mesotrófico com tendência a eutrófico na seca. Nesse sentido, encontrou que as maiores taxas de produtividade foram observadas em intensidades luminosas relativas a 60% da radiação incidente, sugerindo a ocorrência de fotoinibição.

A abundância do fitoplâncton no lago tem uma relação direta com a condutividade, apresentando as maiores concentrações na seca (Almeida, 2008). Valores médios de 9,0 µg/l de clorofila total e produtividade primária de  $29,1 \pm 17,9$  mg C/m<sup>3</sup>/h durante o período de enchente foram determinados por Brito (2006). Baseada em coletas intensivas realizadas nos períodos de seca e

cheia no lago Catalão, Almeida (2008), inventariou um total de 235 táxons do fitoplâncton, pertencendo a 10 Classes, sendo a maior riqueza observada na seca. Na seca e cheia, Cyanobacteria foi o grupo dominante seguida por Chlorophyceae, sendo que *Synechocystis aquatilis* e *Synechococcus elongatus* foram as espécies que apresentaram a maior densidade. A densidade populacional fitoplanctônica variou entre  $1 \times 10^3$  a  $5 \times 10^5$  ind./ml na seca e de  $4 \times 10^3$  a  $11 \times 10^4$  ind./ml na cheia sendo, em média, maior na seca.

O zooplâncton no lago não tem sido estudado na sua composição, porém baseados na análise do conteúdo estomacal de larvas de peixes, Silva (2004) encontrou uma dominância dos cladóceros, com maioria de *Chidorus* sp. o que é consequência da seleção visual que fazem as larvas de peixe no zooplâncton. Estudos de ecologia reprodutiva de peixes sugerem que as áreas de confluência dos rios de águas claras ou pretas com os rios de águas brancas são utilizadas para a reprodução das espécies de Characiformes migradoras (Leite *et al.* 2006). Esse fato torna a costa do lago Catalão, no rio Solimões e o próprio lago Catalão, uma região de especial interesse para o estudo da rede trófica sobre os mais variados aspectos.

### **Coleta e preparação das amostras para análise de isótopos estáveis**

As coletas foram realizadas mensalmente entre dezembro de 2007 e novembro de 2008 nas regiões litorânea, pelágica e de macrófitas aquáticas. As amostras de água foram coletadas na região fótica, definida como sendo três vezes a profundidade de Secchi (Brito, 2006), na medida em que uma fração dessa água foi utilizada para coletar fitoplâncton e zooplâncton. Um tubo de PVC de 10 cm de diâmetro, com um dispositivo de fechamento na ponta foi

utilizado nas regiões pelágica e litorânea, ao tempo que dentro do tapete das macrófitas aquáticas também foi utilizado um balde plástico y a água foi previamente filtrada com malha de 200  $\mu\text{m}$  para retirar material vegetal.

A análise de isótopos de carbono e nitrogênio seguiu o método empregado por Coffin *et al.*, (1989), que esta baseada na utilização do COD da água estudada, como meio de cultura para obter uma biomassa adequada de bactérias heterotróficas para análise isotópica. Dessa forma, 990 ml de água do lago filtrada com nucleopore 0,2  $\mu\text{m}$ , são o substrato para 10 ml de um inoculo com bactérias, presumivelmente sem bacteriófagos. Para obter 990 ml de água filtrada com 0,2  $\mu\text{m}$ , foi necessário passar a água filtrada com redes de 30  $\mu\text{m}$  e 10  $\mu\text{m}$  por uma bateria de filtros assim: 3  $\mu\text{m}$ , 1,2  $\mu\text{m}$ , 1  $\mu\text{m}$ , 0,7  $\mu\text{m}$ , 0,45  $\mu\text{m}$  e finalmente com filtro nucleopore branco de 0,2  $\mu\text{m}$  para preparar o meio de cultura. 10 ml da água filtrada com filtro nucleopore de 1  $\mu\text{m}$  para preparar o inoculo. Os frascos escuros foram selados com fita e incubados no escuro por 48 horas para posterior filtração com filtro GF/F pré-queimado. O filtro foi secado na estufa a 55°C por 24 horas e guardado em dissecador ao vácuo, para seu posterior envio ao laboratório de Isótopos Estáveis da UNESP em Botucatu (SP). A percentagem de participação das plantas C4 foi calculada usando o método da diluição isotópica (Martinelli *et al.*, 1988), agrupando o fitoplâncton e macrófitas aquáticas C3 num extremo e as macrófitas aquáticas C4 no outro (Forsberg *et al.*, 1993; Waichman 1996).

As amostras para análise de carbono orgânico dissolvido (COD) foram coletadas da mesma amostra geral, usada para zooplâncton, fitoplâncton e bactérias. Foram filtrados 50 ml de água com filtros GF/F pre-queimados durante uma hora a 450°C. A amostra de água para análise de COD foi

guardada em frascos de vidro escuros também pré-queimados, fixando a amostra com ácido sulfúrico concentrado. As análises foram feitas no laboratório de Ecologia Aquática da Universidade Federal de Juiz de Fora (MG), utilizando-se um Analisador de Carbono Teckmar-Dohrmann, modelo Phoenix 8000. Como informação complementar, medições mensais de profundidade do lago e da transparência medida com o disco de Secchi foram feitas.

### **Análise dos Dados**

Análise não paramétrica foi empregada devido a heteroscedasticidade dos dados. O teste de Kruskal-Wallis foi usado para testar a significância das diferenças no  $\delta^{13}\text{C}$  das bactérias nos diferentes ambientes estudados. O nível de significância empregado para os testes foi de  $\alpha=0.05$ .

## **RESULTADOS**

A influência alternada dos rios Negro e Solimões sobre o lago Catalão foi evidenciada pela observação direta da entrada de água do rio Negro (última semana de novembro) e do Solimões (última semana de abril). Na figura 2, é apresentado o comportamento da profundidade e da transparência no lago durante o período de estudo, sendo evidente uma diminuição da transparência ainda no mês de março, que não está associada com a entrada de água do rio Solimões pela parte Norte do lago. Não é possível afirmar que não houvesse outra entrada menor através da floresta, que não foi detectada. Há três valores mínimos de transparência, dos quais aqueles de dezembro e novembro são associados com a baixa profundidade do lago na seca, e a de abril pode ser consequência da entrada de água do rio Solimões no sistema. As maiores

transparências por sua parte estão associadas com o período de águas negras do lago (janeiro e fevereiro).

## **FIGURA 2**

O COD apresentou uma relação direta com a profundidade média do lago, durante o período de estudo (Figura 3). As menores concentrações foram observadas na vazante de 2007 e as maiores na cheia desse ano, onde um valor médio de 15,55 mg/L na região pelágica foi avaliado. Com relação às regiões, os menores valores foram observados nas macrófitas aquáticas, embora a menor concentração tenha sido observada na região litorânea no período de vazante (3,87 mg/L).

## **FIGURA 3**

### **O $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ x mês de estudo nas três regiões.**

Em geral a variabilidade dos valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  é apresentada a seguir pela média mensal e o desvio padrão, os valores máximos e mínimos e a amplitude, definida como a diferença entre os valores máximos e mínimos.

Durante o ano de estudo, os valores médios e desvio padrão do  $\delta^{13}\text{C}$  (‰) em bacterioplankton foram de  $-15,8 \pm 1,6$  para a região litorânea,  $-14,9 \pm 1,2$  região pelágica e  $-15,6 \pm 1,9$  para a região de macrófitas aquáticas, não apresentando diferenças significativas ( $p > 0,05$ ). A maior amplitude de valores foi observada na região de macrófitas aquáticas (5,9‰), como resultado de altos valores em maio e mínimos em julho, o que também acontece na região pelágica (Figura 4). Nesse sentido, a região litorânea apresentou os maiores valores em dezembro e os menores em novembro. São relevantes, o

enriquecimento em  $^{13}\text{C}$  que ocorreu no mês de março, quando o lago teve características do rio Negro e seu posterior empobrecimento em abril, quando o rio Solimões entrou no lago. Igual ocorreu no mês de maio que apresentou um enriquecimento forte, comparado com os valores de abril, para depois apresentar um forte empobrecimento nas amostras de junho e julho.

A percentagem média de participação das fontes de carbono C4 foi de 87%, 92% e 86% para as regiões litorânea, pelágica e de macrófitas aquáticas respectivamente.

#### **FIGURA 4.**

#### **FIGURA 5**

Os valores médios do  $\delta^{15}\text{N}$  foram de  $5,9\text{‰} \pm 5,6$  na região litorânea,  $6,6\text{‰} \pm 4,4$  na pelágica e  $5,2\text{‰} \pm 4,3$  nas macrófitas aquáticas, não se apresentando diferença significativa entre eles ( $p > 0,05$ ). Como pode ser observado na Figura 5, houve ao longo do ano valores extremos no  $\delta^{15}\text{N}$ , sendo a maior amplitude aquela determinada na região litorânea, com valor máximo em junho ( $16,26\text{‰}$ ) e mínimo em agosto ( $-0,68\text{‰}$ ).

#### **Comportamento do $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ por período de estudo nas três regiões**

Mesmo sem diferença significativa entre os valores do  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ , os menores valores foram detectados nos períodos de estabilidade na coluna de água (Capítulo 2) que correspondem à enchente e vazante. Por outro lado os maiores valores foram observados naqueles períodos de instabilidade na coluna de água, que foram a seca e o mês de maio quando o lago foi atingido pelo fenômeno da friagem, e ainda junho que pode ser considerado como um reflexo do que aconteceu no mês anterior (Figuras 6 e 7).

**FIGURA 6****FIGURA 7****Relações tróficas das bactérias heterotróficas**

Como fonte principal do carbono das bactérias heterotróficas foi definida macrófitas aquáticas do tipo C4 (Figura 8). Paradoxalmente, a participação das plantas C4 foi maior na região pelágica (92%) do que dentro das próprias macrófitas (86%), dominadas por *Paspalum spp.* e *Echinochloa spp.* Com base nesses dados, só pode ser sugerida uma relação quanto a origem do carbono das bactérias heterotróficas ( $-17,72\text{‰} \pm 2,25$ ) e dos detritos ( $-25,89\text{‰} \pm 8,29$ ). O carbono do grupo de plantas C3 mais negativa, o fitoplâncton, apresentou uma participação global máxima de 25% no carbono das bactérias, porém quando analisados os dados por regiões e dentre as C3 foram incluídas as macrófitas aquáticas, a participação máxima foi na região litorânea, com 24% e mínima na região pelágica, com 18%.

Dentre os possíveis consumidores das bactérias heterotróficas, zooplâncton, insetos e larvas de peixes, não havia evidencia de estarem assimilando carbono originando de plantas C4. O valor isotópico do zooplâncton ( $-33,04\text{‰}$ ,  $\pm 3,81$ ) estava muito próximo ao do fitoplâncton, da mesma forma que os dos larvas, peixes, e os insetos da família Corixidae.

**FIGURA 8.****DISCUSSÃO**

O COD é uma das principais formas de carbono orgânico na biosfera e constitui a principal fonte de energia para bactérias heterotróficas (Farjalla *et*

*al.*, 2006; Pomeroy *et al.*, 2007). Nesse sentido, a proposta de Coffin *et al.*, (1994) de usar o COD do local de estudo, para avaliar através dos isótopos estáveis o comportamento trófico desses microorganismos é inteligente e prática. Se a produção bacteriana varia com os períodos limnológicos (Anesio *et al.*, 1997; Castillo, 2000) e isso é consequência das mudanças na concentração de nutrientes e a composição do COD (Farjalla *et al.*, 2006), as variações no  $\delta^{13}\text{C}$  e no  $\delta^{15}\text{N}$  da biomassa bacteriana obtida usando o COD como substrato, indicam a assimilação seletiva e variável dos diferentes componentes do COD que são isotopicamente diferentes.

As concentrações de COD no lago Catalão foram inversamente proporcionais à profundidade, o que sugere um aporte adicional de COD para o lago durante o período de inundação. Este aporte, é prevista, em parte, pelo conceito do pulso do rio (Junk *et al.*, 1989), na medida em que o pulso de inundação promove o acoplamento entre os diferentes ecossistemas do complexo rio-planície de inundação. Porém, pela complexidade deste troca de materiais, é difícil identificar a fonte desse carbono adicional. Isto é, esse COD é uma mistura daquele que vem no rio, da floresta inundada e da própria várzea, o que representa diversas fontes de carbono C3 e C4. De fato, é essa mistura de compostos no COD, a que favorece a diversidade e as altas taxas de crescimento bacteriano (Farjalla *et al.*, 2009b), porém nenhuma relação foi observada entre a concentração de COD e a marca isotópica das bactérias, o que sugere uma preferência das bactérias pelo carbono C4.

Baseados nos dados obtidos num lago amazônico de águas claras, Anesio *et al.*, (1997), sugerem que durante o período de águas baixas, o COD

de origem fitoplanctônico poderia ser a base do crescimento bacteriano e nas águas altas, quando a abundância bacteriana diminui, a base energética seria uma forma menos lábil com origem no plano inundável. Isto não foi observado em nossa análise do balanço de C em bacterioplâncton, onde a contribuição de carbono de fitoplâncton e plantas C3, em geral, foi, no máximo, 25%. Waichman (1996), também encontrou pouco carbono C3 e uma predominância de carbono de plantas C4 no CO<sub>2</sub> liberado por bacterioplâncton em Lago Calado apesar do COD no sistema ser predominantemente de origem C3. A autora interpretou esses resultados contra-intuitivos como a consequência do consumo preferencial do carbono C4 pelas bactérias heterotróficas. No mesmo sentido, Quay *et al.*, (1992), trabalhando no rio Amazonas, encontrou valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de -30‰ a -28‰ para COD, próximo à média para plantas C3, enquanto o carbono inorgânico dissolvido (CID) no mesmo sistema era composto de aproximadamente 40% carbono de plantas C4, indicando uma alta seletividade da bacterioplâncton fluvial para COD desta fonte.

Dessa forma, no sentido da existência de uma preferência metabólica das bactérias heterotróficas, Farjalla *et al.*, (2008) sugerem que mesmo sendo uma fonte importante de energia, as substâncias húmicas que representam 50-80% do COD, não são um substrato importante para o crescimento bacteriano. De fato, nos resultados da nossa pesquisa não foi observada diferença significativa entre os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  ao longo do ano hidrológico (Figura 4), mesmo que o lago passou por períodos de influência absoluta do rio Negro (dezembro a março) e do rio Solimões (junho a agosto). O consumo do COD de plantas C4 pelas bactérias representa a principal rota de aproveitamento

desse carbono no Amazonas, considerando que até hoje há só uma espécie de peixe (*Schizodon fasciatum*) que consome este tipo de plantas (Forsberg *et al.*, 1993). Nesse sentido Melack e Forsberg (2001) já tinham sugerido que depois de ser consumido pelas bactérias heterotróficas, o COD de origem C4 é liberado na atmosfera como CO<sub>2</sub> ou CH<sub>4</sub>, o que poderia ajudar a explicar a anomalia que se apresenta no balanço do ciclo de carbono global observada por Richey *et al.*, (2002).

Com relação ao comportamento dos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  das bactérias ao longo do ano hidrológico, é necessário fazer referência ao Capítulo 2, no qual foi analisado o comportamento da coluna de água nos diferentes períodos limnológicos. Assim, é possível visualizar melhor os resultados apresentados na Figura 4, onde os maiores valores de  $\delta^{15}\text{N}$  foram mensurados quando a coluna de água ficou instável, ora pela força dos ventos na seca, ora pela baixa temperatura dos ventos (friagem) na cheia. Por outro lado, os baixos valores no  $\delta^{15}\text{N}$  estimados nos períodos de forte estabilidade na coluna de água podem ser indicativos de forte fixação de N<sub>2</sub>, que esta associada com alta concentração de cianobactérias fixadoras de N<sub>2</sub> (Gu *et al.*, 2006), daí os valores negativos observados em agosto. Essa variabilidade nas marcas isotópicas de carbono e nitrogênio foram observadas por Liu *et al.*, (2007) como consequência do tufão que afeta o nordeste de Taiwan, onde a contribuição percentual de três fontes e carbono mudou de 83-12-5 sem o tufão e 9-63-28 sob as condições desse fenômeno climatológico.

O comportamento sazonal do  $\delta^{15}\text{N}$  poderia ser resposta a uma mudança de hábito alimentar, o que não se corresponde com o comportamento do  $\delta^{13}\text{C}$ , ou uma variação bioquímica do recurso como proposto por Salls *et al.*, (2008).

Estes pesquisadores, baseados no fato das plantas preferirem o isótopo leve do amônio como fonte de nitrogênio, sugerem que perante um aumento dessa forma do nitrogênio no meio, um acúmulo do isótopo pesado ocorre pela sua discriminação, o que traz como consequência altos valores no  $\delta^{15}\text{N}$  nas plantas.

### **Relações tróficas das bactérias heterotróficas**

As principais causas da mortalidade bacteriana são a predação seletiva por parte dos protozoários, a lise celular por ação dos vírus e ainda a limitação de substrato (Wetzel 2001). No contexto da nossa pesquisa, a primeira das hipóteses, é a mais relevante, porque leva implícito um fluxo de carbono para os níveis tróficos superiores, uma vez que os protozoários seriam consumidos pelo zooplâncton. Esse comportamento não foi observado nesta pesquisa e de acordo com os dados (Figura 7), o zooplâncton usa como fonte principal de energia o fitoplâncton e em menor proporção o detrito, numa via direta que já foi sugerida por Scherwass *et al.*, (2005).

Ao que parece, as bactérias heterotróficas consomem o COD lábil disponível, especialmente aquele de origem C4 e respiram grande parte dele como sugerido por Melack e Forsberg (2001) e Farjalla *et al.*, (2009). Nesse sentido, há evidência da morte massiva de bactérias (65%) sem que seja consumida (Oevelen *et al.*, 2006), sendo o carbono liberado pela lise reciclado como COD.

A consistência dos valores de  $\delta^{13}\text{C}$  observada neste trabalho e naquele da Waichman (1996), confrontado com dados igualmente consistentes das marcas isotópicas de zooplâncton (Hamilton e Lewis, 1992; Lewis *et al.*, 2001)

e fitoplâncton, servem para afirmar que as bactérias heterotróficas não representam uma via relevante no fluxo de carbono aos níveis tróficos superiores da cadeia trófica aquática, nos lagos de várzea amazônicos.

## AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Instituto Nacional de Pesquisas pelo apoio logístico e cooperação. Aos projetos CTPETRO e PIATAM IV, pelo apoio financeiro à pesquisa. A Universidad de Sucre, Colômbia, pela comissão de estudos concedida e a Capes-Fapeam pela bolsa de estudos. Ao pessoal do laboratório de Ecologia Aquática da Universidade Federal de Juiz de Fora, pelo seu apoio logístico e amizade.

## BIBLIOGRAFÍA

- ALMEIDA FF. 2008. Fitoplâncton de um lago de inundação amazônico (lago Catalão, Amazonas – Brasil): estrutura da comunidade, flutuações espaciais e temporais. Dissertação de Mestrado em Biologia de Água Doce e Pesca Interior. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus.
- AMON RMW, BENNER R. 1996b. Photochemical and microbial consumption of dissolved organic carbon and dissolved oxygen in the Amazon River system. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 60(10): 1783-1792.
- AMON RMW, BENNER R. 1996a. Bacterial utilization of different size classes of dissolved organic matter. *Limnol. Oceanogr.* 41(1): 41-51.
- ANESIO AM, ABREU PC, ESTEVES FA. 1997. Influence of the Hydrological Cycle on the Bacterioplankton of an Impacted Clear Water Amazonian Lake. *Microbial Ecology*, 34(1).
- ARAUJO-LIMA CARM, FORSBERG BR, VICTORIA R, MARTINELLI LA. 1986. Energy sources for detritivorous fishes in the Amazon. *Science* 234: 1256-1258.
- AZAM F, FENCHEL T, FIELD JG, GRAY JS, MEYER-REIL LA, THINGSTAD F. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine ecology progress series*. Oldendorf. Vol. 10, No. 3, pp. 257-263.
- AZAM F, SMITH DC, STEWARD GF, HAGSTRÖM DA. 1993. Bacteria-organic matter coupling and its significance for oceanic carbon cycling. *Microbial Ecology* 28:167–179.
- BENEDITO-CECILIO E, ARAUJO-LIMA C, FORSBERG BR, BITTENCOURT MM, MARTINELLI LC. 2000. Carbon sources of Amazonian fisheries. *Fisheries Management and Ecology*, 7(4): 305-314.

BRITO JG. 2006. Influência do pulso de inundação sobre variáveis limnológicas de um lago de várzea da Amazônia Central, lago Catalão. Dissertação. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus: 191pp.

CARABALLO P, HARDY E. 1995. Fluctuación diaria de las Poblaciones de *Daphnia gessneri* HERBST y *Ceriodaphnia cornuta* SARS (CRUSTACEA-CLADOCERA) en el Lago Calado (Amazonas, Brasil). Boletín Científico INPA, No. 3: 79-96. Colombia.

COFFIN RB, FRY B, PETERSON BJ, WRIGHT RT. 1989. Carbon isotopic composition of estuarine bacteria. *Limnol. Oceanogr.* 34(7): 1305-1310

COFFIN RB, CIFUENTES LA, ELDERIDGE PM. 1994. The use of carbon isotopes to study microbial processes in estuaries. In: Lajtha, K. & Michener, R. H. (eds), *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*, Oxford: Blackwell Scientific Publications, pp. 222-240.

DE RUITER P, WOLTERS V, MOORE J, WINEMILLER K. 2005. Food Web Ecology: Playing Jenga and Beyond. *Science*, Vol 309: 68-70.

DUCKLOW HW, PURDIE DA, WILLIAMS PJJ, DAVIES JM. 1986. Bacterioplankton: A sink for carbon in a coastal marine plankton community. *Science* 232:865-867.

FARJALLA VF, AZEVEDO DA, ESTEVES FA, BOZELLI RL, ROLAND F, ENRICH-PRAST A. (2006). Influence of hydrological pulse on bacterial growth and DOC uptake in a clear-water Amazonian lake. *Microb Ecol* 52:334-344

FARJALLA VF, MARINHO CC, FARIA BM, AMADO AM, ESTEVES FA, BOZELLI RL, GIROLDO D. 2009b. Synergy of fresh and accumulated organic matter to bacterial growth. *Microb Ecol* 57:657-666

- FARJALLA VF, AMADO AM, SUHETT AL, MEIRELLES-PEREIRA F. 2009a. DOC removal paradigms in highly humic aquatic ecosystems. *Environ Sci Pollut Res.*, 16:531–538
- FENCHEL T. 1988. Marine plankton food chains. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 19-38.
- FENCHEL T. 2008. The microbial loop – 25 years later. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 366: 99–103
- FORSBERG BR. 1985. The fate of planktonic primary production. *Limnology and Oceanography*, 30: 807-819.
- FORSBERG BR, ARAUJO-LIMA CARM, MARTINELLRI LA, VICTORIA R. BONASSI JA. 1993. Autotrophic carbon sources for fish of the central Amazon. *Ecology*, 74(3), pp. 643-652
- HALL RJR, MEYER J. 1998. The trophic significance of bacteria in a detritus-based stream food web. *Ecology*: 79(6): 1995-2012.
- HOBBIE JE. 1988. A comparison of the ecology of planktonic bacteria in fresh and salt water. *Limnol. Oceanogr.* 33: 750-764
- JACOBSEN TR, AZAM F. 1984. Role of bacteria in copepod fecal pellet decomposition, colonization, growth rates and mineralization. *Bulletin of Marine Science* 35:492–502.
- JANSSON M, BERGSTRÖM A, BLOMQVIST P, DRAKARE S. 2000. Allochthonous organic carbon and phytoplankton/bacterioplankton production relationships in lakes. *Ecology* 81(11): 3250-3255.
- JUNK WJ, BAYLEY PB, SPARKS RE. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 106: 110-127.

JUNK. WJ, PIEDADE MT. 1997. Biomass and Primary-production of herbaceous plant communities in the Amazon floodplain. *Hidrobiologia*. 263:155-162.

KERNER M, HOHENBERG H, ERTL S, RECKERMANNK M, SPITZY A. 2003. Self-organization of dissolved organic matter to micelle-like microparticles in river water. *Nature*, Vol 422: 150-154.

KLUG JL. 2005. Bacterial response to dissolved organic matter affects resource availability. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*; 62(2): 472-481.

LEITE R, SILVA JV, FREITAS CE. 2006. 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

LINDEMAN R. (1942) The trophic Dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23(4): 399 418.

MARTINELLI LA, VICTORIA RL, NATSUI E, FORSBERG BR, MOZETO AA. 1988. Utilização das variações naturais do  $\delta^{13}\text{C}$  no estudo de cadeias alimentares em ambientes aquáticos: princípios e perspectivas. *Acta Limnol. Brasil.*, 11: 859-882.

OEELEEN D, MIDDELBURG JJ, SOETAERT K, MOODLEY L. 2006. The fate of bacterial carbon in an intertidal sediment: Modeling an in situ isotope tracer experiment. *Limnol. Oceanogr.*, 51(3), 1302–1314

POMEROY, L.R.; WILLIAMS, P.J.; AZAM, F.; HOBBIE, J.E. 2007. The microbial loop. *Oceanography*, v.20, n.2, p.28-33.

PORTER KG. 1996. Integrating the microbial loop and the classic food chain into a realistic planktonic food web. In: *Food Webs: integrations of patterns and dynamics*. Edited by G.A. Polis and K.O. Winemiller. Chapman & Hall. USA.

RAI H, HILL G. 1980: Classification of Central Amazon lakes on the basis of their microbiological and physico-chemical characteristics. *Hydrobiologia* 72: 85-99.

RAI H, HILL G. 1984. Primary production in the Amazonian aquatic ecosystem. In: H. Sioli (ed), *The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty river and its basin*. Dr. W. Junk Publishers. Dordrecht.

RICHEY JE, MELACK JM, AUFDENKAMPE AK, BALLESTER VM, LAURA LH. 2002. Outgassing from Amazonian rivers and wetlands as a large tropical source of atmospheric CO<sub>2</sub>. *Nature* 416: 618-620.

NEVES DOS SANTOS R., FERREIRA EJS, AMADIO DS. 2007. Effect of seasonality and trophic group on energy acquisition in Amazonian fish. *Ecology of Freshwater Fish* doi: 10.1111/j.1600-0633.2007.00275.x

SCHERWASS A, FISCHER I, ARNDT H. 2005. Detritos as a potential food source for protozoans: utilization of fine particulate plant detritos by a heterotrophic flagellate, *Chilomonas paramecium*, and a ciliate, *Tetrahymena pyriformis*. *Aquatic Ecology*, 39:439– 445.

SILVA JVV. 2004. A utilização da microfauna associada a vegetação inundada, pelas larvas de peixes na Amazônia Central. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia-Universidade Federal do Amazonas. Manaus, AM. Brasil.

SIOLI H. Editor. 1984. *The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. Dr. W. Junk Publishers. Monographiae Biologicae, Vol 56. 763p.

TRANVIK LJ. 1992. Allochthonous dissolved organic matter as an energy source for pelagic bacteria and the concept of the microbial loop. *Hydrobiologia* 229: 107–114.

VENTELA A, WIACKOWSKI K, MOILANEN M, SAARIKARI V, VUORIO K, SARVALA J. 2002. The effect of small zooplankton on the microbial loop and edible algae during a cyanobacterial bloom. *Freshwater Biology* 47, 1807–1819

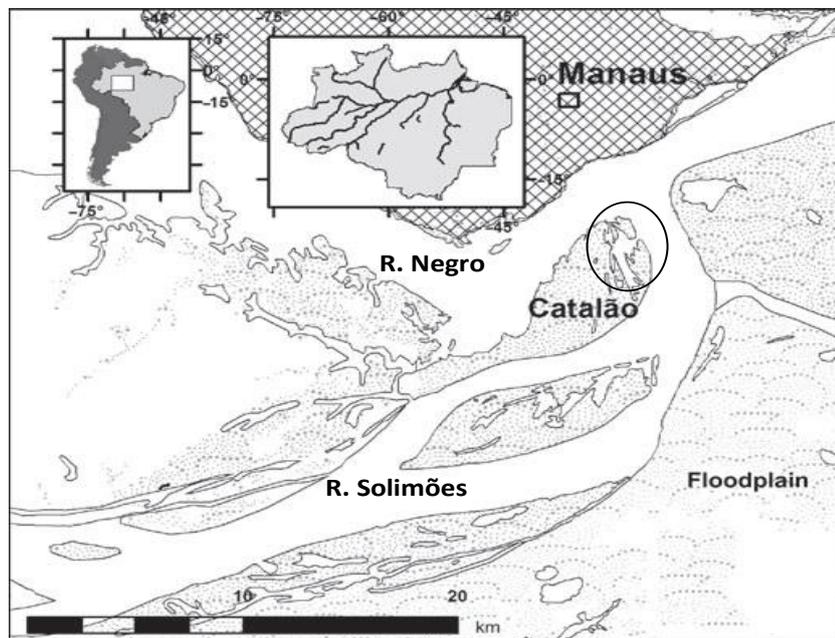
WOESE CR, FOX GE. 1977. Phylogenetic structure of the Prokaryotic domain: The primary kingdoms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 74:5,088–5,098.

WORK K, HAVENS K, SHARFSTEIN B, EAST T. 2005. How important is bacterial carbon to planktonic grazers in a turbid, subtropical lake?. *Journal of Plankton Research* 27(4): 357-372.

WYLIE J, CURRIE D. 1991. The relative importance of bacteria and algae as food sources for crustacean zooplankton. *Limnology and Oceanography*, 36(4): 708-728.

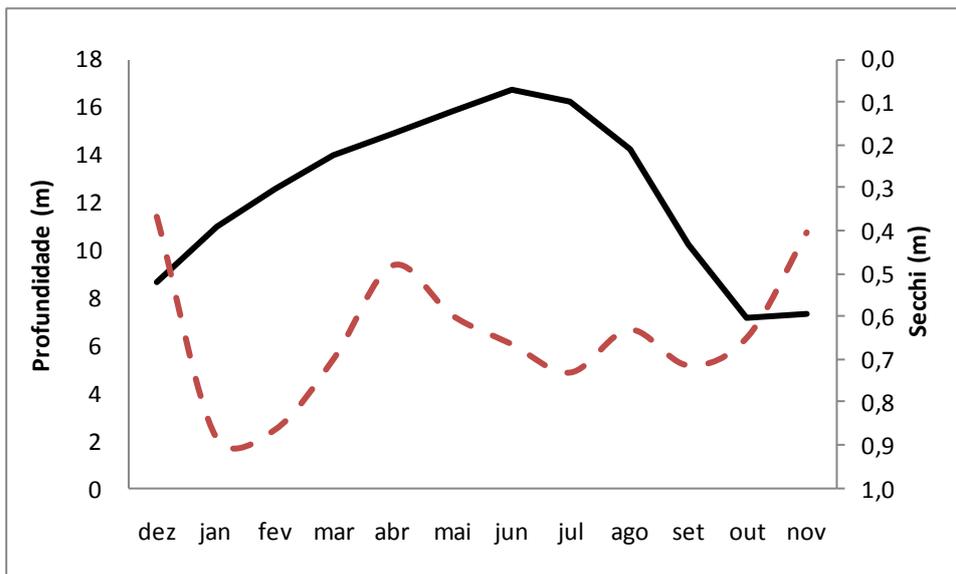
WAICHMAN AV. 1996. Autotrophic carbon sources for heterotrophic bacterioplankton in a floodplain lake. *Hydrobiologia* 341: 27–36.

Figura 1.



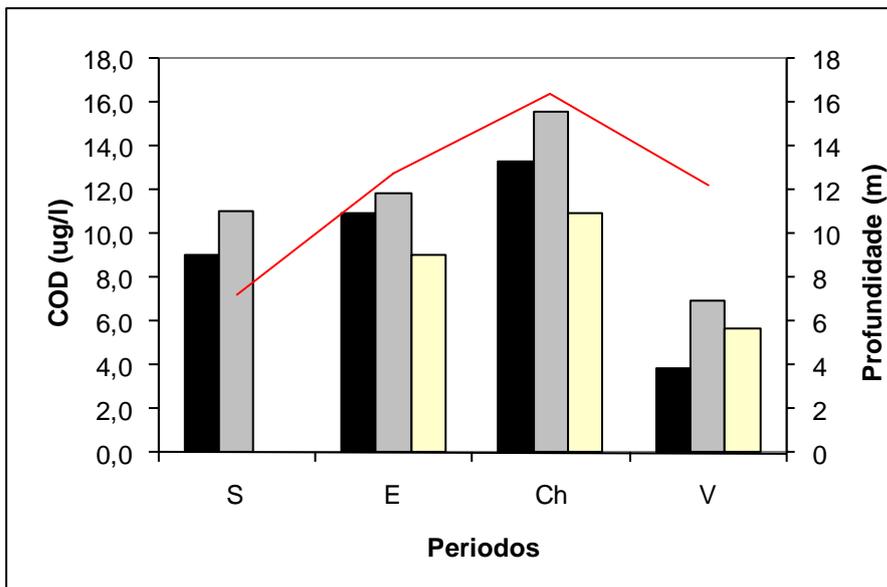
**Figura 1. Mapa da região do Lago do Catalão, AM. A área do lago esta no circulo. (modificado de Neves dos Santos et al., 2007)**

Figura 2.



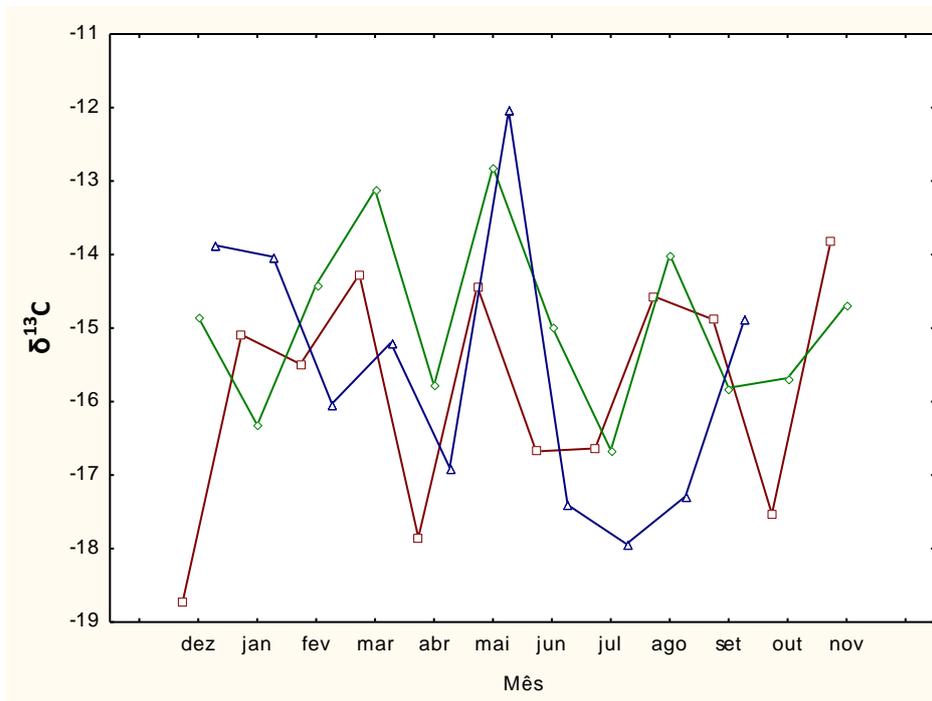
**Figura 2. Variação da profundidade do lago (linha negra) e da transparência da água (linha vermelha descontinua) medida com o disco de Secchi no lago Catalão, entre outubro de 2007 e dezembro de 2008.**

Figura 3.



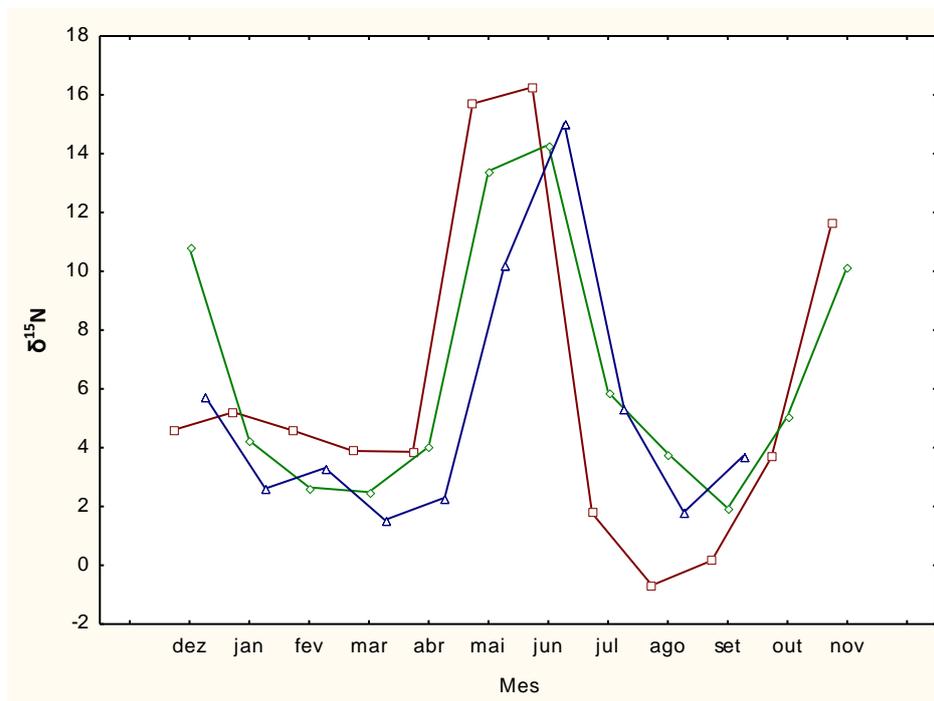
**Figura 3. Valores médios do COD nas regiões litorânea (negro), pelágica (gris) e de macrófitas aquáticas (branca), nos quatro períodos limnológicos entre dezembro de 2007 e novembro de 2008, confrontados com a profundidade (linha) média no lago Catalão.**

Figura 4.



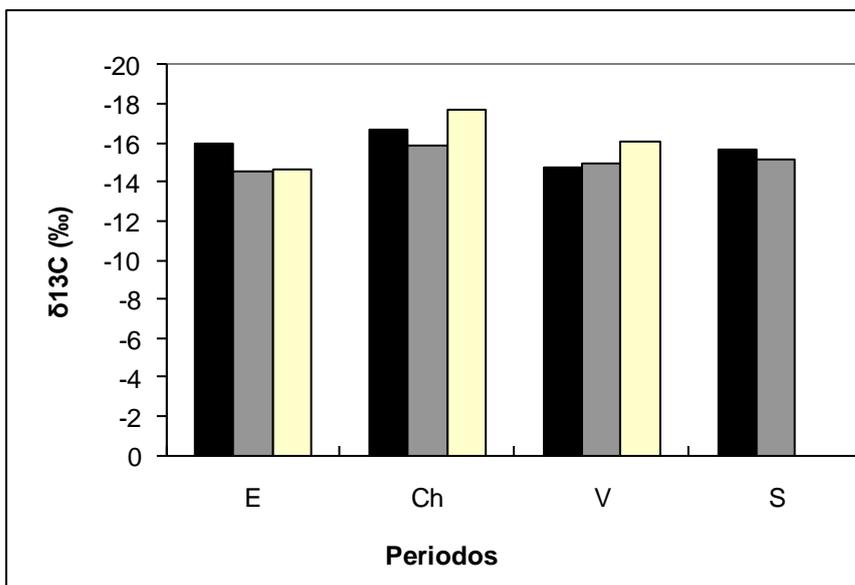
**Figura 4. Valores médios do  $\delta^{13}\text{C}$  das bactérias heterotróficas, entre dezembro de 2007 e novembro de 2008 no lago Catalão.**

Figura 5.



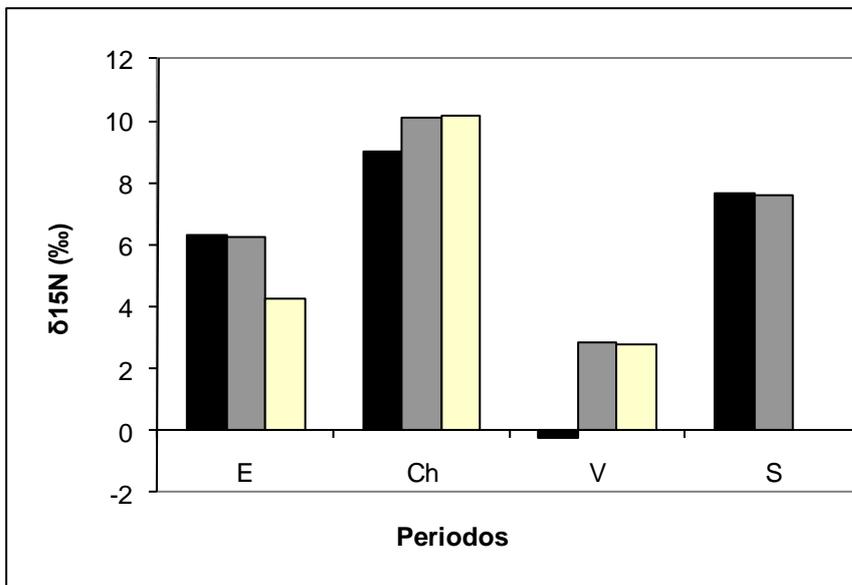
**Figura 5. Valores médios do  $\delta^{15}\text{N}$  das bactérias heterotróficas, entre dezembro de 2007 e novembro de 2008 no lago Catalão nas três regiões estudadas (litorânea: vermelha; pelágica: verde e macrófitas aquáticas: azul).**

Figura 6.



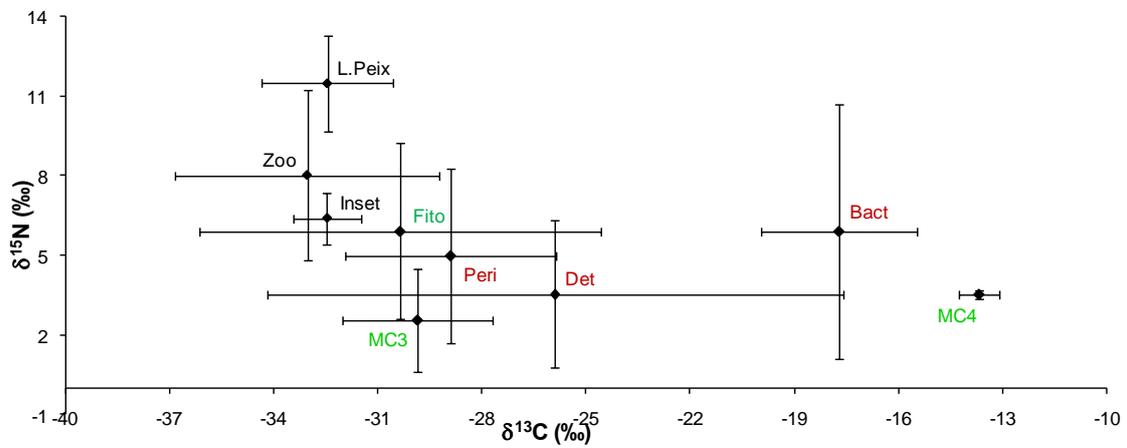
**Figura 6. Comportamento do  $\delta^{13}\text{C}$  nos quatro períodos de estudo (E: enchente; Ch: cheia; V: vazante e S: seca) nas três regiões (litorânea: negra; pelágica: gris e macrófitas aquáticas: branca) entre dezembro de 2007 e novembro de 2008.**

Figura 7.



**Figura 7. Comportamento do  $\delta^{15}N$  nos quatro períodos de estudo (E: enchente; Ch: cheia; V: vazante e S: seca) nas três regiões (litorânea: negra; pelágica: gris e macrófitas aquáticas: branca) entre dezembro de 2007 e novembro de 2008.**

Figura 8.



**Figura 8. Relação entre os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  das bactérias heterotróficas com seus possíveis consumidores e fontes de energia, no lago Catalão durante o período de dezembro de 2007 até novembro de 2008.**

## CONCLUSÕES GERAIS

O estudo da dinâmica da coluna de água do lago Catalão, ainda antes de iniciar as coletas biológicas, foi sem dúvida um grande acerto metodológico nesta pesquisa. Esta decisão e o fato de estudar de forma independente as regiões litorânea, pelágica e de macrófitas aquáticas, sem dúvida trouxeram como consequência um aumento nos custos da pesquisa, porém foram decisões importantes como pode ser observado nos capítulos 2 e 3 principalmente.

O lago Catalão é um lago de várzea, inundado de maneira alternada por dois grandes rios que são o Negro e o Solimões. O caráter diferenciado das águas desses rios faz com que o lago seja considerado de águas mistas, pela sua forte variação nos valores de condutividade elétrica e transparência. A entrada inicial do rio Negro no final de novembro determina no lago, condições associadas com as águas negras, e a posterior inundação do rio Solimões no final de abril caracterizam um lago de águas brancas.

No Capítulo 2 são apresentados os resultados do estudo mensal da coluna de água em termos do oxigênio dissolvido, temperatura e condutividade. Durante o único período realmente léntico do lago, na seca, o volume global do lago fica reduzido, como acontece na maioria dos lagos de inundação, pelo que os ventos geram processos diários de mistura da coluna de água. Essa mistura permanente da coluna de água gera processos de autofertilização que dão como resultado altas concentrações de nutrientes e valores máximos de produtividade primária. No período da cheia, quando o lago fica estratificado, com um hipolimnio definido que não é atingido pela mistura regular ocasionada pelos ventos, o lago é atingido pela friagem. Este fenômeno climatológico de caráter continental que atinge a Amazônia várias vezes por ano produz um resfriamento da capa superficial da coluna de água, gerando um movimento de convecção, que traz como resultado uma inversão da coluna com altas concentrações de oxigênio dissolvido no fundo e baixas na superfície, o que somado à presença de gás metano na superfície ocasiona mudanças na estrutura isotópica dos produtores primários. Pode-se dizer que a friagem representa então uma perturbação ambiental dos lagos de inundação amazônico durante o período de cheia, com uma intensidade que pode ser leve até profunda, quando acontece o fenômeno conhecido regionalmente como *aiú*.

O fitoplâncton em geral tem sido apontado como fonte de energia para os níveis tróficos superiores em estudos realizados na Amazônia brasileira e venezuelana. Nesse sentido, como se apresenta no Capítulo 3, não temos mais

duvida que nestes ecossistemas aquáticos o fitoplâncton seja a principal fonte de energia para o zooplâncton e larvas de peixes. Todavia, o que resultou mais relevante foi encontrar que não é o fitoplâncton em geral, mais a fração menor de  $10\mu\text{m}$  a que representa a maior força produtiva do sistema. Além disso, a presença permanente de fitoplâncton na região de macrófitas aquáticas representa uma potencial alteração nos cálculos feitos sobre a participação deste componente na produção primária global da Amazônia, que é baseada na produção em águas abertas. Esses dois elementos então, a importância da fração  $<10\mu\text{m}$ , que entre outras coisas desvirtua as coletas feitas ainda com redes de  $20\mu\text{m}$  e a presença de fitoplâncton entre as macrófitas aquáticas terão que ser considerados em futuras pesquisas.

O estudo geral do zooplâncton no lago, em termos da sua abundância relativa e comportamento isotópico é apresentada no Capítulo 4. A pesquisa foi dirigida ao zooplâncton de maior tamanho, representado pelos cladóceros e copépodos calanoideos e ciclopoideos, que constituem o que é chamado de mesozooplâncton. Com um  $\delta^{13}\text{C}$  médio de  $-33,04 \pm 3,81$  o zooplâncton parece estar assimilando carbono do fitoplâncton, que apresentou  $\delta^{13}\text{C}$  médio de  $-30,37 \pm 5,79$ . A relação trófica do zooplâncton com as bactérias, sugerida no conceito do microbial loop não foi demonstrada.

Com base nos resultados parciais obtidos sobre o zooplâncton em geral, uma pesquisa mais pontual foi realizada e os resultados são apresentados no Capítulo 5. Duas espécies de cladóceros foram mantidas em garrafas plásticas transparentes submersas no lago Catalão. As garrafas estiveram tampadas com redes de  $60 - 30$  e  $10\mu\text{m}$  que permitiam o intercâmbio de partículas do seston no meio externo. O crescimento populacional e o comportamento isotópico foram analisados, achando que as populações das duas espécies cresceram melhor na fração de seston  $<30\mu\text{m}$  e que só no caso da fração  $<10\mu\text{m}$ , se apresentou um enriquecimento de  $^{13}\text{C}$  e  $^{15}\text{N}$ , sugerindo uma participação relevante de carbono bacteriano. Todavia, o crescimento populacional nessa fração do seston foi negativo depois do sexto dia do experimento, o que sugere que essa fonte de carbono pode ser uma alternativa trófica por breves períodos de tempo.

No Capítulo 6, o papel específico das bactérias heterotróficas, como componente principal da alça microbiana foi estudado, achando que a fonte de carbono destes microorganismos é principalmente as macrófitas aquáticas tipo C4. Só no detrito há evidência do fluxo deste carbono, pelo que foi considerado que é principalmente respirado para a atmosfera e reciclado no sistema.

Em geral a análise integrada de todos os componentes da rede trófica planctônica nos três compartimentos estudados, apresenta uma participação irrelevante da alça microbiana no fluxo de carbono para níveis tróficos

superiores, representados nesta pesquisa pelos cladóceros, copépodos, larvas de peixes e insetos.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Almeida F.F. 2008. Fitoplâncton de um lago de inundação amazônico (lago Catalão, Amazonas – Brasil): estrutura da comunidade, flutuações espaciais e temporais. Dissertação de Mestrado. Biologia de Água Doce e Pesca Interior. INPA/UFAM. Manaus, AM. Brasil.

Amon, RMW; Benner, R. 1996b. Photochemical and microbial consumption of dissolved organic carbon and dissolved oxygen in the Amazon River system. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 60(10): 1783-1792.

Amon, RMW; Benner, R. 1996a. Bacterial utilization of different size classes of dissolved organic matter. *Limnol. Oceanogr.* 41(1): 41-51.

Anesio, AM; Abreu PC; Esteves FA. 1997. Influence of the Hydrological Cycle on the Bacterioplankton of an Impacted Clear Water Amazonian Lake. *Microbial Ecology*, 34(1).

Araujo-Lima, C. A. R. M.; Forsberg, B. R.; Victoria, R. & Martinelli, L. A. 1986. Energy sources for detritivorous fishes in the Amazon. *Science* 234: 1256-1258.

Azam, F; Fenchel, T; Field, JG; Gray, JS; Meyer-Reil, L.A.& Thingstad, F. 1983.

Azam F, Fenchel T, Field JG, Gray JS, Meyer-Reil LA, Thingstad F. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine ecology progress series*. Oldendorf. Vol. 10, No. 3, pp. 257-263.

Bastviken, D., J. Ejlertsson, I. Sundh, and L. Tranvik. 2003. Methane as a source of carbon and energy for lake pelagic food webs. *Ecology* 84: 969-981.

Benedito-Cecilio, E.; Araujo-Lima, C.; Forsberg, B.R.; Bittencourt, M.M. & Martinelli, L.C. 2000. Carbon sources of Amazonian fisheries. *Fisheries Management and Ecology*, 7(4): 305-314.

Brito, J. G. 2006. Influência do pulso de inundação sobre variáveis limnológicas de um lago de várzea da Amazônia Central, lago Catalão. Dissertação. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus: 191pp.

Burkhardt S, Riebesell U, & I. Zondervan. 1999. Effects of growth rate, CO<sub>2</sub> concentration, and cell size on the stable carbon isotope fractionation in marine phytoplankton. *Geochim. Cosmochim Acta* 63: 3729-3741.

Brandorff, G.O.; Andrade, E.R. 1978. The relationship between the water level of the Amazon River and the fate of the zooplankton population in lago Jacaretinga, a várzea lake in the Central Amazon. *Studies on neotropical Fauna and Environment*, 13: 63-70

Boëchat, I; Gianni, A. 2008. Seasonality affects diel cycles of seston biochemical composition in a tropical reservoir. *Journal of Plankton Research*, v. 30, n. 12, p. 1417-1430, 2008.

Burns, C. W., and M. Schallenberg. 2001. Calanoid copepods versus cladocerans: Consumer effects on protozoa in lakes of different trophic status. *Limnology and Oceanography* 46: 1558-1565.

Brooks, J.L & S.I. Dodson. 1965. Predation, body size and composition of plankton. *Science*, v. 150, p. 28-35.

Calbet, A.; Saiz, E. 2005. The ciliate-copepod link in marine ecosystems. *Aquat. Microb. Ecol.* 38: 157–167.

Calheiros, D.F. 2003. Influência do pulso de inundação na composição isotópica ( $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ ) das fontes primárias de energia na planície de inundação do rio Paraguai (Pantanal – MS). Tese de Doutorado. USP - Centro de Energia Nuclear na Agricultura, 164p.

Caraballo, P. 1992. História de vida e dinâmica populacional de *Daphnia gessneri* e *Ceriodaphnia cornuta* (Crustácea-Cladóceras) no Lago Calado. AM. Brasil. Dissertação de Mestrado, Pós-graduação INPA/FUA, Manaus, AM. Brasil.

Caraballo, P. & E. Hardy. 1995. Fluctuación diaria de las poblaciones de *Daphnia gessneri* HERBST y *Ceriodaphnia cornuta* SARS (Crustacea – Cladocera) en el lago Calado (Amazonas, Brasil). *Boletín Científico INPA*, Bogotá, Colombia. v. 1, n. 3, p. 79-96.

Carvalho, M.L. 1983. Efeitos da flutuação do nível da água sobre a densidade e composição do zooplâncton em um lago de várzea da Amazônia, Brasil. *Acta Amazonica*, *Acta Amazonica*, *Acta Amazonica*, *Acta Amazonica*, *Acta Amazonica*, v. 13, n. 5-6, p. 715-724.

Cochran-Stafira DL, von Ende, CN. 1998. Integrating bacteria into food webs: studies with *Sarracenia purpurea* inquilines. *Ecology*, 79(3): 880–898

- Coffin RB, Fry B, Peterson BJ, Wright RT. 1989. Carbon isotope composition of estuarine bacteria. *Limnol. Oceanogr.* 34(7): 1305-1310.
- DeNiro MJ, Epstein S. 1981. Influence of Diet on the Distribution of Nitrogen Isotopes in Animals. *Geochimica Et Cosmochimica Acta*, 45(3): 341-351
- Diehl, S. 2002. Phytoplankton, light, and nutrients in a gradient of mixing depths: Theory. *Ecology* 83: 386–398.
- Engle, D., and J. M. Melack. 2000. Methane emissions from an Amazon floodplain lake: Enhanced release during episodic mixing and during falling water, *Biogeochemistry*, 51, 71–90.
- Esteves, F.A. 1998. *Fundamentos de Limnologia*. 2. ed. Rio de Janeiro: Ed. Interciência. 602pp.
- Fantin-Cruz, I., S. Loverde-Oliveira and P. Girard. 2008. Caracterização morfométrica e suas implicações na limnologia de lagoas do Pantanal Norte. *Acta Sci. Biol. Sci. Maringá*, v. 30, n. 2, p. 133-140
- Farjalla VF, Marinho CC, Faria BM, Amado AM, Esteves FA, Bozelli RL, Giroldo, D. 2009b. Synergy of fresh and accumulated organic matter to bacterial growth. *Microb Ecol* 57:657–666
- Farjalla VF.; Amado, AM.; Suhett, AL.; Meirelles-Pereira, F. 2009a. DOC removal paradigms in highly humic aquatic ecosystems. *Environ Sci Pollut Res.*, 16:531–538
- Fearnside, P.M. 1995. Hydroelectric dams in the Brazilian Amazon as sources of 'greenhouse' gases. *Environmental Conservation* 22(1): 7-19.
- Fenchel T. 1988. Marine plankton food chains. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 19-38.
- Ford, P., P. Boon and K. Lee. 2002. Methane and oxygen dynamics in a shallow floodplain lake: the significance of periodic stratification. *Hydrobiologia* 485: 97-110.
- Golterman, H. L.; Clymo, R. S. & Ohnstad. A. M.; 1978. *Methods for physical and chemical analysis of fresh waters*. IBP Handbook no 8, 2o ed. Blackwell Publications, Oxford., 213p.
- Guerrero R, Berlanga M. 2004. La Ecología Microbiana se hace mayor de edad. *Boletín informativo de la Sociedad Española de Microbiología*, No. 34.

- Gulati R.; De Mott W. (1997). The role of food quality for zooplankton: remarks on the state-of-the-art, perspectives and priorities. *Freshwater Biology*, 38, 753–768.
- Hamilton, S.K.F. 1990. Zooplankton abundance and evidence for its reduction by macrophyte mats in two Orinoco floodplain lakes. *J. Plankton Res.*, v. 12, n. 2, p. 345-363.
- Hardy, E.R. 1980. Composição do zooplâncton em cinco lagos da Amazônia Central. *Acta Amazonica* 10: 577-608.
- Hardy, E.R.; Robertson, B.; Koste, W. 1984. About the relationship between the zooplankton and fluctuating water levels of Lago Camaleão, a Central Amazonian várzea lake. *Amazoniana*, v. 9, n. 1, p. 43-52.
- Junk W.J.; Bayley P.B. & Sparks, R.E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 106: 110-127.
- Kankaala, Paula, Sami Taipale, Jonathan Grey, Eloni Sonninen, Lauri Arvola, and Roger I. Jones. 2006. Experimental  $^{13}\text{C}$  evidence for a contribution of methane to pelagic food webs in lakes. *Limnology and Oceanography*. Vol 51, No. 6: 2281-2827.
- Keppeler, E.C. 2003. Comparative study of the zooplankton composition lacustrine ecosystems in Southwestern Amazonia. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, Maringá, v. 25, no. 2, p. 467-477.
- Leggett, M.F.; Servos, M.R.; Hesslein, R.; Johannsson, O.; Millard, E.S.; Dixon, D.G., 1999. Biogeochemical influences on the carbon isotope signatures of Lake Ontario biota. *Can.J. Fish. Aquat. Sci.* 56, 2211–2218.
- Lehmann, M. F., S. M. Bernasconi, J. A. McKenzie, A. Barbieri, M. Simona; Veronesi, M. 2004. Seasonal variation of the  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  of particulate and dissolved carbon and nitrogen in Lake Lugano: Constraints on biogeochemical cycling in a eutrophic lake. *Limnology and Oceanography* 49: 415-429.
- Leite, R; Silva, J.V.; Freitas, C.E. 2006. Abundância e distribuição das larvas de peixes no Lago Catalão e no encontro dos rios Solimões e Negro, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica*, 36(4): 557 - 562
- Lesack LF. 1988. Mass balance of nutrients, major solutes and water in an Amazon floodplain lake and biogeochemical implications for the Amazon Basin. PhD. Dissertation. University of California, 494p.

- Lewis Jr. W.M. 1996. Tropical lakes: how latitude make a difference. 43-64. In F. Schiemer & K.T. Boland (eds.) 1996. Perspectives in Tropical Limnology. Academic Publishing bv, Amsterdam, The Netherlands.
- Lewis Jr W, Hamilton SK, Rodriguez M, Saunders JF III, & M. Lasi. 2001. Foodweb analysis of the Orinoco floodplain based on production estimates and stable isotope data. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 20(2):241–254
- Lindholm, M. and D.O. Hessen. 2007. Zooplankton succession on seasonal floodplains: surfing on a wave of food. *Hydrobiologia*, 592:95–104
- Lyndeman RL. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23:399-418.
- Marty J, Planas D. 2008. Comparison of methods to determine algal  $\delta^{13}\text{C}$  in freshwater. *Limnol. Oceanogr.: Methods* 6, 51–63
- Martinelli LA, Victoria RL, Matsui E, Forsberg BR, Mozeto AA. 1988. Utilização das variações naturais de  $\delta^{13}\text{C}$  no estudo de cadeias alimentares em ambientes aquáticos: princípios e perspectivas. 1988. *Acta Limnol. Brasil*. Vol 11: 859 – 882.
- Matthews, B. 2005. Food web ecology of zooplankton communities in lakes. University of Victoria, PhD Thesis.
- Matthews, B; Mazumder, A. 2005b. Temporal variation in body composition (C:N) helps explain seasonal patterns of zooplankton  $\delta^{13}\text{C}$ . *Freshwater Biology* 50: 502-515.
- Matthews, B; Mazumder, A. 2005c. Consequences of large temporal variability of zooplankton  $\delta^{15}\text{N}$  for estimates of fish trophic variation. *Limnology and Oceanography* 50: 1404-1414.
- Matthews, B; Mazumder, A. 2006. Habitat specialization and the exploitation of allochthonous carbon by zooplankton. *Ecology* 87: 2800-2812.
- Müller-Navarra, D.C.; Brett, M.; Park, S.K.; Chandra, S.; Ballantyne, A.P; Zorita, E.; Goldman, C.R. (2004) Unsaturated fatty acid content in seston and tropho-dynamic coupling in lakes. *Nature*, 427, 69–72.
- Mazumder, A., 1994. Patterns of algal biomass in dominant odd- vs. even-link lake ecosystems. *Ecology* 75:1141–1149.

- Nuñez-Avellaneda, M. 2005. Fitoplâncton en ecosistemas acuáticos de la cuenca del río Putumayo (Amazonia Colombo Peruana). Disertación de Maestría en Estudios Amazónicos. Universidad Nacional de Colombia, Sede Leticia. 96p.
- Oevelen, D.; Middelburg JJ.; Soetaert K.; Moodley L. 2006. The fate of bacterial carbon in an intertidal sediment: Modeling an in situ isotope tracer experiment. *Limnol. Oceanogr.*, 51(3), 1302–1314
- Oliveira AC. 2003. Isótopos estáveis de C e N como indicadores qualitativo e quantitativo da dieta do tambaqui (*Colossoma macropomum*). Tese doutorado. Universidade de São Paulo. Brasil.
- Oliveira, P.J., E.J. da Rocha; G. Fisch, B. Kruijt and J.B. Ribeiro. 2004. Efeitos de um evento de friagem nas condições meteorológicas na Amazônia: um estudo de caso. *Acta Amazonica*, Vol. 34 (4): 613 - 619
- Oliveira, A.C.; Soares, M.G.; Martinelli, L.; Moreira, M.Z. 2006. Carbon sources of fish in an Amazonian floodplain lake. *Aquat. Sci.* 68: 229–238
- Perga ME, Kainz M, Matthews B, Mazumder A. 2006. Carbon pathways to zooplankton: insights from the combined use of stable isotope and fatty acid biomarker. *Freshwater Biology* 51: 2041–2051
- Phillips D, Seth A, Newsome D, Gregg J. 2005. Combining sources in stable isotope mixing models: alternative methods. *Oecologia* 144: 520–527
- Pinilla, G. A. 2006 Vertical distribution of phytoplankton in a clear water lake of Colombian Amazon (Lake Boa, Middle Caquetá ) *Hydrobiologia*. 568:79–90.
- Pomeroy LR. 1974. The ocean food web, a changing paradigm. *BioScience* 24: 499-504.
- Pomeroy, L.R.; Williams, P.J.; Azam, F.; Hobbie, J.E. 2007. The microbial loop. *Oceanography*, v.20, n.2, p.28-33.
- Popp, B.N., Laws, E.A., Bidigare, R.R., Dore, J.E., Hanson, K.L., Wakeham, S.G., 1998. Effect of Phytoplankton Cell Geometry on Carbon Isotopic Fractionation. *Geochim. Cosmochim. Acta* 62, 69–77.

- Rejas, D.; Declerck, S.; Auwerkerken, J.; Tak, P.; Meester, L. 2005. Plankton dynamics in a tropical floodplain lake: fish, nutrients, and the relative importance of bottom-up and top-down control. *Freshwater Biology* 50: 52–69
- Rietzler, AC; Tundisi, JG.; Matsumura-Tundisi, T. 2002. Life cycle, feeding and adaptive strategy implication of the co-occurrence of *Argyrodiaptomus furcatus* and *Notodiaptomus iheringi* in Lobo-Broa reservoir (SP, Brazil). *Braz. J. Biol.*, v. 62, no. 1, p. 93-105.
- Richey JE; Melack JM; Aufdenkampe AK; Ballester VM; Laura LH. 2002. Outgassing from Amazonian rivers and wetlands as a large tropical source of atmospheric CO<sub>2</sub>. *Nature* 416: 618-620.
- Silva, J.V.V. 2004. A utilização da microfauna associada a vegetação inundada, pelas larvas de peixes na Amazônia Central. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia-Universidade Federal do Amazonas. Manaus, AM. Brasil.
- Sieburth J.M.C.N, Smetacek V, Lenz J. 1978. Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnology and Oceanography*, 23, 1256–1263.
- Smyntek, P.M., M. A. Teece, K. L. Schulz, and S.J. Thackeray. 2007. A standard protocol for stable isotope analysis of zooplankton in aquatic food web research using mass balance correction models. *Limnol. Oceanogr.*, 52(5), 2135–2146
- Thomaz, S. M., L.M. Bini and R.L. Bozelli. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* (The Hague), Holanda, v. 579, p. 1-13.
- Tranvik, L.J. 1992. Allochthonous dissolved organic matter as an energy source for pelagic bacteria and the concept of the microbial loop. *Hydrobiologia* 229: 107–114.
- Trevisan, G.; Forsberg, BR. 2007. Relationships among nitrogen and total phosphorus, algal biomass and zooplankton density in the central Amazonia lakes. *Hydrobiologia*, 586:357–365
- Twombly, S.; Lewis JR., W. M. 1987. Zooplankton abundance and species composition in Laguna la Orsineria, a Venezuelan floodplain lake. *Arch. Hydrobiol. Suppl.*, v. 79, n. 1, p. 87-107.

- Twombly S, Lewis WM Jr. 1989. Factors regulating cladoceran dynamics in a Venezuelan floodplain lake. *Journal of Plankton Research* 11: 317 – 333
- Vander Zanden, M.J., Rasmussen, J.B., 1996. A trophic position model of pelagic food webs: impact on contaminant bioaccumulation in lake trout. *Ecological Monographs* 66, 451-477.
- Wichman, A.; Garcia-Davila, C.; Hardy, E.; Robertson, B. 2002. Composição do Zooplâncton em diferentes ambientes do Lago Camaleão, na Ilha da Marchantaria, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica*, Manaus, v. 32, n. 2, p. 339-347.
- Waichman, A.V. 1996. Autotrophic carbon sources for heterotrophic bacterioplankton in a floodplain lake. *Hydrobiologia* 341: 27–36.
- Wallace, A.R. 1889. A narrative of travels on the Amazon and Rio Negro. Second Edition. Ward, Lock and Co. London.
- Wantzen KM, Machado FA, Voss M, Boriss H, Junk WJ. 2002. Flood pulse-induced isotopic changes in fish of the Pantanal wetland, Brazil. *Aquatic Sciences* 64: 239–251.
- Wetzel, R.G. *Limnology: Lake and River Ecosystems*. San Diego: Academic Press, 2001.
- Winemiller KO. 2004. Floodplain River Food Webs: Generalizations and Implications for Fisheries Management. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Regional Office for Asia and the Pacific; Mekong River Commission (MRC), Fisheries Programme (FP) Editor: Robin L. Welcomme; T. Petr. 285-310.
- Woese CR, Fox GE. 1977. Phylogenetic structure of the Prokaryotic domain: The primary kingdoms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 74:5,088–5,098.
- Work, K., Havens, K. Sharfstein, B. & East, T. 2005. How important is bacterial carbon to planktonic grazers in a turbid, subtropical lake?. *Journal of Plankton Research* 27(4): 357-372.
- Wylie, J.; Currie, D. 1991. The relative importance of bacteria and algae as food sources for crustacean zooplankton. *Limnology and Oceanography*, 36(4): 708-728.
- Yoshioka, T., Wada, E. & Hayashi, H. 1994. A stable isotope study on seasonal food web dynamic in an eutrophic lake. *Ecology* 75(3): 835-846.