

**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA
UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS - UFAM**

Fontes autotróficas de energia para peixes do canal principal e quelônios ao longo da bacia do médio rio Negro, Amazônia – Brasil

Mario J. F. Thomé de Souza

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais do convênio INPA/UFAM, como parte dos requisitos para o título de Doutor em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, área de concentração em ECOLOGIA.

MANAUS – AM
2005

**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA
UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS - UFAM**

**Fontes autotróficas de energia para peixes do canal
principal e quelônios ao longo da bacia do médio
rio Negro, Amazônia – Brasil**

Mario J. F. Thomé de Souza

Orientador: Bruce R. Forsberg, PhD.

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais do convênio INPA/UFAM, como parte dos requisitos para o título de Doutor em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, área de concentração em ECOLOGIA.

Fontes financiadoras: CNPq-PRONEX (Processo nº. 466098/2001-4)

MANAUS – AM
2005

Ficha Bibliográfica:

Mario J. F. Thomé-Souza

Fontes autotróficas de energia para peixes do canal principal e quelônios ao longo da bacia do médio rio Negro, Amazônia – Brasil./

Thomé-Souza, Mario J. F. - Manaus, 2005.

78p. : il

Tese de Doutorado - INPA/UFAM

1. Peixes bentônicos; 2. Grandes bagres; 3. Isótopos estáveis de carbono;
4. Cadeia trófica; 5. Produção primária; 6. Quelônios.

CDD 19. ed. 597.05

Sinótese:

Foram investigados os conteúdos estomacais para os animais e a composição isotópica do carbono 13 no tecido dos principais organismos aquáticos que habitam o canal principal do médio rio Negro. Entre os organismos estão, algas perifíticas, fitoplânctônicas, folha que caem da floresta de igapó, peixes bentônicos, grandes bagres e duas espécies de quelônios. Os resultados indicam que a principal fonte de energia para os peixes do canal são as algas, enquanto para os quelônios predomina a floresta de igapó.

Palavras – chaves: 1. Peixes bentônicos; 2. Grandes bagres; 3. Isótopos estáveis de carbono; 4. Cadeia trófica; 5. Conteúdo estomacal; 6. Produção primária.; 7. Mercúrio.

Lucieyde minha esposa e aos meus filhos João Victor e Mariana,

dedico

“Detritus can represent a significant mass resource of previously fixed but recycled carbon in inorganic forms that are available to phytoplankton for fixation and transfer through the grazer food web” (J. R. Keough; C. A. Hagley; E. Ruzicki and M. Sierszen).

AGRADECIMENTOS

Meus sinceros agradecimentos às pessoas e instituições que contribuíram para que este trabalho fosse realizado:

-Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA pelo programa de pós-graduação.

-A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Capes, por 34 meses de bolsa de estudo.

-A Universidade Federal do Amazonas, pelo uso dos Laboratórios de Ictiologia (Depesca/FCA) e Citologia (ICB) e a Universidade Federal do Pará, Campus de Santarém pelo uso do Laboratório de Biologia Aquática.

-Ao CENA/USP pelas análises realizadas no Laboratório de Ecologia Isotópica.

-Ao Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e Recursos Naturais Renováveis – Ibama, pela licença de captura e transporte do material biológico (processos nº 02005.003430/00-79 e 02005.000114/01-53)

-Ao Dr. Bruce R. Forsberg, pelo exemplo de pessoa e dedicação ao estudo dos ecossistemas aquáticos amazônicos. Além de seu apoio, confiança e orientação, o meu muito obrigado.

-Ao professor Dr. William Magnusson, pelo exemplo de disciplina e dedicação à ecologia, sempre disposto e paciente nas horas de questionamentos.

-Aos Drs. Wilson Jardim (Unicamp), Antônio Barbosa (Ibama-DF) e Jorge Porto (INPA) pelo apoio logístico nas coletas no médio rio Negro.

-Ao Dr. Ning Labbish Chao pelo apoio no seu laboratório e suporte financeiro como coordenador do projeto Mariua: Bases ecológicas, tecnológicas e sócio-econômicas para o manejo sustentável de peixes ornamentais e quelônios na bacia do rio Negro, AM (CNPq-Pronex), cuja tese fez parte do subprojeto de ecossistemas aquáticos no rio Negro.

-Ao Dr. Carlos Araújo Lima *in memoriam* pelas discursões sobre o uso dos isótopos estáveis de carbono nos ecossistemas aquáticos amazônicos. Infelizmente, a sua perda recente e prematua no ápice de sua carreira foi um golpe ao conhecimento ecológico dos sistemas aquáticos neotropicais.

-À Dra. Maria das Graças Pires Sabbayrolles (UFPA/Santarém) por ceder o seu laboratório para as análises de mercúrio; embora o Hg não tenha sido tratado neste trabalho, foi de fundamental importância para determinar a posição trófica dos organismos e espero publicar essas informações em outra oportunidade.

-Ao Dr. Marcelo Moreira (CENA/USP), pelo estágio no laboratório de Ecologia Isotópica e pela disposição em sempre ajudar no recebimento e realização das

análises de carbono. Agradeço também a equipe: Maria Antônia Zambetta Peres, Neusa Maria Agusti e Geraldo de Arruda Junior.

-Ao Dr. Richard Vogt pela companhia em campo e a confiança no estudo em conjunto sobre a ecologia dos quelônios no médio rio Negro.

-A Dra. Ilse Walker e Dr. Oscar Tadeu F. da Costa pelo apoio nos seus laboratórios de Invertebrados Aquáticos e de Citologia, respectivamente, nas análises do conteúdo estomacal.

-A Ana Maria Pés (Pós-Graduação/INPA) pela identificação dos invertebrados aquáticos.

-Aos Advogados Newton Alves de Lima e Leila de Souza por terem me ajudado no momento mais difícil desse estudo em uma batalha judicial contra o Ibama, e que felizmente ganhei a causa. Com isso me proporcionou alta estima e concentração para iniciar a etapa final na conclusão desse trabalho.

-Ao Mário “Sarapó” e esposa dona Graça pela hospedagem e sempre terem me recebido com muito carinho na cidade de Santarém-PA.

-Ao José Reinaldo e Ingra Peleja por terem me apoiado e orientado nas análises de Hg. Agradeço também pelas amostras do seston (fitoplâncton) cedidas para as

análises de carbono sem as quais não teria chegado a uma conclusão satisfatória no estudo isotópico dos organismos autotróficos do rio Negro.

-Ao Cleuder Miranda e Lucas (Projeto Piaba), pelo apoio nos arrastos bentônicos e ao Sandro Torres e Francisco Cardoso nas análises de mercúrio em Santarém.

-Ao Valdely Ferreira Kinupp e Alberto Vicentini, pela identificação das plantas.

-À Rosirene Farias, secretária do laboratório de Sistemas Aquáticos do INPA.

-Aos professores do programa de pós-graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais do convênio INPA/UFAM, em especial aos Drs. Carlos Edwar, Renato Cintra, Célio Magalhães e William Laurance.

-Aos companheiros de pós-graduação do laboratório de sistemas aquáticos do INPA: Carlos Gianini, Fernando Frickman, Maria Cecília, Bruce Marshall, Laorem Belger e em especial a Juliana S. Almeida pela revisão deste trabalho.

-Ao Mauro Ruffino do Provárzea/Ibama por ter compreendido a minha situação colaborando com a disponibilidade do precioso tempo para a finalização desse trabalho.

-Ao Dr. Jaydione L. Marcon, pela correção do português.

-Aos escudeiros do laboratório João Santos, Cláudio Oliveira, José Palheta, João Rocha e a todos que de uma forma ou outra colaboraram para a conclusão desse trabalho, o meu muito obrigado.

SUMÁRIO

	Pg
AGRADECIMENTOS.....	v
LISTA DE FIGURAS.....	xii
LISTA DE TABELAS.....	xiii
RESUMO.....	xiv
ABSTRACT.....	xv
INTRODUÇÃO.....	1
Interação tróficas no canal principal dos rios.....	1
A utilização dos Isótopos estáveis de carbono em sistemas aquáticos de várzea na Amazônia Central.....	3
Estudos tróficos em sistemas aquáticos oligotróficos de águas pretas e claras na Amazônia.....	4
Hipótese nula.....	7
MATERIAIS E MÉTODOS.....	7
Descrição da área de estudo.....	7
Principais grupos de produtores primários na bacia do rio Negro.....	12
Coleta do material biológico.....	13
Preparo das amostras no laboratório para a determinação do $\delta^{13}\text{C}$	15
Cálculo da contribuição relativa da floresta de igapó.....	18
Análise de conteúdo estomacal dos peixes bentônicos.....	18
Produção primária total regional na bacia do médio rio Negro.....	19
Análise estatística.....	20

RESULTADOS.....	21
Isótopos estáveis de carbono nos organismos aquáticos.....	21
Proporção do carbono das plantas Dicotyledonea entre os principais grupos de consumidores.....	24
Análise do conteúdo estomacal de peixes bentônicos.....	26
Cobertura e produção primária aquática regional.....	29
DISCUSSÃO.....	29
$\delta^{13}\text{C}$ nos grupos autotróficos na bacia do rio Negro.....	29
Principal fonte de energia para os peixes do canal.....	33
As assembléias de peixes bentônicos são predadores de invertebrados.....	36
Fontes autotróficas para os quelônios.....	38
Produção primária aquática regional e suas conseqüências.....	40
CONCLUSÕES.....	42
REFERÊNCIAS BIBLIOGRAFICAS.....	43
ANEXO.....	58

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Bacia do rio Negro. Os círculos em branco representam os locais de coleta dos organismos autotróficos (algas e folhas da floresta de igapó). A área selecionada no médio rio Negro é a região onde foi realizada a estimativa de produção primária regional e a coleta dos animais.....8
- Figura 2. Área de coleta dos peixes bentônicos, grandes bagres e quelônios na bacia do médio rio Negro e a classificação da cobertura das áreas de produção primária dos organismos autotróficos.....10
- Figura 3. Cota média mensal no médio rio Negro com o máx e mín do período registrado para a cidade de Barcelos entre os anos de 1967-1998. Modificado de Chao (2001) fonte: CPRM.....11
- Figura 4. Box plots indicam o máx, min e outliers do $\delta^{13}\text{C}$ dos grupos de organismos estudados. As médias estão indicadas verticalmente atravessando os Box e a mediana dentre eles. Os Box indicam que 50% das amostras estão delimitadas entre eles. Os grupos de organismos e o número de indivíduos testados foram: quelônios (21), grandes bagres (23), peixes bentônicos (107), fitoplâncton (seston) (6), perifíton (32) e folhas do igapó (33).....23
- Figura 5. Estimativa média da proporção de carbono oriundo da floresta de igapó nos grupos de consumidores aquáticos estudados no médio rio Negro.....26
- Figura 6. Composição dos itens alimentares encontrados no conteúdo estomacal dos principais grupos de peixes bentônicos que habitam o canal da bacia do médio rio Negro e o número de indivíduos analisados: **Doradidae** (*Leptodoras linnelli*-3; *L. praelongatus*-3; *Stenodoras microstomus*-1; *Nemadoras trimaculatus*-1 e *Hassar* sp.-1), **Sternopygidae** (*Eigemmannia macrops*-4; *E. virescens*-1; *Rabdolichops electrogramus*-2; *R. caviceps*-1), **Rhamphichthyidae** (*Gymnorhamphichthys rosamariae*-2), **Apteronotidae** (*Sternachogiton porcinum*-1; *Apteronotus bonaparte*-2; *Orthosternachus tamandua*-1; *Porotergus campsus*-1; *Sternarchogiton nattereri*-1 e *Sternarchorhynchus curvirostris*-1), **Ageneiosidae** (*Ageneiosus* sp.-2); **Auchenipteridae** (*Pseudopapterus cucuhyensis*-1 e *Centronochlus heckeli*-1); **Engraulidae** (*Lycengraulis* sp.-1) e **Pimelodidae** (*Brachyplatystoma filamentosum*-1; *Bathypotamichthys* sp.-4; *Masteglanis* sp.-3; *Pimelodella cristata*-2; *Pimelodus altipinnis*-3; *Pimelodus altissimus*-2 e *Pimelodus blochii*-2).....28

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1. Produtividade primária (P.P.) por unidade de área dos principais grupos autotróficos na bacia do rio Negro, calculado por diversos autores.....12
- Tabela 2. Resultado da análise de carbono entre os grupos de organismos estudados; (N) número de amostras; ($\delta^{13}\text{C} \pm 1\sigma$) valor médio \pm erro padrão; (Máx) e (Mín) são a amplitude; (%folha) porcentagem de contribuição da floresta e (f) correção realizada nos organismos conforme o nível trófico.....22
- Tabela 3. Cobertura e produção primária aquática regional total calculada para os principais grupos autotróficos baseados em uma área de 96.745 km² no médio rio Negro.....29

RESUMO

O canal principal do médio rio Negro é caracterizado por alta concentração de matéria orgânica dissolvida, baixo nível de nutrientes e produtividade primária. Os principais organismos autotróficos encontrados nesse sistema são fitoplânctons, perifítons e árvores das florestas de igapó. Folhas, frutos e sementes que caem do igapó são responsáveis por 99% da produção primária total regional. O canal principal do rio Negro possui uma diversa assembléia de pequenos e médios peixes bentônicos dominados pelos Gymnotiformes e Siluriformes. Os grandes bagres Siluriformes predadores também são habitantes restrito deste sistema. Por outro lado, os quelônios estão mais associados às áreas marginais aquáticas da floresta de igapó e igarapés. Meu objetivo neste estudo foi identificar a principal fonte de energia que sustenta esses peixes e quelônios nos sistemas aquáticos do médio rio Negro. Para isso utilizei isótopos estáveis de carbono ($\delta^{13}\text{C}$). Análises do conteúdo estomacal também foram realizadas para determinar os elos tróficos entre as espécies na teia alimentar. A hipótese nula testada neste estudo foi de que a floresta de igapó é a principal fonte de energia para esses consumidores. Nossos resultados encontraram valores médios (\pm erro padrão) do $\delta^{13}\text{C}$ de $-30,24 \pm 0,20$ para as folhas da floresta de igapó; $-32,59 \pm 0,68$ para o fitoplâncton e $-38,71 \pm 0,60\%$ para o perifíton. Os valores de $-31,0 \pm 0,4$ para os quelônios; $-33,2 \pm 0,4$ para os peixes bentônicos e $-32,8 \pm 0,4\%$ para os grandes bagres predadores. Estes resultados indicam que os peixes derivam a energia predominantemente das algas e os quelônios da floresta de igapó. O principal elo entre os organismos autotróficos e as assembléias de peixes do canal principal do rio foram os invertebrados aquáticos.

ABSTRACT

The main channel of the middle Rio Negro basin is characterized by high concentrations of dissolved organic matter, low nutrient levels and low primary production. The principal autotrophs in the river system are phytoplankton, periphyton, and flooded-forest (*igapó*) trees. Leaves, fruits and seeds fall from *igapó* forests are responsible for 99% of autotrophic production. The Negro main channel possesses a diverse assemblage of small and medium-sized benthic fish dominated by Gymnotiformes and Siluriformes. Large predatory pimelod catfish also inhabit this system. In contrast, the regional turtles populations are more associated with the aquatic margin of *igapó* forest. The main objective of this study was to identify the autotrophic energy sources of the channel fish and turtles. Stomach content analyses were used to determine trophic links between the autotrophic energy sources and benthic fish assemblage. Natural variations in the stable carbon isotope ratios ($\delta^{13}\text{C}$) of fish and plants were used to identify the energy sources. The hypothesis was that the *igapó* forest, which is characterized by low $\delta^{13}\text{C}$ values, is the principal source of energy for these consumers. Average $\delta^{13}\text{C}$ values (\pm standart error) were: forest leaves -30.24 ± 0.2 ; phytoplankton -32.59 ± 0.68 ; periphyton -38.71 ± 0.6 ; turtles -31.0 ± 0.4 ; benthic fish -33.2 ± 0.4 and large catfish $-32.8\pm 0.4\%$. These results indicate that this fish assemblage derives their energy predominantly from algae, while turtles depend predominantly on energy derived from the *igapó* forest. Aquatic invertebrates were the main energy transfer link between the plant autotrophs and fish communities which inhabit the main channel of the Rio Negro basin.

INTRODUÇÃO

O estudo das relações tróficas entre os seres vivos é a base para entender como os ecossistemas funcionam (Lindeman, 1942). A produção primária das plantas é a fonte energética de praticamente todas as redes alimentares, sustentando assim, quase todos os organismos nos níveis tróficos superiores. Desta forma, um passo fundamental no estudo das cadeias alimentares é a identificação das plantas que iniciam o fluxo de energia.

Interação tróficas no canal principal dos rios

Estudos sobre as cadeias alimentares nos canais principais dos rios da Amazônia ainda não foram realizados. Os canais principais são conhecidos por possuírem baixa produtividade biológica (Vannote *et al.*, 1980; Lundberg *et al.*, 1997), quando comparados aos tributários menores e às áreas marginais da planície de inundação (Junk *et al.*, 1989; Bayley & Petrere, 1989; Bayley, 1989). A menor produtividade primária encontrada nesses canais se deve a vários fatores, como o rápido fluxo de água e a reduzida disponibilidade de luz. Mas, isto não significa que esses ambientes sejam desprovidos de peixes residentes. No fundo destes canais, até 10 m de profundidade, encontra-se uma rica fauna de peixes bentônicos de pequeno e médio porte representados, principalmente, pelas ordens Gymnotiformes e Siluriformes (Steinbach, 1970; Lopez-Rojas *et al.*, 1984; Barletta, 1995; Thomé-Souza & Chao, 2004). Os grandes bagres pimelodídeos, com mais de 50 cm de comprimento, com exceção de poucas espécies, também são habitantes restritos aos canais dos rios, sendo estes considerados por Barthem &

Goulding (1997) os principais predadores, juntamente com os botos, de tais ambientes.

Pesquisas realizadas nos canais dos principais rios de águas brancas da Amazônia central mostraram que os grandes bagres alimentam-se principalmente dos cardumes de peixes herbívoros e detritívoros. O jaraqui *Semaprochilodus* spp. e o aracu *Hemiodus* spp. são predados quando saem das áreas marginais para os canais dos rios (Zuanon, 1990; Barthem & Goulding, 1997). Outras presas freqüentemente encontradas no conteúdo estomacal desses bagres são peixes bentônicos. Para a espécie piramutaba (*Brachyplatystoma vaillanti*) este foi o principal recurso alimentar (Barthem & Goulding, 1997).

Por outro lado, o conteúdo estomacal dos peixes bentônicos revelou que os invertebrados aquáticos são o principal item alimentar (Steinbach, 1970; Schwassmann, 1976, Lundberg *et al.*, 1987; Marrero, 1987; Garcia, 1995; Pereira, 1998). O consumo desses invertebrados aquáticos pelos Gymnotiformes ocorre diariamente durante migrações noturnas deste grupo de peixes que se deslocam da zona profunda do canal do rio para as áreas marginais rasas (Steinbach, 1970). Outra zona de alimentação para os peixes bentônicos são os próprios canais, com o transporte de invertebrados provenientes das áreas inundadas (Lundberg *et al.*, 1987).

As análises de conteúdo estomacal, apesar de terem demonstrado aspectos importantes sobre as relações tróficas entre os organismos nos canais dos rios, fornecem pouca informação sobre a contribuição dos produtores primários para o fluxo de energia (Araújo-Lima *et al.*, 1986; France, 1997). Um método alternativo para identificar as fontes autotróficas de energia nas cadeias alimentares é a

análise da variação natural dos isótopos estáveis de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) (DeNiro & Epstein, 1978; Fry & Sherr 1984; Peterson *et al.*, 1985; Genner *et al.*, 2003). Este método é mais eficiente para investigar as relações tróficas entre as plantas e os animais em qualquer nível trófico, pois permite a identificação direta da contribuição das diferentes fontes de energia (Forsberg *et al.*, 1993).

A utilização dos Isótopos estáveis de carbono em sistemas aquáticos de várzea na Amazônia Central

Os resultados da utilização dos isótopos estáveis nos últimos 20 anos na área de várzea da Amazônia central têm revelado aspectos importantes sobre o caminho da energia na teia alimentar. As macrófitas, apesar da contribuição relativa de 45% para a produção primária aquática total (Melack & Forsberg, 2001), são pouco assimiladas pelos herbívoros e detritívoros aquáticos da várzea da Amazônia central (Araújo-Lima *et al.*, 1986; Padovani, 1992; Forsberg, *et al.*, 1993; Leite *et al.*, 2002). A maioria do carbono oriundo deste grupo de planta é assimilada por bactérias que o liberam diretamente para a atmosfera na forma de CH_4 e CO_2 (Waichman, 1996). Em contraste, as algas fitoplanctônicas que contribuem relativamente pouco, apenas 4% da produção aquática total (Melack & Forsberg, 2001), são uma das principais fontes de energia para os peixes juntamente com os frutos e sementes das florestas inundadas (Goulding, 1980; Goulding *et al.*, 1988).

Estudos tróficos em sistemas aquáticos oligotróficos de águas pretas e claras na Amazônia

Na bacia Amazônica a produção primária aquática varia dependendo do tipo de água (clara, preta ou branca). Os resultados de diversos trabalhos mostram que os rios de águas brancas possuem maior quantidade de nutrientes e, por sua vez, maior produtividade biológica (Sioli, 1984; Fittkau *et al.*, 1975; Bayley, 1983; Junk, 1984). Já os sistemas de rios de águas pretas e claras são famosos por apresentarem baixos níveis de nutrientes e produtividade, quando comparados com os de água branca. Ao longo dos rios de águas pretas e claras não se vê, geralmente, grandes bancos de macrófitas aquáticas, restando apenas as algas e floresta de igapó como produtores de energia para esses sistemas. No entanto, o fluxo de energia e os processos que controlam a transferência potencial das fontes autotróficas para os heterotróficos em rios de águas pretas e claras na Amazônia ainda são pouco estudado (Walker, 1987; 1995; Goulding *et al.*, 1988; Walker *et al.*, 1991).

Segundo Goulding *et al.* (1988), no rio Negro, onde predomina o tipo de água preta, grande parte da biomassa das plantas da floresta de igapó entra na cadeia alimentar por meio do ciclo de detrito. Esse resultado baseou-se na análise do conteúdo estomacal dos peixes. Entretanto, o conteúdo estomacal não indica, necessariamente, o que foi assimilado pelo peixe. Além disso, o detrito também é de difícil identificação, consistindo de uma fina estrutura de materiais orgânicos em adiantado estado de decomposição, junto com restos de plantas, fungos, bactérias, protozoários e algas. Goulding *et al.* (1988) concluíram que o detrito possui maior

importância nos estômagos dos peixes durante o período de cheia, enquanto as algas tiveram relevante participação no período de seca.

Marcadores radioativos de fósforo (^{32}P) foram utilizados em bancos de liteira em um igarapé de água preta no baixo rio Negro (Walker *et al.*, 1991). O resultado indicou que a liteira é a principal fonte de energia para os micro e macroorganismos aquáticos que habitam aquele ambiente, incluindo pequenos peixes. Walker (1987) concluiu que os fungos nesses ecossistemas aquáticos do rio Negro possuem função similar ao encontrado em riachos oligotróficos de zona temperada, onde esses organismos apresentam papel chave na decomposição da liteira, possibilitando, a transferência da energia para os níveis tróficos superiores.

Recentemente, Finlay (2001) utilizando isótopos estáveis de carbono, contrapôs esses achados em zonas temperadas e indicou as algas como a principal fonte de energia para os organismos aquáticos de riachos e pequenos canais dos rios. Em contraste, France (1997), com auxílio dos isótopos estáveis, revelou evidências da incorporação de carbono de origem predominantemente terrestre em tecido de peixes em lagos oligotróficos canadenses. Esse resultado contrariou a maioria dos trabalhos que utilizaram essa metodologia, nos quais as algas apareceram como uma das principais fontes de energia para os organismos em diversos tipos de sistemas aquáticos, incluindo estuarinos (Peterson *et al.*, 1985; Peterson *et al.*, 1986), ambientes marinhos (Fry *et al.*, 1983; Camusso *et al.*, 1998), lagos temperados (Keough *et al.*, 1998; Jones & Waldron, 2003), lagos tropicais (Genner *et al.*, 2003), planícies inundadas temperadas (Fisher *et al.*, 2001) e planícies inundadas neotropicais (Araújo-Lima *et al.*, 1986; Hamilton *et al.*, 1992; Forsberg *et al.*, 1993; Maneta *et al.*, 2003). Contudo, isótopos estáveis ainda não

foram utilizados em ecossistemas oligotróficos de águas pretas e claras na Amazônia, essa técnica pode revelar para estes sistemas modelos isotópicos distintos daqueles encontrados nos sistemas relativamente mais produtivos de água branca (Jepsen & Winemiller, 2002).

O presente trabalho teve como objetivo identificar a principal fonte de energia autotrófica para os peixes bentônicos e grandes bagres no canal dos principais tributários de águas pretas e claras no médio rio Negro, e investigar as relações tróficas entre estas espécies. As fontes autotróficas de energia foram identificadas a partir da análise da variação natural dos isótopos estáveis de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) em plantas e animais. Análises do conteúdo estomacal foram realizadas para determinar as prováveis conexões tróficas entre espécies na teia alimentar.

Além dos peixes, duas espécies de quelônios também foram incluídas nas análises. A irapuça, *Podocnemis erythrocephala*, que utiliza os canais para reprodução nas praias e, possivelmente, como via de migração entre as áreas marginais; e o cabeçudo, *Peltocephalus dumerilianus*, que habita exclusivamente os igarapés que drenam as áreas marginais da planície de inundação.

Estimativas das áreas de cobertura e produção dos grupos autotróficos podem ser usadas em conjunto com os dados isotópicos para avaliar a seletividade dos herbívoros e detritívoros na cadeia alimentar. A estimativa da cobertura vegetal pode ser importante na presunção do potencial de contribuição de cada grupo de planta para o fluxo de energia dos consumidores secundários. Todavia, a contribuição real de cada grupo depende de outros fatores, como o valor nutricional das plantas e a seletividade por herbívoros e detritívoros (Forsberg *et al.*, 1993).

Por isso, calculei a produção primária regional de cada grupo autotrófico na área de influência das coletas dos peixes e quelônios ao longo da bacia do médio rio Negro.

Hipótese nula

A hipótese nula deste estudo foi de que a principal fonte de energia para os consumidores é a floresta inundada de igapó, como sugerido nos trabalhos de Goulding *et al.* (1988) e Walker *et al.* (1991). O valor encontrado por este trabalho indica uma produção primária total 99% oriunda da floresta do igapó, conforme resultado abaixo, sugerindo igual valor na contribuição potencial para o fluxo de energia. Presumindo que há uma pequena contribuição de carbono das algas na dieta dos peixes no rio Negro como indicaram Goulding *et al.* (1988) então especulei que os consumidores estudados tenham pelo menos 50% da contribuição do carbono proveniente da floresta de igapó. Dessa forma, esperou-se que as porcentagens médias de carbono da folha para os consumidores fossem maior que 50%.

MATERIAIS E MÉTODOS

Descrição da área de estudo

A bacia do rio Negro (Figura 1), é a maior sub-bacia que compõe a grande bacia Amazônica equivalente a 10% (0,75 milhões km²) da área total (Goulding *et al.*, 1988). Os tributários que nascem nos seus limites ao norte e noroeste drenam as cadeias de montanhas do complexo Parima-Pacaraima e pequenos montes isolados remanescentes do antigo escudo das Guianas, variando entre altitudes de

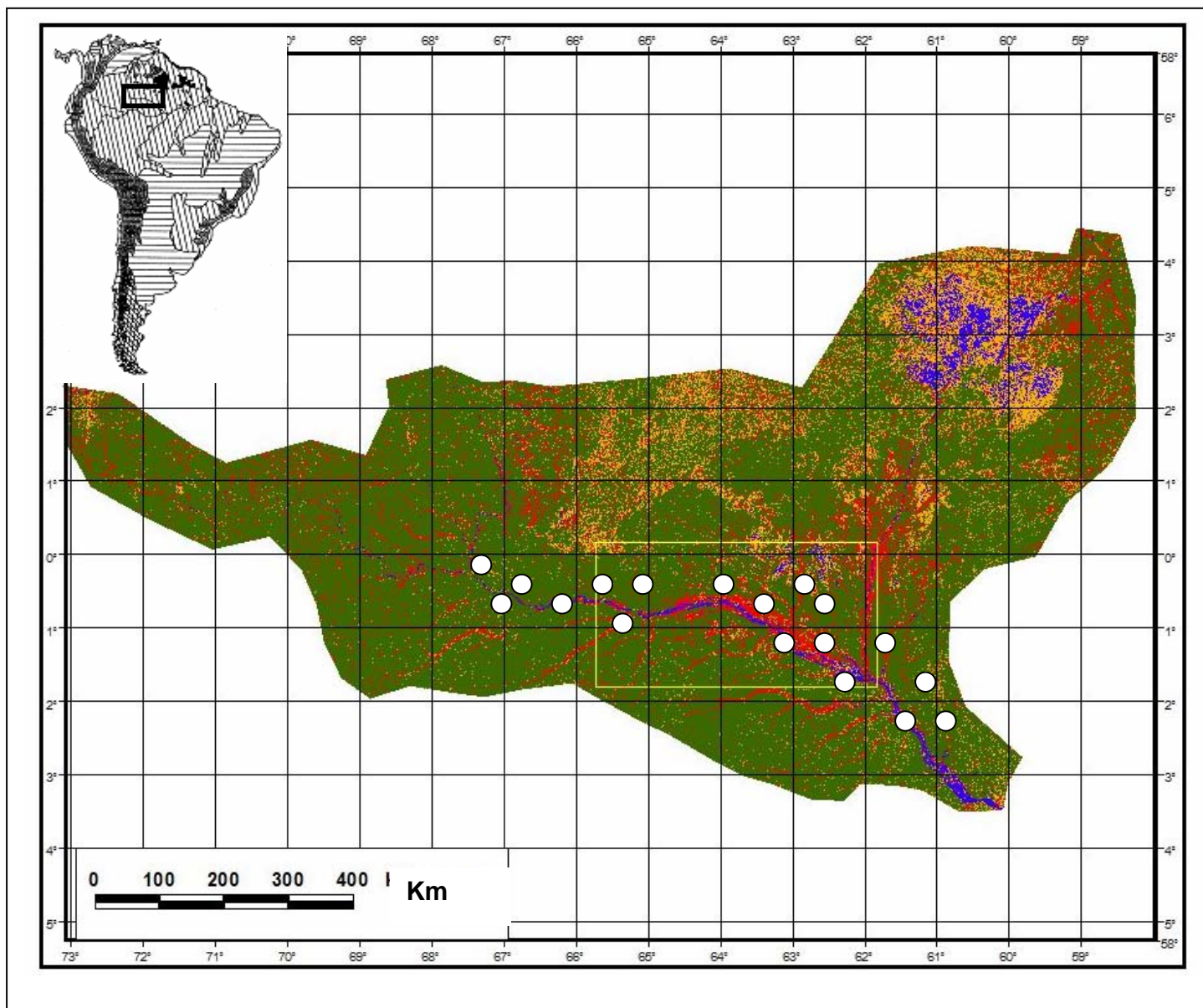


Figura 1. Bacia do rio Negro. Os círculos em branco representam os locais de coleta dos organismos autotróficos (algas e folhas da floresta de igapó). A área selecionada no médio rio Negro é a região onde foi realizada a estimativa de produção primária regional e a coleta dos animais.

1000 a ~3000 m (Reis & Carvalho, 1996). Abaixo dessa zona montanhosa esses tributários atravessam uma vasta planície desaguando no canal principal do rio Negro.

Os principais tributários que descem das montanhas, os rios Branco, Demení, Paduarí e Marauía (Figura 2), carregam sedimentos dessa zona montanhosa no período das chuvas. Neste período, possuem águas do tipo amarelo-barrentas. Entretanto, no período de seca tornam-se transparentes e com pH aproximadamente neutro (Santos *et al.*, 1984). Essa região de drenagem é coberta predominantemente por floresta alta, campina e campo natural (Oliveira, 1929). Uma outra parte dos tributários do rio Negro nasce à oeste, na zona pré-andina da Colômbia, numa região coberta por densa floresta tropical. Já no sul da bacia, os tributários drenam áreas de inter-flúvios de formação terciária da Amazônia central, coberta por florestas tropicais e pequenas áreas de campo natural. Nas duas últimas regiões predominam tributários de águas pretas.

O canal principal da bacia do rio Negro tem características clássicas de um rio de águas pretas com altas concentrações de ácidos húmicos e fulvicos dissolvidos, baixos níveis de nutrientes e conseqüentemente baixa produtividade primária. O pH é ácido, variando entre 3,5 a 5,5, com valores de condutividade elétrica inferiores a $20\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ (Sioli, 1984). O período de inundação no médio rio Negro pode variar de quatro a cinco meses por ano, geralmente, de maio a setembro, sendo que o restante do ano a área alagada encontra-se limitada aos canais dos rios. A variação média da cota do rio Negro na região é de 5 m (Figura 3). A velocidade da correnteza não ultrapassa 2 km/h, com profundidades que

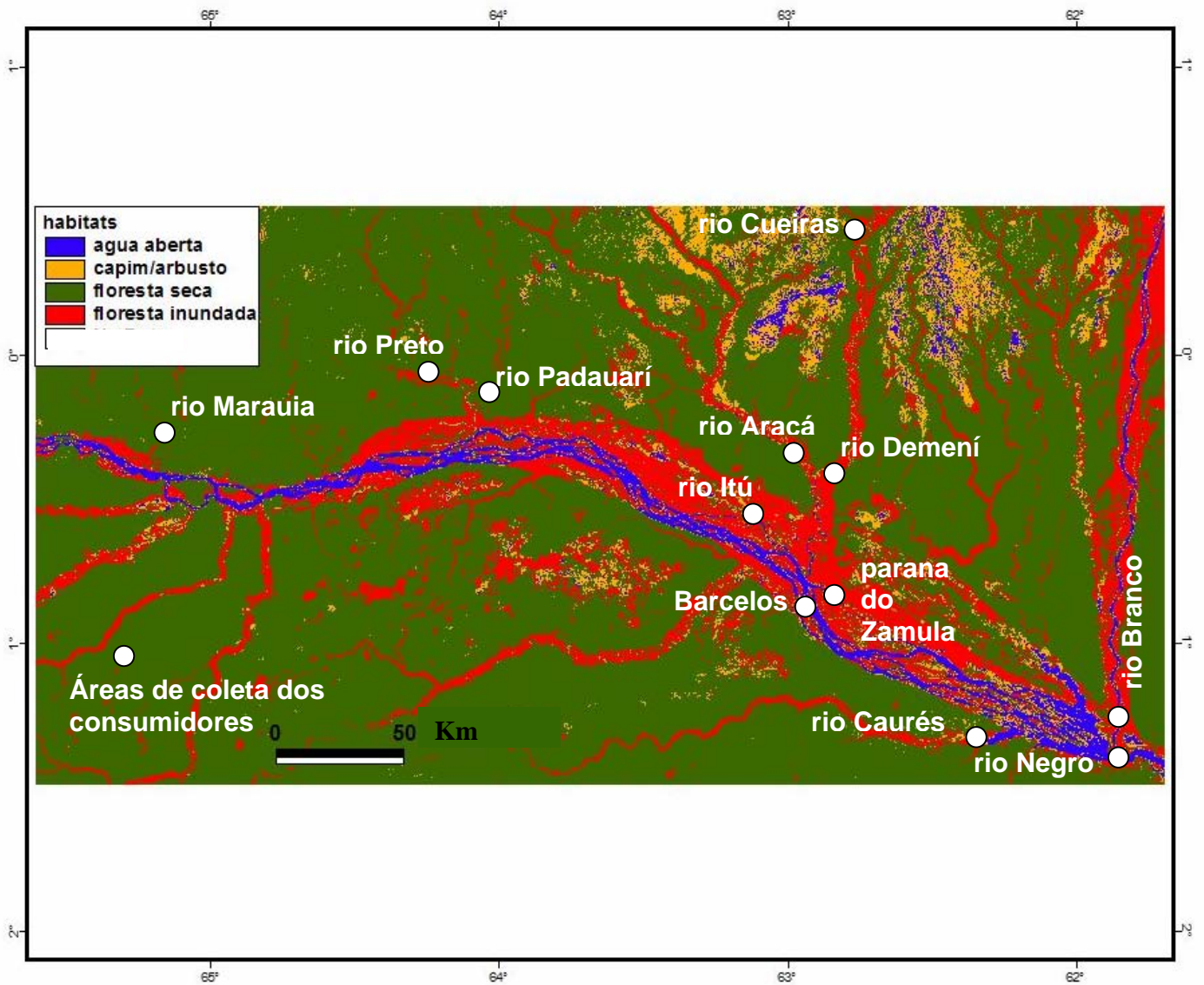


Figura 2. Área de coleta dos peixes bentônicos, grandes bagres e quelônios na bacia do médio rio Negro e a classificação da cobertura das áreas de produção primária dos organismos autotróficos.

variam normalmente no período de seca de 1 a 20 m. O fundo do canal principal e de seus tributários é constituído por areia e material argilo-arenoso, rico em matéria orgânica em decomposição, proveniente da floresta ciliar inundada. Esse material orgânico pode ser encontrado no fundo até 15 m de profundidade. Outros detalhes sobre aspectos físicos, geomorfológicos e limnológicos da bacia do rio Negro podem ser encontrados em Santos *et al.* (1984) e Goulding *et al.* (1988).

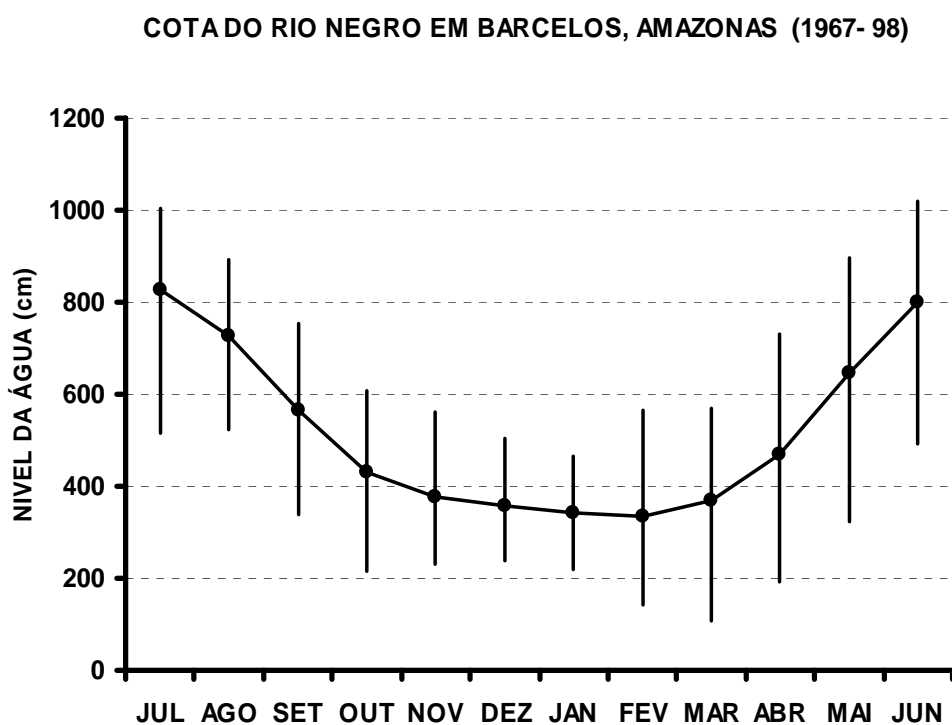


Figura 3. Cota média mensal no médio rio Negro com o máx e mín do período registrado para a cidade de Barcelos entre os anos de 1967-1998. Modificado de Chao (2001), fonte: Companhia de Pesquisas de Recursos Minerais – CPRM.

Principais grupos de produtores primários na bacia do rio Negro

Os principais grupos autotróficos encontrados no sistema são as árvores das florestas de igapó, representada principalmente por Dicotyledonae, e as algas (fitoplâncton e perifíton). Extensos bancos de macrófitas, principalmente *Oriza perennis*, são encontrados no baixo rio Negro ao longo das ilhas que formam o arquipélago das Anavilhanas. No entanto, as macrófitas são ausentes acima da boca do rio Branco com raras exceções em alguns tributários que se originam nas montanhas. Por isso, esse grupo de planta não foi estudado. A liteira que cai da floresta de igapó é o recurso de maior abundância nesse ecossistema (Walker, 1995). Adis *et al.* (1979) calcularam a produção da liteira no igapó do baixo rio Negro em $1,83 \text{ gC}\cdot\text{m}^2\cdot\text{d}^{-1}$, enquanto a produção primária das algas fitoplanctônicas e perifíticas na bacia do rio Negro, calculada por diversos autores, pode ser comparada na Tabela 1.

Segundo Goulding *et al.* (1988), há, aproximadamente, 250 espécies de angiospermas no igapó do baixo rio Negro e a família Leguminosae é a que apresenta maior riqueza de espécies e abundância (Ferreira, 1997). Goulding *et al.* (1988) observaram uma sincronia entre a fenologia da floresta alagada e o pulso de

Tabela 1. Produtividade primária (P.P.) por unidade de área dos principais grupos autotróficos na bacia do rio Negro, calculado por diversos autores.

Grupos autotróficos	P.P. ($\text{gC}\cdot\text{m}^2\cdot\text{d}^{-1}$)	Localidade	Referência:
Fitoplâncton	0,14	lago Cristalino	Devol <i>et al.</i> (1984)
Fitoplâncton	1,44	lago Verde	Alves (1983)
Fitoplâncton	0,06	lago Cristalino	Rai & Hill (1984)
Fitoplâncton	0,096	baixo rio Negro	Schmidt (1976)
Perifíton	1,5	lago Cristalino	Rai & Hill (1984)
Perifíton ($\text{gC}/\text{km rio}$)*	16891,33*	rio Jaú	Dias-Castro (1999)
Floresta de igapó (liteira)	1,83	baixo rio Negro	Adis <i>et al.</i> (1979)

*produção por km de perímetro da floresta inundada de igapó.

inundação. Durante a seca, as árvores do igapó apresentam um período de dois a três meses de forte queda de folhas e posteriormente o crescimento de folhas novas e a sua floração no período de enchente dos rios.

Rai & Hill (1984) estudaram a dinâmica das algas em lagos do baixo rio Negro e observaram alta concentração de fitoplâncton durante o período de seca, enquanto o perifíton teve maior desenvolvimento durante a cheia. O fitoplâncton, representado principalmente por diatomáceas e algas verdes, foi mais abundante em águas abertas em lagos, ocorrendo nos dois primeiros metros de profundidade (Rai & Hill, 1980; Goulding *et al.*, 1988). As algas perifíticas são mais abundantes às margens dos canais de rios e lagos, habitando os primeiros cinco metros da borda da floresta inundada até dois metros de profundidade (Dias-Castro, 1999). As perifíticas estão representadas principalmente por Bacillariophyceae, Rhodophyceae, Chlorophyceae e Cyanophyceae, sendo que a primeira família compõe 55% do perifíton total (Dias-Castro *et al.*, 2003).

Coleta do material biológico

Os organismos aquáticos foram coletados ao longo do canal principal do baixo ao alto rio Negro e nos seus principais tributários (Figuras 1 e 2), em 1997, 1999 e 2001. Por não apresentar diferença isotópica entre folha, fruto e semente (Araujo-Lima *et al.*, 1986) e pela facilidade no processamento das amostras isotópicas preferi a coletar das folhas verdes. As coletas foram realizadas manualmente em indivíduos arbóreos do igapó e as amostras foram armazenadas em sacos plásticos. A amostragem das algas perifíticas foi realizada em colônias,

sendo separadas *in loco* dos detritos e substratos, e posteriormente secas ao sol ou preservadas congeladas até a chegada ao laboratório.

Devido à dificuldade em obter amostras puras as algas fitoplanctônicas não foram coletadas. Porém, seis amostras de seston coletadas em julho de 2001 em ambientes abertos próximos à cidade de Barcelos por J. R. Peleja (Universidade Federal do Pará) foram cedidas para as análises de carbono. Segundo a metodologia descrita por Peleja (2002), a coleta do seston foi realizada com uma rede de plâncton de 40 μm , e as amostras foram concentradas em filtros de vidro (0,47 μm) e pré-queimados (500°C). As amostras de seston possuíam em média 60% de fitoplâncton.

As capturas dos peixes foram realizadas sempre durante o período de cheia utilizando uma rede de arrasto de fundo "otter trawl 16 ft". Os arrastos foram realizados em diversas profundidades dos canais dos rios em 1999 e 2001. As coletas se restringiram ao canal principal em duas localidades (confluência com o rio Branco e no paran do Zamula) e nos principais tributrios do mdio rio Negro: Arac, Demin, Marau, Branco, Caurs, Preto, Cueiras, Itu e Paduar (Figura 2). Os quelnios foram coletados exclusivamente no rio It durante a cheia de 2001 e foram cedidos pelo Dr. R. Vogt (INPA). Os grandes bagres pimeloddeos predadores foram capturados com malhadeiras e, em diversas ocasies, comprados nos mercados do municpio de Barcelos e nos barcos de passageiros provenientes desse municpio em 1999, 2001 e 2002. Embora no foi conhecido o lugar exato das capturas dos peixes comprados, isso no comprometeu a proposta do trabalho, porque esses peixes so migradores, (Barthem & Goulding, 1997), e provavelmente no se restringem a umnico tributrio na bacia estudada. No

entanto, para não termos vícios nas amostras não foram capturados ou comprados indivíduos maiores de 1 m de comprimento, ou abaixo da confluência dos rios Negro e Branco, distante ~300 km acima da confluência dos rios Negro e Solimões, local de possível entrada de grandes bagres provenientes de outros sistemas aquáticos.

Para a análise de isótopos dos animais, foram retirados pedaços de músculo da região lombar e peitoral de peixe e quelônio, respectivamente. Quando a quantidade de amostra de músculo não foi suficiente nas espécies bentônica, devido ao seu tamanho, utilizei mais de um indivíduo. Todo o material animal foi congelado até o processamento no Laboratório de Ecossistemas Aquáticos do INPA (Manaus - AM).

Preparo das amostras no laboratório para a determinação do $\delta^{13}\text{C}$

Para a análise do $\delta^{13}\text{C}$, amostras de peixes, quelônios, folhas, perifíton e seston foram secos em estufa a 50°C. Em seguida o material foi macerado em gral e pistilo de porcelana até se obter um fino pó. Essas amostras foram acondicionadas em frascos de vidro limpos, previamente lavados em ácido (HCl) a 10% e posteriormente enxaguados em água ultra-pura "Milli-Q®". Após a secagem em estufa, os frascos de vidro receberam as amostras dos organismos e foram lacrados com fita teflon. Essa primeira parte do processo foi realizada no INPA.

Para a análise da composição isotópica de carbono, o material processado foi enviado para o Laboratório de Ecologia Isotópica do Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA) em Piracicaba, SP. Nesta análise, 1 mg de amostra foi

queimada a 1700 °C em fluxo contínuo por CF-IRMS (“Continuous Flow – Isotopic Ratio Mass Spectrometry”) em um analisador elementar Carlo Erba (CHN-1110) acoplado ao espectrômetro de massa Finnigan Delta Plus. O CO₂ liberado foi purificado por cromatografia gasosa. As amostras foram realizadas em duplicata para 10% do total com diferença máxima entre as réplicas de ±0,3‰.

A composição isotópica foi expressa através da diferença entre a fração dada pela razão dos isótopos (¹³C/¹²C) da amostra e a razão de um padrão de carbonato de cálcio (PDB, fóssil de *Belemnitella americana* da formação Peedee, EUA) menos um e multiplicado por 1000, de acordo com a fórmula:

$$\delta^{13}\text{C} = \left[\frac{{}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C} \text{ (amostra)}}{{}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C} \text{ (padrão)}} - 1 \right] \times 10^3$$

O teor do isótopo de carbono 13 foi dado por delta (δ) *per mil* (‰) e o valor é, em geral, negativo. No entanto, quando o valor do δ¹³C é alto (menos negativo) significa que a amostra está enriquecida com o isótopo mais pesado (¹³C) em relação ao mais leve (¹²C). Ao contrário disso, quando o valor é baixo (mais negativo) a amostra está fracionada com a depleção do isótopo ¹³C em relação ao ¹²C.

Assim, o uso do δ¹³C como marcador é baseado na hipótese de que o consumidor reflete isotopicamente a sua dieta com o enriquecimento do ¹³C em aproximadamente 1‰ por nível trófico, a partir das fontes autotróficas (Tieszen *et al.*, 1983; DeNiro & Epstein, 1978; Forsberg *et al.*, 1993). Por essa razão, os valores das amostras foram corrigidos dependendo da posição trófica em que se encontrou o organismo. A posição de cada organismo foi determinada com base

nos resultados do estudo de posicionamento trófico que utilizou a concentração de mercúrio (Hg) nos tecidos dos organismos estudados (Thomé-Souza & Forsberg, dados não publicados). Essa metodologia prevê em cada nível trófico uma biomagnificação de 0,097 ppm de Hg no tecido dos organismos em relação ao nível trófico anterior. As plantas que são a base da cadeia alimentar apresentaram média de 0,03 ppm de Hg e a partir daí a estrutura trófica do canal do rio Negro foi classificada com as respectivas faixas de concentração de (Hg): nível 1 – (herbívoro: 0,03 - 0,13 ppm), nível 1,5 – (onívoro: 0,13 - 0,18 ppm), nível 2 – (predador_1: 0,18 - 0,27 ppm), nível 3 – (predador_2: 0,27 - 0,37 ppm) e nível 4 – (predador_3: >0,38 ppm). Assim, o grupo de peixes que se encontra, por exemplo, no nível 4, classificado como predador 3, teve o seu valor do $\delta^{13}\text{C}$ corrigido em -4‰ para efeito de calibração.

Os dados dos isótopos são apresentados com valores médios ± 1 erro padrão ($\delta^{13}\text{C} \pm 1$ ep). A contribuição relativa percentual da energia das folhas (%folha) para a dieta dos peixes bentônicos foi analisada por grupos taxonômicos de modo que abrangesse a maior variedade de guildas. Desta forma, os peixes bentônicos foram analisados por meio das principais famílias que vivem no fundo dos canais no médio rio Negro. Por apresentarem valores distintos de ^{13}C em relação às outras espécies da mesma família, foram analisadas separadamente as espécies bentônicas *Stenodoras microstomus*, *Sternarchogiton porcinum* e *Sternarchella schotti*. Os grandes bagres e quelônios foram analisados por espécie.

Cálculo da contribuição relativa da floresta de igapó

A contribuição relativa da folha da floresta de igapó (Dicotyledonae) para os animais foi calculada a partir da fórmula de balanço de massas:

$$\% \text{folha} = \left\{ \frac{1 - (\delta^{13}\text{C animal} - f - \delta^{13}\text{C folha})}{(\delta^{13}\text{C alga} - \delta^{13}\text{C folha})} \right\} \times 100$$

onde, $\delta^{13}\text{C animal}$ é o valor da composição isotópica que se presume ter misturas de fontes autotróficas nas dietas dos animais, f é o fracionamento isotópico previsto para efeito de calibração da amostra, cujo valor depende do nível trófico que o organismo ocupe, $\delta^{13}\text{C folha}$ é o valor da razão isotópica média da folha da floresta do igapó e $\delta^{13}\text{C alga}$ é o valor da razão isotópica média entre os dois grupos de algas, conforme explicação dada a seguir nos resultados.

Análise de conteúdo estomacal dos peixes bentônicos

Para um melhor entendimento entre as relações tróficas dos organismos, Bayley (1989) e Fisher *et al.* (2001) sugerem a utilização da técnica de isótopos estáveis combinados com a tradicional análise de conteúdo estomacal. Por essa razão, análises do conteúdo estomacal nas principais famílias de peixes bentônicos foram realizadas. Em função da baixa frequência de captura e do fato de quando comprados já se encontravam eviscerados, não foram analisados o conteúdo estomacal dos bagres predadores. Essa análise tradicional teve como objetivo descrever a percentagem dos itens alimentares consumidos pelos principais grupos de peixes bentônicos, durante os períodos de amostragem, e revelar possíveis conexões entre eles e os grupos autotróficos.

Os principais grupos de peixes bentônicos capturados cujos conteúdos estomacais foram analisados incluíram os seguintes grupos: Doradidae, Sternopygidae, Rhamphichthyidae, Apterotonidae, Ageneiosidae, Auchenipteridae, Engraulidae e Pimelodidae. Após a captura os peixes foram fixados em formol a 10%. No laboratório, os estômagos foram retirados e preservados em álcool 70%. A análise foi realizada pela frequência relativa de ocorrência com auxílio de lupas e microscópio, onde o total de alimentos encontrados no estômago foi considerado 100%. As dietas observadas nos estômagos foram classificadas com base nos itens que tiveram pelo menos uma ocorrência. Itens encontrados nos estômagos foram classificados como peixes; pedaços de nadadeira; escama; invertebrados aquáticos; invertebrados terrestres; ovos de insetos; alga; frutos/sementes; material orgânico animal não identificado (MOANI); material orgânico vegetal não identificado (MOVNI) e areia.

Produção primária total regional na bacia do médio rio Negro

A estimativa de cobertura e produção primária total para os grupos autotróficos abrangeu uma área de 96.745 km² no médio rio Negro (Figuras 1 e 2). Presumi que essa área é a região de influência direta dos organismos autotróficos sobre os consumidores amostrados neste estudo. Para o cálculo de cobertura utilizei imagens de radar banda L do satélite JERS-1 (NASDA/MITI) em que foram classificadas em categorias duas classes de habitat: águas abertas e floresta inundada de igapó.

Para determinar a área total de cada habitat contei o número de “pixels” que cobria cada classe de habitat e depois multipliquei pela área de um “pixel” (91 x 91 m). As estimativas de produção diária ($\text{gC}\cdot\text{m}^2\cdot\text{d}^{-1}$) de liteira calculadas por Adis *et al.* (1979); de fitoplâncton (Schmidt, 1976) e de perifíton em gC/km de rio (Dias-Castro, 1999) foram utilizadas para estimar a produção primária regional total. No cálculo do fitoplâncton, excluí os canais dos rios Negro e Branco devido à baixa produtividade desses ambientes. Para o cálculo do perifíton, dividi por dois o perímetro da floresta inundada devido à metade dessa zona ser totalmente sombreada, zona que fica entre a floresta de igapó e a terra firme, onde não há produção desse organismo. Para estimar a produção total anual, multipliquei a produção primária diária da liteira e fitoplâncton por 120 e o perifíton por 60 dias. Esses respectivos períodos ótimos de produção anual foram obtidos de Adis *et al.* (1979), Rai & Hill (1984) e Dias-Castro (1999). Os resultados das estimativas dos organismos autotróficos foram expressos em Teragrama de carbono por ano ($\text{TgC}\cdot\text{ano}^{-1}$) que equivale a 10^{12}gC . Assim, para cada grupo autotrófico a equação de produtividade ficou definida pela seguinte fórmula:

$$\text{Produção primária regional anual total} = \left(\frac{\text{produção}^*}{\text{área}\cdot\text{dia}^{-1}} \right) \times \left(\text{área da cobertura autotrófica} \right) \times \left(\text{dias de produção}\cdot\text{ano}^{-1} \right)$$

* para a liteira da floresta e fitoplâncton utilizei a produção/ m^2 e para o perifíton utilizei a produção/ km de rio

Análise estatística

A hipótese central do trabalho foi testada por meio do método Dunnett a probabilidade ($p < 0,05$). Basicamente, o teste leva em consideração um valor

padrão que é comparada com outras médias (Zar, 1984), neste caso, o valor padrão foi de 50% de contribuição de carbono proveniente da floresta de igapó.

$$H_0 = 50\% \geq \mu\%_{\text{folhaA}}$$

$$H_1 = 50\% < \mu\%_{\text{folhaA}}$$

Onde, 50% é a média padrão ou controle, que presumi contribuir com igual ou maior valor e, $\mu\%_{\text{folhaA}}$ é o valor da percentagem média proveniente da folha do igapó para cada grupo de animal testado.

RESULTADOS

Isótopos estáveis de carbono nos organismos aquáticos

Foram analisadas amostras de 33 indivíduos de plantas Dicotyledonae, 32 de perifíton, 6 de fitoplâncton (seston), 21 de quelônios, 107 de peixes bentônicos e 23 de grandes bagres (Tabela 2). As análises dos peixes bentônicos abrangeram as quatro principais ordens encontradas no fundo dessa zona do canal que incluíram doze espécies de Siluriformes, nove de Gymnotiformes, duas de Perciformes e duas de Clupeiformes. As principais espécies de grandes bagres que habitam esse sistema *Pseudoplatystoma fasciatum*, *Phractocephalus hemiliopterus* e *Brachyplatystoma filamentosum* foram analisadas. No perifíton as Rhodophyceae, representada principalmente pela espécie *Batrachospermum macrosporum*, foram mais abundante nas análises, enquanto no fitoplâncton foram as diatomáceas.

Tabela 2. Resultado da análise de carbono dos grupos de organismos estudados; (N) número de amostras; ($\delta^{13}\text{C} \pm 1\text{ep}$) valor médio \pm erro padrão; (Máx.) e (Mín) são a amplitude; (%folha) porcentagem de contribuição da floresta e (f) correção realizada nos organismos conforme o nível trófico.

Grupos de organismos	N	$\delta^{13}\text{C} \pm \text{ep}$ (‰)	Máx.	Min.	%folha	f (‰)
Peixes bentônicos						
Hypopomidae		-31,07 \pm 0,58	-30	-31,97	83,17	-1,5
<i>Steatogenys elegans</i>	3					
Doradidae		-31,49 \pm 0,56	-29,02	-34,11	72,45	-1,5
<i>Hassar orestis</i>	1					
<i>Leptodoras linnelli</i>	5					
<i>Leptodoras praelongatus</i>	6					
Rhamphichthyidae		-32,02 \pm 0,27	-31,24	-32,38	67,14	-1
<i>Gymnorhamphichthys rosamarie</i>	4					
Pimelodidae		-32,02 \pm 0,59	-29,67	-36,01	66,0	-1,5
<i>Bathpotamichthys</i> sp.	2					
<i>Pimelodus blochii</i>	2					
<i>Pimelodus altissimus</i>	2					
<i>Pimelodella cristata</i>	1					
<i>Masteglanis</i> sp.	3					
Sternarchela schotti	3	-32,69 \pm 1,31	-30,1	-34,35	53,85	-2
Ageneiosidae		-32,77 \pm 0,69	-31,85	-34,12	53,23	-3
<i>Ageneiosus wash</i>	1					
<i>Ageneiosus</i> sp.	2					
Sternopygidae		-32,89 \pm 0,28	-31,93	-34,03	51,1	-1,5
<i>Rhabdolichops</i> sp.	1					
<i>Rhabdolichops electrogramus</i>	2					
<i>Eigenmannia macrops</i>	6					
Apteronotidae		-33,07 \pm 3,23	-28,82	-39,4	62,1	-2
<i>Apteronotus campsus</i>	2					
<i>Apteronotus bonaparte</i>	1					
Scianidae		-33,50 \pm 1,14	-31,55	-35,97	41,17	-1
<i>Plagioscion</i> sp (juvenis)	3					
<i>Pachypops trifilis</i> (juvenis)	1					
Engrualidae		-34,57 \pm 0,77	-33,8	-35,34	20,0	-1,5
Pristigasteridae		-35,07 \pm 0,13	-34,94	-35,2	10,7	-1
<i>Pristigaster cayanus</i>	2					
Sternarchogiton porcinum	4	-36,60 \pm 2,04	-31,12	-41	20,9	-2
<i>Lycengraulis</i> sp.	2					
Stenodoras microstomus	2	-37,39 \pm 2,95	-34,44	-40,33	11,2	-1
Auchenipteridae		-43,07 \pm 0,75	-42,32	-43,82	0,0	-1
<i>Auchenipterus cucuyensis</i>	2					
Grandes Bagres Pimelodidae						
<i>Pseudoplatystoma fasciatum</i>	10	-32,15 \pm 0,41	-30,95	-34,27	61,0	-4
<i>Phractocephalus hemiliopterus</i>	3	-32,25 \pm 1,16	-29,94	-33,51	44,2	-4
<i>Brachyplatystoma filamentosum</i>	10	-33,56 \pm 0,70	-31,00	-38,13	36,4	-4
Quelônios						
<i>Peltocephalus dumerilianus</i>	11	-30,48 \pm 0,27	-29,64	-32,87	92,8	-1
<i>Podocnemis erythrocephala</i>	10	-31,59 \pm 0,76	-29,12	-35,72	71,1	-1
Fonte autotrófica						
Folha do Igapó	33	-30,24 \pm 0,25	-26,35	-33,43		0
Fitoplâncton	6	-32,59 \pm 0,68	-31,33	-35,72		0
Perífiton	32	-38,71 \pm 0,63	-31,09	-45,97		0

O perifíton apresentou o valor médio do $\delta^{13}\text{C}$ mais negativo $-38,7\pm 0,6\text{‰}$, o fitoplâncton (seston) ficou intermediário $-32,6\pm 0,7$ e as plantas dicotiledôneas mais positivo $-30,2\pm 0,2\text{‰}$ (Figura 4). O teste de comparação múltipla LSD indicou diferença significativa entre eles ($p < 0,01$). O valor médio do $\delta^{13}\text{C}$ para os quelônios foi $-31,0\pm 0,4$, para os peixes bentônicos $-33,2\pm 0,4$ e para os grandes bagres $-32,8\pm 0,4\text{‰}$. O teste LSD não indicou diferença dos valores entre os dois grupos de peixes, mas diferença significativa ($p < 0,01$) destes com relação ao valor médio dos quelônios.

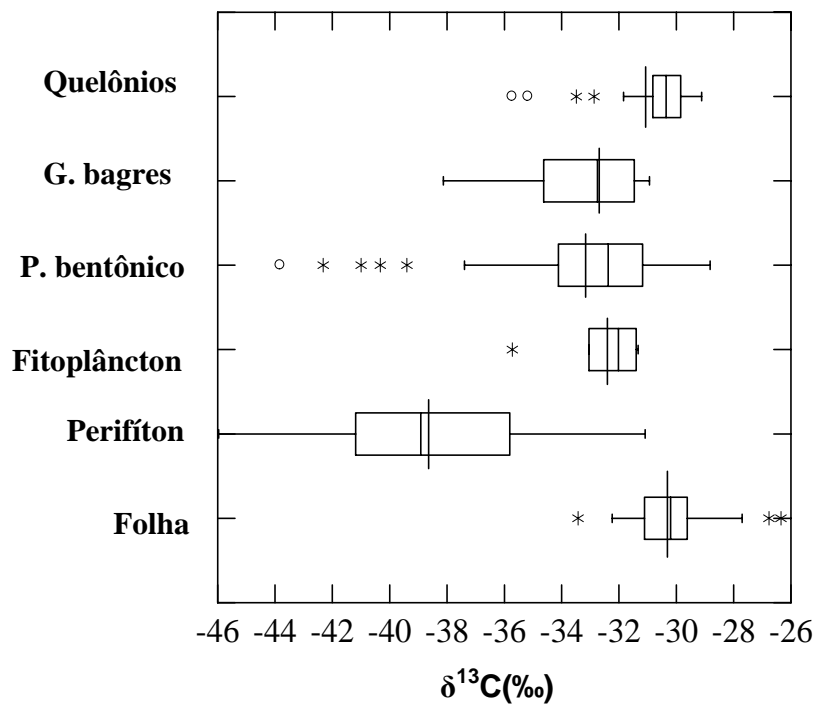


Figura 4. Box plots indica o máx, min. e outliers do $\delta^{13}\text{C}$ dos grupos de organismos estudados. As médias estão indicadas verticalmente atravessando os Box e a mediana dentre eles. Os Box indicam que 50% das amostras estão delimitadas entre eles. Os grupos de organismos e o número de indivíduos testados foram: quelônios (21), grandes bagres (23), peixes bentônicos (107), fitoplâncton (seston) (6), perifíton (32) e folhas do igapó (33).

A comparação entre os heterotróficos e os autotróficos indicou que o valor médio do $\delta^{13}\text{C}$ dos quelônios não diferiram daqueles encontrados para a floresta de igapó e fitoplâncton, mas diferiu significativamente dos encontrados para perifíton ($p < 0,01$). Para os peixes bentônicos e grandes bagres, o valor médio do $\delta^{13}\text{C}$ também não foi diferente do valor médio do fitoplâncton, mas estes diferiram significativamente dos valores observados para floresta de igapó ($p < 0,01$) e perifíton ($p < 0,01$).

Proporção do carbono das plantas Dicotyledonea entre os principais grupos de consumidores

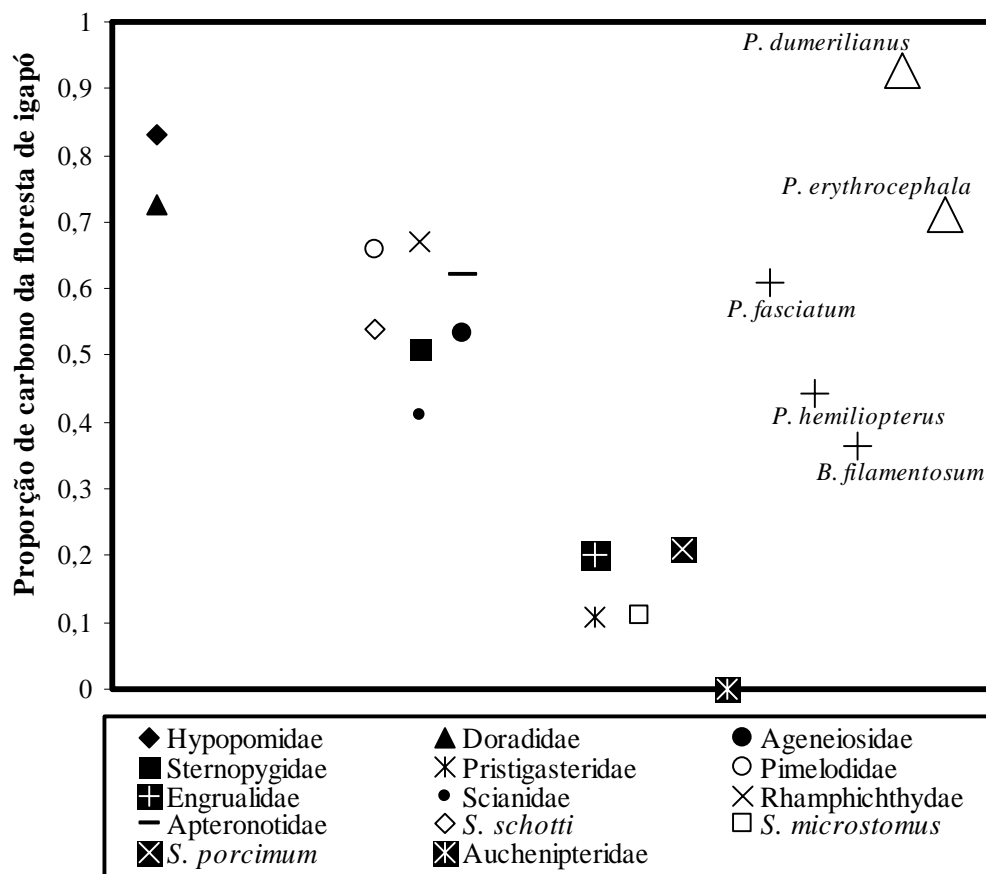
Os valores do $\delta^{13}\text{C}$ das famílias e espécies de peixes bentônicos, grandes bagres predadores e quelônios variaram entre os dois “end-members”, ou seja, as fontes extremas (perifíton e a floresta de igapó). A única exceção foi a família Auchenipteridae que apresentou maior fracionamento do $\delta^{13}\text{C}$, $-43,07 \pm 0,7\%$ (Tabela 2).

O fato do ecossistema estudado apresentar três fontes autotróficas com distintas assinaturas isotópicas do $\delta^{13}\text{C}$, e a maioria dos consumidores terem indicado semelhança ao sinal da fonte intermediária (fitoplâncton), causou dificuldades na interpretação dos resultados, o que não ocorreria se houvesse sinal isotópico nos consumidores semelhante a um desses “end-members”. A limitação na interpretação dos dados foi devida à característica dúbia do resultado. Por exemplo, o valor médio dos consumidores semelhantes à fonte intermediária poderia ser explicado por três possíveis combinações. A primeira sugere a contribuição entre as fontes posicionadas nas extremidades. A segunda seria a

combinação entre as três fontes e a terceira poderia estar realmente indicando maior contribuição da energia proveniente da fonte intermediária.

Assim, a indicação de uma das fontes de algas (perifíton ou fitoplâncton) para o cálculo de balanço de massa com as plantas da floresta do igapó não satisfaria todas essas condições apresentadas anteriormente. Por exemplo, a utilização do valor médio da fonte intermediária que foi o fitoplâncton na equação do balanço de massa minimizaria a contribuição da floresta, ao contrário disso, o perifíton, que foi um dos “end-members”, maximizaria a contribuição da folha do igapó. Então, para minimizar uma possível super estimação de uma fonte para o cálculo da percentagem da contribuição de carbono da floresta de igapó utilizei o valor médio obtido entre os valores do $\delta^{13}\text{C}$ dos dois grupos de algas (fitoplâncton e perifíton), que resultou no valor de -35,65‰.

Com base nesse valor médio entre os grupos de algas encontrei nos 19 grupos de consumidores testados que apenas as espécies de quelônios *Peltocephalus dumerilianus* (92,8%) e *Podocnemis erythrocephala* (71,1%) e duas famílias de peixes bentônicos, Hypopomidae (83,1%) e Doradidae (72,4%) apresentaram proporção significativamente ($p < 0,05$) maior que a hipótese central do trabalho, ou seja, mais de 50% do carbono proveniente da floresta de igapó (Figura 5).



Figur 5. Estimativa média da proporção de carbono oriundo da floresta de igapó nos grupos de consumidores aquáticos estudados no médio rio Negro.

Análise do conteúdo estomacal de peixes bentônicos

No total, foi investigada a dieta de 50 indivíduos distribuídos entre 29 espécies pertencentes a nove famílias que incluíram as ordens Gymnotiformes, Siluriformes e Clupeiformes (Figura 6). O item encontrado com maior freqüência foi o material orgânico animal não identificado (MOANI) variando de 6,1 nos Doradidae a 89,8% nos Auchenipteridae. O segundo item mais freqüente foi o grupo dos invertebrados aquáticos variando de 0,3 a 77,7%, nos Auchenipteridae e Doradidae, respectivamente. A predominância desses dois itens foi comum em todos os

grupos de peixes bentônicos analisados. Todavia, o MOANI parecia ser material protéico de invertebrados aquáticos em adiantado estado de decomposição. Os principais grupos dos invertebrados aquáticos encontrados nas dietas, em percentagem, foram Chironomidae (42,4%), Ephemeroptera (29,6%), Tricoptera (9,6%), Zooplâncton (8,4%), Nematoda (4,5%) e Oligochaeta (3,5%). Neuroptera, Coleoptero, Ácarina e Hemiptera representaram em conjunto <1% da frequência de ocorrência.

Pimelodidae foi à única família a apresentar variados tipos de itens nas dietas, inclusive algas. Isso pode estar indicando que as diversas espécies de peixes analisadas neste grupo pertencem a diferentes guildas tróficas. As espécies analisadas foram *Brachyplatystoma filamentosum* (juvenil, ~20 cm), *Pimelodus* spp., *Masteglanis* sp., *Bathypotamichthys* spp., *Pimelodella cristata* e *Megalonema* sp. Portanto, com base nessa análise tradicional, os peixes bentônicos que habitam os canais no médio rio Negro são essencialmente predadores de invertebrados aquáticos.

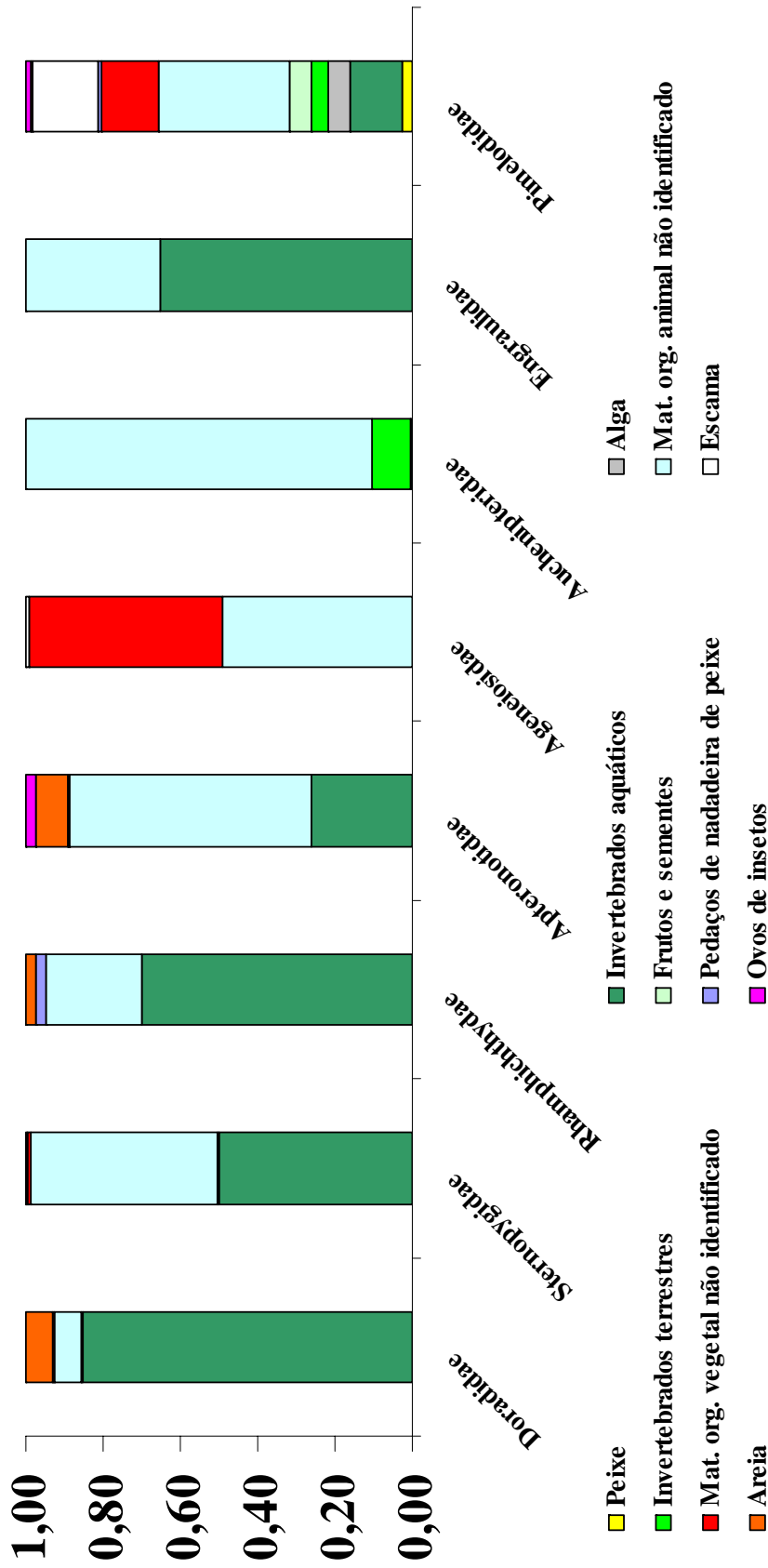


Figura 6. Composição dos itens alimentares encontrados no conteúdo estomacal dos principais grupos de peixes bentônicos que habitam o canal da bacia do médio rio Negro e o número de indivíduos analisados: **Doradidae** (*Leptodoras linnelli*-3; *L. praelongatus*-3; *Stenodoras microstomus*-1; *Nemadoras trimaculatus*-1 e *Hassar* sp.-1), **Sternopygidae** (*Eigemmaia macrops*-4; *E. virescens*-1; *Rabdolichops electrogrammus*-2; *R. caviceps*-1), **Rhamphichthyidae** (*Gymnorhamphichthys rosamariae*-2), **Apterontidae** (*Sternachogiton porcinum*-1; *Apteronoius bonaparte*-2; *Orthosternachus tamandua*-1; *Porotergus campsus*-1; *Sternarchogiton nattereri*-1 e *Sternarchorhynchus curvirostris*-1), **Ageneiosidae** (*Ageneiosus* sp.-2); **Auchenipteridae** (*Pseudopapterus cucuhyensis*-1 e *Centrochilus heckelii*-1); **Engraulidae** (*Lycengraulis* sp.-1) e **Pimelodidae** (*Brachyplatystoma filamentosum*-1; *Bathypotamichthys* sp.-4; *Masteglanis* sp.-3; *Pimelodella cristata*-2; *Pimelodus altipinnis*-3; *Pimelodus altissimus*-2 e *Pimelodus blochii*-2).

Cobertura e produção primária aquática regional

A área ocupada por fitoplâncton e floresta de igapó foi estimada em 908,3 e 14.178,73 Km², respectivamente. O habitat do perifíton foi calculado pelo perímetro em 19.432,5 km de extensão, por este estar habitando a borda da floresta de igapó. Com base nessas coberturas e os dados de produção primária de Adis *et al.* (1979), Dias-Castro (1999) e Hai & Rill (1984), estimei que a floresta de igapó foi responsável por 3,06 TgC·ano⁻¹ (99%) do total da produção primária regional, seguida pelo perifíton 0,02 TgC·ano⁻¹ (0,64%) e pelo fitoplâncton 0,01 TgC·ano⁻¹ (0,36%) (Tabela 3).

Tabela 3. Cobertura e produção primária aquática regional total calculada para os principais grupos autotróficos baseados em uma área de 96.745 km² no médio rio Negro.

Organismo Autotrófico	Cobertura	Produção primária regional total (Tg·ano ⁻¹)	(%)
Fitoplâncton	908,3 km ²	0,0105	0,34
Perifíton	19.432,5 km*	0,0197	0,64
Floresta de igapó (loteira)	14.178,73 km ²	3,0626	99,02
Total		3,0928	

*extensão total de perímetro da floresta inundada de igapó.

DISCUSSÃO

$\delta^{13}\text{C}$ nos grupos autotróficos na bacia do rio Negro

Os resultados do $\delta^{13}\text{C}$ das fontes autotróficas que formam a base da cadeia alimentar nos sistemas oligotróficos da bacia do rio Negro mostraram um padrão distinto na depleção do ^{13}C com relação ao encontrado em ecossistemas inundáveis neotropicais mais produtivos. A principal diferença encontrada foi no sinal isotópico das algas perifíticas. Nos ecossistemas de várzea, o valor isotópico

do perifíton foi mais positivo ($\sim -29\text{‰}$), sobrepondo o sinal das plantas terrestres C_3 e o fitoplâncton foi o grupo mais negativo ($\sim -34\text{‰}$) na base cadeia alimentar (Araújo-Lima *et al.*, 1986; Hamilton *et al.*, 1992; Forsberg *et al.*, 1993, Martinelli *et al.*, 1994; Leite *et al.*, 2002; Oliveira, 2003; Manetta *et al.*, 2003). Neste estudo, no rio Negro, o valor médio do perifíton indicou um sinal de $\sim -39\text{‰}$, enquanto que o fitoplâncton foi de $\sim -33\text{‰}$, apresentando este último valor intermediário entre os “end-members”, neste caso, as folhas terrestres e o perifíton.

Um outro tipo de padrão isotópico foi observado no sistema aquático do Pantanal matogrossense. Naquele ecossistema, ocorreu a sobreposição isotópica de todos os organismos autotróficos estudados, tanto os aquáticos como os terrestres (Calheiros, 2003). Apesar deste fato atípico e do valor bastante negativo do perifíton no rio Negro, de um modo geral, os organismos da base das cadeias alimentares das planícies alagáveis neotropicais possuem valores semelhantes a um padrão isotópico de carbono observado em uma escala global nos corpos de águas continentais (France, 1995a,b).

As plantas terrestres C_3 não apresentam expressiva variação do valor do $\delta^{13}\text{C}$. A razão é a utilização do CO_2 atmosférico ($\sim -8\text{‰}$) como substrato. Assim, as plantas durante a fotossíntese assimilam o ^{12}C , preferencialmente, em detrimento do ^{13}C , e o resultado é o fracionamento ($\sim -21\text{‰}$) do isótopo mais pesado. Todavia, as algas, por utilizarem como substrato o carbono inorgânico dissolvido (CID) do meio aquático, apresentam maior variabilidade no sinal isotópico (Finlay, 2001; France, 1995a,b; Keough *et al.*, 1998)

No rio Negro, o fitoplâncton (seston) não apresentou expressiva variação. Talvez esteja relacionado com o pequeno número de amostras analisadas, variando

o $\delta^{13}\text{C}$ entre -35,72 a -31,33‰. O perífiton mostrou maior variabilidade com valores de -45,97 a -31,09‰.

A maior variabilidades dos organismos autotróficos aquáticos são devidas à turbulência que influencia a resistência de difusão do CO_2 atmosférico na coluna d'água e do carbono liberado pela respiração por meio da decomposição da matéria orgânica morta (Button, 1991; France, 1995a; Hershey & Peterson, 1996). A disponibilidade desse carbono aquático proveniente da decomposição, na maioria das vezes, tem origem na liteira que cai da vegetação ciliar e se acumula no fundo das áreas inundadas. Todavia, esse valor isotópico do carbono liberado pela respiração dos organismos aquáticos não difere da razão isotópica do substrato decomposto. Com isso, o gás liberado pela decomposição pode seguir duas vias: sair do sistema aquático para a atmosfera ou ser reciclado por meio da fotossíntese no próprio meio aquático.

Portanto, a razão entre os isótopos estáveis do CID é na maioria das vezes uma combinação do carbono atmosférico e do carbono liberado pela decomposição. Contudo, o resultado final dessa mistura vai depender da maior contribuição de uma das fontes. Os valores isotópicos dos organismos aquáticos que reciclam o CID por meio da fotossíntese, conseqüentemente, possuem composições isotópicas do $\delta^{13}\text{C}$ mais fracionadas que as plantas terrestres (Martinelli *et al.*, 1991). Para o rio Negro, não há registro na literatura do valor isotópico do carbono inorgânico dissolvido. Entretanto, foi observado em áreas inundáveis temperadas oligotróficas valores médios de $\sim -13\text{‰}$ (Keough *et al.*, 1998).

Um outro tipo de variação do sinal isotópico observado nos organismos autotróficos, esta relacionada com a viscosidade, aliada à baixa turbulência da água na zona marginal de lagos. Com isso, há restrição da difusão do CO₂ ao redor dos organismos autotróficos aquáticos e, a principal consequência é a limitação da taxa fotossintética. Esse efeito é denominado “boundary layer diffusion resistance” (Smith & Walker 1980), e as plantas sob esse efeito são forçadas a maximizar o uso do carbono inorgânico interno, reciclando esse tipo de carbono (Sondergaard & Wetzel, 1980; Raven, 1984; Lucas & Berry 1985). Esta adaptação metabólica resulta em menor depleção do ¹³C pelo organismo.

Segundo Simenstad *et al.* (1993) e Riber *et al.* (1987) o “boundary layer” é o fator chave na regulação do metabolismo das comunidades perifíticas. Osmond *et al.* (1981) encontraram semelhante efeito nas macrófitas, pois as macrófitas que habitavam as margens dos lagos apresentaram valores do $\delta^{13}\text{C}$ mais positivos que as mesmas espécies encontradas em locais de águas turbulentas.

Semelhante resultados são encontradas nos sistemas de várzea neotropicals, pois os valores das algas (perifíton), que cresce atracado as macrófitas nas margens dos lagos são mais enriquecidos em ¹³C que as algas (fitoplâncton) que habita a zona pelágica (Araújo-Lima *et al.*, 1986; Hamilton *et al.*, 1992; Forsberg *et al.*, 1993, Leite *et al.*, 2002; Oliveira, 2003; Manetta *et al.*, 2003). Portanto, os valores isotópicos bastante enriquecidos do perifíton encontrados em lagos de várzea podem estar indicando a ação do efeito do “boundary layer diffusion resistance”.

No rio Negro, a forte depleção do ¹³C observada no valor isotópico do perifíton, sugere que esse organismo não apresentou o efeito do “boundary layer”.

O perifíton neste ecossistema ocorre nas margens dos canais, onde se fixam nos galhos da borda da floresta de igapó, zonas características de grande fluxo de água (obs. pessoal). Todavia, apesar dessa turbulência, que naturalmente proporciona uma maior entrada de CO₂ atmosférico mais enriquecido em ¹³C, os valores do perifíton apresentaram uma forte depleção do ¹³C. Portanto, esses resultados sugerem que a zona habitada por esses organismos possui elevada saturação de CO₂ proveniente da decomposição da liteira e dessa forma o perifíton está reciclando o carbono da floresta de igapó e com isso apresentou valores tão negativos.

Principal fonte de energia para os peixes do canal

O método dos isótopos estáveis de carbono não indicou claramente qual foi a principal fonte de energia para os consumidores estudados. Furch & Junk (1997) sustentam que a liteira que se acumula nas áreas marginais não possui uma rápida decomposição no ambiente aquático de igapó. Tal afirmação se deve às características das folhas que apresentam forte estrutura de carboidratos, baixo nível de nutrientes e decomposição ligada, principalmente, à fase seca e a fragmentação realizada por invertebrados terrestres. Estratégia esta que reduz perda de nutrientes solúveis em ambientes pobres. Os mesmos autores concluem que quase não há invertebrados aquáticos alimentando-se diretamente de folhas. A principal função desse substrato seria a de fornecer abrigo aos invertebrados herbívoros filtradores de algas, os quais são os mais importantes organismos para as cadeias tróficas aquáticas no rio Negro.

Ao realizar o balanço de massas dos organismos heterotróficos com a média dos dois grupos de algas encontrados no rio Negro nossos resultados indicaram que a floresta de igapó não é a principal fonte de energia corroborando com Furch & Junk (1997). De todos os grupos analisados apenas duas famílias de peixes bentônicos Hypopomidae e Doradidae indicaram possuir mais de 50% de contribuição da energia proveniente da floresta inundada, o que causou surpresa devido à supremacia dessa fonte de matéria orgânica no sistema do rio Negro. Por outro lado, as famílias Auchenipteridae representada pela espécie *Pseudopapterus cucuhyensis*, Engraulidae (*Lycengraulis* sp.), Pristigasteridae (*Pristigaster cayana*), *Sternachogiton porcinum* e *Stenodora microstomus* receberam menos que 25% da contribuição da energia dessa fonte terrestre. Além disso, os resultados indicam a existência de um terceiro grupo intermediário composto pelos seguintes grupos de peixes bentônicos: Rhamphichthyidae, Pimelodidae, Apterotonidae, *S. Schotti*, Ageneiosidae, Sternopygidae e Scianidae, os quais possuem ~50% da contribuição da floresta de igapó.

Thomé-Souza & Chao (2004) encontraram um gradiente na distribuição das espécies bentônicas com relação à profundidade do canal do rio Negro. Não sabemos se essa variação na distribuição das espécies bentônicas pode estar relacionada com o possível gradiente energético observado neste trabalho. As espécies da família Hypopomidae habitam áreas marginais rasas, sombreadas do igapó, e se escondem no folhido da liteira (Heiligenberg & Bastian, 1980). Exemplares dessa família são capturados no igapó com o auxílio de outros apetrechos de pesca (Chao, 2001). Os Doradidae também são capturados durante o período de cheia em arrastos nas áreas marginais da planície de inundação e

foram esses dois grupos que apresentaram maior contribuição da floresta de igapó. Por outro lado, os grupos de peixes que indicaram menor contribuição da floresta (<25%) possuem uma distribuição mais pelágica e são capturados em águas rasas mais abertas de canais de rios e lagos. Já os peixes que apresentaram valores isotópicos intermediários entre as algas e a floresta de igapó parecem estar distribuídos e forrageando tanto o habitat mais interno e sobreado do igapó quanto nas áreas abertas do canal principal do rio.

Os grandes bagres quando analisados em conjuntos estão posicionados no grupo intermediário, apresentando ~50% de contribuição do carbono da floresta. Porém, dentre eles, há tendências diferenciadas quanto à origem da fonte de energia. A espécie *P. fasciatum* é conhecida por explorar a área marginal da planície de inundação e obteve maior proporção de energia da floresta do igapó (61%). *B. filamentosum*, quando adulta, possui distribuição exclusiva nos canais dos rios e indicou ter menor dependência da floresta (36,4%). A espécie *P. hemiliopterus* freqüenta áreas marginais, inclusive alimentando-se de frutos (Goulding *et al.*,1988), mas é capturada quase que exclusivamente nos canais dessa região e a dependência da floresta foi intermediária entre as outras duas espécies de predadores, com 44,2% de contribuição. Com isso, esses dados sugerem que quanto mais restrito o grupo de peixe ao canal do rio, menor é dependência da energia proveniente da floresta de igapó. Entretanto, não ficou claro se os peixes estão selecionando o perifiton ou o fitoplâncton, embora haja mais indícios que essa última fonte possa ter maior relevância no ecossistemas estudados.

As assembleias de peixes bentônicos são predadores de invertebrados

O resultado da análise de conteúdo estomacal indicou que a principal conexão entre os peixes bentônicos e os grupos autotróficos foi os invertebrados aquáticos. Vários trabalhos relatam que esses organismos são a principal dieta dos grupos de peixes que vivem no fundo dos canais dos rios (Steinbach, 1970; Schwassmann, 1976; Lundberg *et al.*, 1987; Marrero, 1987). Nossos dados indicam que, dentre os diversos grupos de invertebrados, as larvas de Chironomidae se destacam. No alto rio Missouri (USA), estudos com isótopos sugerem que os Chironomidae, devido à sua abundância, são o principal elo trófico entre os autotróficos e os consumidores superiores (Fisher *et al.*, 2001). A freqüente ocorrência dos Chironomidae na dieta dos peixes bentônicos observados neste trabalho pode estar relacionada com a abundância desse grupo de invertebrados no ambiente bentônico.

Segundo Irmiler & Junk (1982) há uma distribuição vertical da fauna de invertebrados aquáticos nos sistemas amazônicos, considerando que as larvas de Chironomidae estão concentradas e são mais abundantes na porção mais funda do estrato da floresta inundada. Segundo Walker (1987), os Chironomidae são a principal base alimentar para os predadores de invertebrados aquáticos em pequenos igarapés no rio Negro. Entretanto, no canal principal do baixo rio Orinoco Lundberg *et al.* (1987) encontraram principalmente zooplâncton no conteúdo estomacal de três das cinco espécies estudadas de Gymnotiformes, seguido por larvas de Chironomidae. No rio Negro, dados do conteúdo estomacal de peixes em lagos marginais indicam que o zooplâncton ocorre em baixas densidades (Saint-Paul, 1994) e talvez, por isso não sejam encontrados freqüentemente nos

estômagos dos peixes bentônicos. Apesar disso, no presente trabalho, registrei eventuais ocorrências de Cladocera, Ostracoda e Harpacticoida na dieta dos peixes.

Para Lewis *et al.* (2001) os invertebrados aquáticos também possuem papel chave no rio Orinoco, sendo que os mesmos têm como base alimentar as algas microscópicas (Hamilton *et al.*, 1992). Não fizemos análises de isótopos de carbono nos invertebrados aquáticos no rio Negro, contudo, pelo fato dos peixes bentônicos serem essencialmente predadores desses organismos, conforme os dados de conteúdo estomacal e terem o sinal do isotópico do $\delta^{13}\text{C}$ semelhante as algas, sugiro que os invertebrados estejam selecionando algas microscópicas como principal fonte de energia nos canais do médio rio Negro.

Inicialmente, as análises do conteúdo estomacal dos peixes bentônicos foram realizadas sob microscópios de baixa resolução, e por isso, não foram encontrados indícios contundentes de algas nos conteúdos estomacais dos peixes. Entretanto, posteriormente, utilizando um microscópio de maior resolução, refizemos as análises de todos os conteúdos estomacais no sentido de confirmar os resultados isotópicos que sugeriram as algas como a principal fonte energia. Porém, não quantificamos essas análises. O resultado dessa re-análise mostrou a presença de várias microalgas, principalmente diatomáceas, em quase todas as amostras. Contudo, não ficou claro se essas algas encontradas, na maioria das vezes, foram assimiladas diretamente pelos peixes ou faziam parte do conteúdo estomacal dos invertebrados encontrados em processo de digestão. No conteúdo estomacal dos peixes encontramos vários Chirominideos com coloração esverdeada, o que reforça a suspeita que essas micro-algas foram selecionadas

primeiramente por esses invertebrados, como concluíram Hamilton *et al.* (1992) na planície do rio Orinoco.

Por outro lado, o resultado preliminar do posicionamento trófico que utilizou Hg para fazer a correção do $\delta^{13}\text{C}$ indicou que alguns grupos bentônicos são herbívoros (Tabela 2). Estudos ecológicos realizados no rio Negro com o conteúdo alimentar em Gymnotiformes (Steinbach, 1970; Schwassmann, 1976) e na espécie estudada *Sternodora microstomos* (Pereira, 1998) revelaram expressiva ingestão de algas. Baseado nessas evidências, os grupos de peixes bentônicos indicam está recebem o carbono das algas indiretamente por meio do consumo de invertebrados aquáticos e diretamente dependendo da espécie e, provavelmente, da época do ano.

Fontes autotróficas para os quelônios

A análise do conteúdo estomacal dos quelônios realizados por Vogt (2001) na região do médio rio Negro indicou que a espécie *Peltocephalus dumerilianus* se alimenta principalmente de frutos e sementes, além de gastrópodes e peixes mortos. Para *P. erythrocephala* Vogt (2001) encontrou que mais de 50% do total do conteúdo estomacal foi constituído de perifíton, apresentando também o consumo de sementes e frutos. Tais resultados suportam os nossos dados encontrados por meio do isótopo de carbono, apenas para a primeira espécie, que indicou quase 100% da energia originária das plantas Dicotyledonea. Para *P. erythrocephala* nossos resultados indicaram que a floresta de igapó também é a principal fonte de energia, no entanto, em menor proporção (~70%). Isso significa que as algas

possuem relevante contribuição de energia para a segunda espécie, mas não é a principal fonte de energia como sugeriu Vogt (2001).

A contradição entre o nosso trabalho e o de Vogt (2001) pode ser explicada pelo ambiente amostrado por esse autor ter sido quase exclusivamente em uma área de igapó, na época, recentemente queimada. Naquela área inundada, por causa da queimada houve uma maior disponibilidade de luz e provavelmente uma maior liberação de nutrientes, onde se podia observar alta produção de perifíton. É provável que isso tenha atraído uma grande concentração de *P. erythrocephala*, verificada pelo alto índice de captura, inclusive maior que em áreas onde o igapó estava intacto.

Com relação ao efeito de um gradiente energético encontrado para os peixes do canal, dada a sua distribuição parece se aplicar aos quelônios também. *Peltocephalus dumerilianus* possui uma distribuição restrita às áreas marginais habitando os igarapés desses sistemas, ou seja, possui uma dependência exclusiva da floresta de igapó, enquanto que *P. erythrocephala* sua distribuição abrangem os canais dos rios, em partes de seu ciclo de vida. Por isso, dependeria mais das algas, conforme os resultados apresentados com os isótopos estáveis que ficou em cerca de 30% da contribuição deste organismo. Isso não quer dizer que essa espécie esteja comendo apenas alga, mas eventualmente deva se alimentar, no canal, de peixes que estão utilizando algas como fonte de energia.

Observei uma tendência de mudança na fonte de energia relacionada com o tamanho de *P. erythrocephala*. Com o aumento do indivíduo ocorreu o enriquecimento do ^{13}C , indicando nos primeiros estágios de vida maior dependência das algas (dados não publicados). Com a continuação das coletas desses animais

em conjunto com o Dr. R. Vogt na bacia do rio Negro esperamos testar essa hipótese.

Produção primária aquática regional e suas conseqüências

Na várzea da Amazônia central a floresta inundada juntamente com as herbáceas C₃ e C₄ são responsáveis por 84% da produção primária total, sendo os 16% restantes representados pelas algas (Junk, 1985). Estimativas mais recentes e precisas por meio de imagens de radar mostram valores semelhantes: 81 e 19%, respectivamente (Melack & Forsberg, 2001). Esses valores proporcionais das algas nos sistemas de várzea contrastam com o presente trabalho que registrou valores de ~1% na região do médio rio Negro.

A variação da abundância relativa das algas dentro dos diferentes ecossistemas aquáticos na Amazônia, segundo Forsberg (1984) e Melack & Forsberg (2001), está relacionada com a diferença regional quanto à disponibilidade de nutrientes. Dessa forma, o nosso resultado corrobora com a hipótese de que os sistemas de águas pretas e claras possuem menor produtividade primária (Sioli, 1984; Fittkau *et al.*, 1975; Bayley, 1983; Junk, 1984; Rail & Hill, 1984; Junk *et al.*, 1989) e conseqüentemente secundária. A bacia do rio Negro apresenta, segundo Junk *et al.* (1997), apenas 20% da biomassa de peixes produzidos nas várzeas Amazônicas.

A ausência de grandes cardumes de peixes herbívoros/detrítivos, com raras exceções, como por exemplo, o Jaraqui (*Semaprochilodus* spp.) no baixo rio Negro (Ribeiro & Petreire, 1990), é notório na bacia estudada. Outra constatação, por meio do desembarque pesqueiro na cidade de Manaus (observação pessoal)

indica populações reduzidas de grandes bagres no rio Negro, quando comparados com os sistemas de águas brancas, inclusive com composição de espécies de predadores diferentes entre os tipos de rios. A baixa abundância dos bagres predadores no médio rio Negro pode estar associada à ausência de grandes cardumes de peixes herbívoros/detritívoros, pois acredito que grandes cardumes desta última categoria trófica não se sustentariam neste sistema, devido à baixa produção de algas observada.

Os peixes bentônicos não apresentam uma expressiva biomassa para suportar grandes populações de bagres predadores. No entanto, parecem ser um dos principais recursos disponíveis para os grandes bagres (Thomé-Souza & Chao, 2004), fato que se confirma pela semelhança de suas assinaturas isotópicas do $\delta^{13}\text{C}$ entre ambos os grupos de peixes.

CONCLUSÕES

- A liteira que cai da floresta de igapó é o maior “input” de matéria orgânica para o sistema aquático no médio rio Negro.
- Os invertebrados aquáticos são as principais conexões entre os peixes bentônicos e os organismos autotróficos nos canais do médio rio Negro.
- As algas, apesar de representarem apenas 1% da produção primária, constituem a principal fonte de energia para os peixes bentônicos e grandes bagres nos canais do médio rio Negro.
- O quelônio *Peltocephalus dumerilianus* tem como principal fonte de energia a floresta de igapó, enquanto *Podocnemis erythrocephala* possui uma mistura de energia constituída por floresta e as algas, com predomínio dessa primeira fonte.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adis, J.; Furch, K.; Irmiler, U. 1979. Litter production of a central Amazonian inundation forest. *Tropical Ecology*, 20: 236-245.
- Alves, L. F. 1983. *Estudo sazonal da produção primária e fatores ecológicos num lago de terra firme da Amazônia central (lago Verde/rio Negro)*. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, Amazonas. 132pp.
- Arújo-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.
- Barletta, M. 1995. *Estudos da comunidade de peixes bentônicos em três áreas do canal principal, próximas à confluência dos rios Negros e Solimões - Amazonas (Amazônia Central - Brasil)*. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, Amazonas. 112pp.
- Barthem, R.; Goulding, M. (1997) *The Catfish Connection: Ecology, Migration, and Conservation of Amazon Predators*. Columbia University Press, New York. 144pp.
- Bayley, P. B 1983. *Central Amazon fish production: biomass, production and some dynamic characteristics*. PhD Thesis, Dalhousie University, 330pp.

- Bayley, P. B. 1989. Aquatic environments in the Amazon basin, with an analysis of carbon sources, fish production, and yield. *In: Dodge, D. P. (Ed). Proceedings of the international large river symposium. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, 106, Ottawa. p.399-408.*
- Bayley, P. B.; Petrere, M. Jr. 1989. Amazon fisheries: assessment methods, current status and management options. *In: Dodge, D. P. (Ed). Proceedings of the international large river symposium. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, 106, Ottawa. p.385-398.*
- Boutton, T. W. 1991. Stable carbon isotope ratios of natural materials II. *In: Coleman, D. C.; Fry, B. (Eds). Atmospheric, terrestrial, marine, and freshwater environments. Carbon Isotope Techniques. Academic Press, New York. p.173-185.*
- 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. Centro de Energia Nuclear na Agricultura/Universidade de São Paulo. Piracicaba. 164pp.
- Camusso, M.; Martinotti, W.; Balestrini, R.; Guzzi, L. 1998. C and N stable isotopes and trace metals in selected organisms from the River Pó delta. *Chemosphere, 37(14,15): 2911-2920.*

Chao, N. L. 2001. The fishery, diversity, and conservation of ornamental fishes in the rio Negro basin, Brazil – A review of Project Piaba (1989-99). *In*: Chao, N. L.; Petry, P.; Prang, G.; Sonneschien L.; Tlusty, M. (Eds). *Conservation and management of ornamental fish resources of the rio Negro basin, Amazonia, Brazil-Projeto Piaba*. EDUA, Manaus. p.161-204.

DeNiro, M. J.; Epstein, S. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 42: 495-506.

Devol, A. H.; Zaret, T. M.; Forsberg, B. R. 1984. Sedimentary organic matter diagenesis and its relation to the carbon budget of tropical Amazon floodplain lakes. *Verhandlungen International Vereinigung Limnologie*, 22: 1299-1304.

Dias-Castro, J. G. 1999. *Biomassa, biodiversidade e fatores abióticos controladores do bloom de ficoperifíton no canal central do rio Jaú, na época de cheia, Parque Nacional do Jaú – Amazônia Central*. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, Amazonas. 175pp.

Dias-Castro, J. G.; Souza-Mossimann, R. M.; Laudares-Silva, R.; Forsberg, B. R. 2003. Composição da comunidade de diatomáceas perifíticas do rio Jaú, Amazonas, Brasil. *Acta Amazônica*, 33(4): 583-606.

- Fittkau, E. J.; Lemler, U.; Junk, W. S.; Reiss, F.; Schmidt, G. W. 1975. Productivity biomass, and population dynamics in Amazonian water bodies. *In: Golley, Z. B.; Medina, B. (Eds). Tropical ecological systems*, Springer – Verlag, New York. p. 289-311.
- Finlay, J. C. 2001. Stable-carbon-isotope ratios of river biota implications for energy flow in lotic food webs. *Ecology*, 82(4): 1052-1064.
- Fisher, S. J.; Brown, M. L.; Willis, D. W. 2001. Temporal food web variability in an upper Missouri River backwater: energy origination points and transfer mechanisms. *Ecology of Freshwater Fish*, 10: 154-167.
- Ferreira, L. V. 1997. Effects of the duration of flooding on species richness and floristic composition in three hectares in the Jaú National Park in floodplain forests in central Amazonia. *Biodiversity and Conservation*, 6: 1353-1363.
- Forsberg, B. R. 1984. Nutrient processing in Amazon floodplain lakes. *Verhandlungen International Vereinigung Limnologie*, 22: 1294-1298.
- Forsberg, B. R.; Araújo-Lima, C. A. R. M.; Martinelli, L. M.; Victoria, R. L.; Bonassi, J. A. 1993. Autotrophic carbon sources for fish of the central Amazon. *Ecology*, 74: 643-652.

- France, R. L. 1995a. Differentiation between littoral and pelagic food webs in lakes using stable carbon isotopes. *Limnology Oceanography*, 40 (7), 1310-1313.
- France, R. L. 1995b. Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications. *Marine Ecology Progress Series*, 124: 307-312.
- France, R. L. 1997. Stable carbon and nitrogen isotopic evidence for ecotonal coupling between boreal forests and fishes. *Ecology of Freshwater Fish*, 6: 78-83.
- Fry, B.; Scalan, R. S.; Parker, P. L. 1983. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios in marine food webs of the Torres Strait, Queensland. *Australian Journals Marine & Freshwater Research*, 54: 707-716.
- Fry, B.; Sherr, E. B. 1984. $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contributions in Marine Science*, 27: 15-47.
- Furch, K.; Junk, W. J. 1997. The chemical composition, food value and decomposition of herbaceous plants, leaves and leaf litter of the floodplain forests. In: Junk, W. J. (Ed). *The central Amazon floodplain ecology of a pulsing system - Ecological studies*, 126, Springer-Verlag, Berlin. P. 187-205.

- Garcia, M. 1995. *Aspectos ecológicos dos peixes das águas abertas de um lago no Arquipélago das Anavilhanas, rio Negro*. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, Amazonas. 94pp.
- Genner, M. J.; Hawkins, S. J.; Turner, G. F. 2003. Isotopic change throughout the live history of a Lake Malawi cichlid fish. *Journal of Fish Biology*, 62: 907-917.
- Goulding, M. 1980. *The Fishes and the Florest. Explorations in Amazonian natural history*. University California Press, Berkeley, CA, USA. 280pp.
- Goulding, M.; Carvalho, M. L.; Ferreira, E. G. 1988. *Rio Negro, rich life in poor water*. SPB Academic Publishing, The Hague, 200pp.
- Hamilton, S. K.; Lewis, JR., W. M.; Sspel, S. J. 1992. Energy sources for aquatic animals in the Orinoco River floodplains: evidence from stable isotopes. *Oecologia*, 89: 324-330.
- Heiligenberg, W.; Bastian, J. 1980. Species specificity of electric organ discharges in sympatric gymnotoid fish of the rio Negro. *Acta Biologica Venezuelica*, 10(2): 187-203.
- Hershey, A. E.; Peterson, B. J. 1996. Stream Food Webs. *In*: Richard, F.; Lambert, A. (Eds). *Methods in stream ecology*. Academic Press, San Diego. p. 511-530.

- Irmiler, U.; Junk, W. J. 1982. The inhabitation of artificially exposed leaf samples by aquatic macro-invertebrates at the margin of Amazonian inundation forests. *Tropical Ecology*, 23(1): 64-75.
- Jepsen, D. B.; Winemiller, K. O. 2002. Structure of tropical river food webs revealed by stable isotope ratios. *Oikos*, 96: 46-55.
- Jones, J. I.; Waldron, S. 2003. Combined stable isotope and gut contents analysis of food webs in plant-dominated, shallow lakes. *Freshwater Biology*, 48: 1396-1407.
- Junk, W. J. 1984. Ecology of the várzea, floodplain of Amazonian whitewater rivers. In: Sioli, H. (Ed). *The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. p. 216-243.
- Junk, W. J. 1985, The Amazon floodplain: A sink or source of organic carbon? In: Degens, E. T.; Demp S.; Herrera, R. (Eds). *Transport of carbon and minerals in major world rivers, part. 3*. Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg, 58, Sonderbd. p. 267-283.
- Junk, W. J., Bayley, P. B.; Sparks, R. E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. In: Dodge, D. P. (Ed): *Proceedings of the international large river symposium*. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, 106, Ottawa. p. 110-127.

- Junk, W. J.; Soares, M. G. M.; Saint-Paul, U. 1997: The fish. The central Amazon floodplain. W. J. Junk. Berlin, Springer. 126: 385-408.
- Keough, J. R.; Hagley, C. A.; Ruzycki, E.; Sierszen, M. 1998. $\delta^{13}\text{C}$ composition of primary producers and role of detritus in a fresh water costal ecosystem. *Limnology Oceanography*, 43(4): 734-740.
- Leite, G. R.; Araújo-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.
- Lewis, W. M. Jr.; Hamilton, S. K.; Lasi, M. A.; Rodriguez, M.; Saunders-III, J. F. 2001. A foodweb analysis of the Orinoco floodplain based on production estimates and stable isotope data. *Journal of the North American Benthological Society*, 20: 241-254.
- Lindeman, R. L. 1942. The trophic-dinamic aspect of ecology. *Ecology*, 23(4): 157-177.
- Lopez-Rojas, H.; Lundberg, J. G.; Marsh, E. 1984. Design and operation of a small trawling apparatus for use with dugout canoes. *North American Journal of Fisheries Management*, 4: 331-334.

- Lucas, W. J.; Barry, J. A. 1985. Inorganic carbon uptake by aquatic photosynthetic organisms. *American Society Plant Physiologists, Monograph Series*, Rockville, MD, 494pp.
- Lundberg, J. G.; Lewis, W. M.; Saunders, J. F.; Mago-Leccia, F. 1987. A major food web component in the Orinoco River channel: evidence from planktivorous electric fishes. *Science*, 237: 81-83.
- Manetta, G. I.; Benedito-Cecilio, E.; Martinelli, M. 2003. Carbon sources and trophic position of the main species of fishes of baía river, Paraná River floodplain, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 63(2): 283-290.
- Marrero, C. 1987. Notas preliminares acerca de la historia natural de los peces del Bajo Llano. I – Comparación de los hábitos alimentarios de três espécies de peces gymnotiformes, en el Rio Apure (Edo Apure, Venezuela). *Revista Hydrobiología Tropical*, 20: 57-63.
- Martinelli, L. A.; Devol, A. H.; Victoria, R. L.; Richey, J. 1991. Stable carbon isotope variation in C₃ and C₄ plants along the Amazon river. *Nature*, 353: 57-59.
- Martinelli, L. A.; Victoria, R. L.; Forsberg, B. R.; Richey, J. E. 1994. Isotopic composition of majors carbon reservoirs in the Amazon floodplain. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, 20: 31-46.

- Melack, J.; Forsberg, B. R. 2001. Biogeochemistry of Amazon floodplain lakes and associated wetlands. *In: McClain, M. E.; Richey, J. E.; Victoria, R. J. (Eds). The biogeochemistry of the Amazon basin and its role in a changing world. Oxford, Inglaterra. p. 235-376.*
- Oliveira, A. I. 1929. *Bacia do rio Branco (Estado do Amazonas)*. Ministério da Agricultura, Indústria e Comércio. Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil. Rio de Janeiro. 69pp.
- Oliveira, A. C. B. 2003. *Isótopos estáveis de C e de N como indicadores qualitativo e quantitativo da dieta do tambaqui (Colossoma macropomum) da Amazônia central*. Tese de doutorado. Centro de Energia Nuclear na Agricultura/Universidade de São Paulo. Piracicaba. 86 p.
- Osmond, C. B.; Valaane, N.; Haslam, S. M.; Votila, P.; Roksankic, Z. 1981. Comparisons of $\delta^{13}\text{C}$ values in leaves of aquatic macrophytes from different habitats in Britain and Finland: Some implications for photosynthesis processes in aquatic plants. *Oecologia*, 50: 117-124.
- Padovani, C. R. 1992. *Determinação das fontes autotróficas de carbono para camarões em um lago de várzea da Amazônia central, utilizando isótopos estáveis de carbono*. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, Amazonas. 72pp.

- Peleja, J. R. P. 2002. *Os fatores que influem no nível de mercúrio (Hg) na água e plâncton de lagos associados aos rios Tabajós e Negro*. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, Amazonas. 75pp.
- Pereira, L. R. 1998. *Estudo da distribuição, alimentação e reprodução de Sternodoras microstomus (Siluriformes, Doradidae) do baixo rio Negro, Amazônia central*. Monografia para obtenção do grau do Engenheiro de Pesca, Fundação Universidade do Amazonas. 42pp.
- Peterson, B. J.; Howarth, R. W.; Garritt, R. H. 1985. Multiple stable isotopes used to trace the flow of organic matter in estuarine food webs. *Science*, 227: 1361-1363.
- Peterson, B. J.; Howarth, R. W. & Garritt, R. H. 1986. Sulfur and carbon isotopes as tracers of Salt-Marsh organic matter flow. *Ecology*, 67(4): 865-874.
- Rai, H.; Hill, G. 1980. Classification of central Amazon lakes on basis of their microbiological and physicochemical characteristics. *Hydrobiologia*, 72: 85-99.
- Rai, H.; Hill, G. 1984. Primary production in the Amazonian aquatic ecosystem. In: Sioli, H. (Ed). *The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. p. 311-335.

Raven, J. A. 1984. *Energetics and transport in aquatic plants*. MBL Lectures in Biology, Vol 4. New York, USA: Alan R. Liss.

Reis, N. J.; Carvalho, A. S. 1996. Cobertura sedimentar do mesoproterozóico do Estado de Roraima – Avaliação e discussão de seu modo de ocorrência. *Revista Brasileira de Geociências*, 26: 217-226.

Ribeiro, M. C. L. B.; Petrere, M. Jr. 1990. Fisheries ecology and management of the jaraqui (*Semaprochilodus taeniurus*, *S. Insignis*) in central Amazonia. *Regulated Rivers: Research and Management*, 5: 195-215.

Riber, H. H.; Wetzel, R. G. 1987. Boundary-layer and internal diffusion effects on phosphorus fluxes in lake periphyton. *Limnology and Oceanography*, 32: 1181-1194.

Saint-Paul, U. 1994. *Der neotropische Ueberschwemmungswald*. Beziehung zwischen Fisch und Umwelt. Final report BMFT N 0339366A, 71pp.

Santos, U. M.; Bringel, S. R. B.; Bergamin Filho, H.; Ribeiro, M. N. G.; Bananeira, M. 1984. Rios da bacia Amazônica. I. Afluentes do rio Negro. *Acta Amazonica*, 14(1/2): 222-237.

Sioli, H. 1984. The Amazon and its main afluentes: hydrography, morphology of the river courses and river types. In: Sioli, H. (Ed). *The Amazon. Limnology and*

landscape ecology of a mighty tropical river and its basin. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. p. 127-166.

Schmidt, G. W. 1976. Primary production of phytoplankton in three types of Amazonian waters. IV. On the primary productivity of phytoplankton in a bay of the lower rio Negro (Amazonas, Brazil). *Amazoniana*, 5: 517-528.

Schwassmann, H. O. 1976. Ecology and taxonomic status of different geographic populations of *Gymnorhamphichthys hypostomus*. Ellis (Pices, Cypriniformes, Gymnotoidei). *Biotropica*, 8(1) 25-40.

Simenstad, C. A.; Duggins, D. O.; Quay, P. D. 1993. High turnover of inorganic carbon in kelp habitats as a source of $\delta^{13}\text{C}$ variability in marine food webs. *Marine Biology*, 116: 147-160.

Smith, F. R.; Walker, N. A. 1980. Photosynthesis by aquatic plants: effects of unstirred layers in relation to assimilation of CO_2 and HCO_3^- and to carbon isotopic discrimination. *New Phytology*, 86: 245-259.

Sondergaard, M.; Wetzel, R. G. 1980. Photorespiration and internal recycling of CO_2 in the submersed angiosperm *Scirpus subterminalis*. *Canadian Journal of Botany*, 58: 591-598.

- Steinbach, A. B. 1970. Diurnal movements and discharge characteristics of electric gymnotid fishes in the rio Negro, Brazil. *The Biological Bulletin*, 138: 200-210.
- Tieszen, L.L.; Boutton, T. W.; Tesdahl, K. G.; Slade, N. A. 1983. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia*, 57:32-37.
- Thomé-Souza, M. J. F.; Chao, N. L. 2004. Spatial and temporal variation of benthic fish assemblages during the extreme drought of 1997-98 (El Niño) in the middle rio Negro, Amazonia, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 2(3): 127-136.
- Vannote, R.; Minshall, G. W.; Cummins, K. W.; Sedell, J. R.; Cushing, C. E. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37: 130-137.
- Vogt, R. C., 2001. Turtles of the rio Negro. *In*: Chao, N. L.; Petry, P.; Prang, G.; Sonneschien, L.; Tlusty, M. (Eds). *Conservation and management of ornamental fish resources of the rio Negro basin, Amazonia, Brazil-Projeto Piaba*. EDUA, Manaus. p. 245-262.
- Waichman, A. V. 1996. Autotrophic carbon sources for heterotrophic bacterioplankton in a floodplain lake of central Amazon. *Hydrobiologia*, 341(1): 27-36.

Walker, I. 1987. The biology of streams as part of Amazonian forest ecology. *Experientia*, 43: 279-287.

Walker, I. 1995. Amazonian streams and small rivers. *In*: Tundisi, J. G.; Bicudo, C. E. M.; Tundisi, T. M. (Eds) *Limnology in Brazil*. Academia Brasileira de Ciências/Sociedade Brasileira de Limnologia, São Carlos, SP, Brazil, 167-193.

Walker, I.; Henderson, P. A.; Sterry, P. 1991. On the patterns of biomass transfer in the benthic fauna of an amazonian black-water river, as evidenced by ³²P label experiment. *Hidrobiologia*, 215: 153-162.

Zar, J. H. 1984. *Bioestatistical Analysis*, 2nd edition. Prentice-Hall. Engelwood Cliffs, New Jersey. 718pp.

Zuanon, J. A. S. 1990. *Aspectos da biologia, ecologia e pesca de grandes bagres (Pisces: Siluriformes, Siluroidei) na área da ilha da Marchantaria - rio Solimões, AM*. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, Amazonas. 185 p.

Anexo 1. Análise do conteúdo estomacal (%) dos peixes bentônicos no médio rio Negro.

PEIXE						
Família	Espécie	Ossos	Inteiro	Nadadeira	Escama	ovócitos
Doradidae	<i>Leptodoras linnelli</i>					
Doradidae	<i>Nemadora trimaculatus</i>					
Doradidae	<i>Leptodoras linnelli</i>					
Doradidae	<i>Leptodoras linnelli</i>					
Doradidae	<i>Stenodora microstomus</i>					30
Doradidae	<i>Leptodoras praelongatus</i>					
Doradidae	<i>Leptodoras praelongatus</i>					
Doradidae	<i>Hassar sp. 6</i>					
Doradidae	<i>Leptodoras praelongatus</i>					
Sternopygidae	<i>Rabdolichops electrogramus</i>					
Sternopygidae	<i>Eigemmannia macrops</i>					
Sternopygidae	<i>Eigemmannia macrops</i>					
Sternopygidae	<i>Eigemmannia macrops</i>					
Sternopygidae	<i>Eigemmannia virescens</i>					
Sternopygidae	<i>Rhabdolichops caviceps</i>					
Sternopygidae	<i>Eigemmannia macrops</i>					
Sternopygidae	<i>Rabdolichops electrogramus</i>				2	
Ramphichthyidae	<i>Gymnorhamphichthys rosamariae</i>			5		
Ramphichthyidae	<i>Gymnorhamphichthys rosamariae</i>					
Apteronotidae	<i>Sternachogiton porcinum</i>				0,5	20
Apteronotidae	<i>Porotergus campsus</i>					
Apteronotidae	<i>Orthosternachus tamandua</i>					
Apteronotidae	<i>Apteronotus bonaparte</i>					
Apteronotidae	<i>Sternachogiton nattereri</i>				1	
Apteronotidae	<i>Apteronotus bonaparte</i>					
Apteronotidae	<i>Sternachorhynchus curvirostris</i>				0,5	
Ageneiosidae	<i>Ageneiosus sp. 3</i>				2	
Ageneiosidae	<i>Ageneiosus sp. 3</i>					
Auchnepteridae	<i>Pseudopapterus cucuhyensis</i>					
Auchnepteridae	<i>Centronochlus heckeli</i>					
Cichlidae	<i>Biotoeucus operculares</i>					
Engraulidae	<i>Lycengraulis sp.</i>					
Engraulidae	<i>Lycengraulis sp.</i>					
Pimelodidae	<i>Brachyplatystoma filamentosum</i>	1			0,5	
Pimelodidae	<i>Pimelodus blochii</i>				85	
Pimelodidae	<i>Pimelodus blochii</i>			1	30	
Pimelodidae	<i>Pimelodus altipinnis</i>					
Pimelodidae	<i>Pimelodus altipinnis</i>					
Pimelodidae	<i>Masteglanis sp.</i>					
Pimelodidae	<i>Pimelodus altissimus</i>			0,5	89	
Pimelodidae	<i>Bathypotamichthys sp.</i>					
Pimelodidae	<i>Bathypotamichthys sp.</i>					
Pimelodidae	<i>Bathypotamichthys sp.</i>					
Pimelodidae	<i>Pimelodus altissimus</i>			10		
Pimelodidae	<i>Pimelodus altipinnis</i>				1	

PEIXE						
Família	Espécie	Ossos	Inteiro	Nadadeira	Escama	ovócitos
Pimelodidae	<i>Bathypotamichthys</i> sp.				85	
Pimelodidae	<i>Pimelodella cristata</i>					
Pimelodidae	<i>Pimelodella cristata</i>					
Pimelodidae	<i>Megalonema</i> sp.		40			
Pimelodidae	<i>Megalonema</i> sp.					

Análise do conteúdo estomacal (%) dos peixes bentônicos no médio rio Negro. (cont.)

INVERTEBRADOS AQUÁTICOS					
Família	Espécie	Zooplãcton	Neuroptera	Chiromonidae	Ephemeroptera
Doradidae	<i>Leptodoras linnelli</i>	70		30	
Doradidae	<i>Nemadora trimaculatus</i>	8		90	
Doradidae	<i>Leptodoras linnelli</i>	60		30	
Doradidae	<i>Leptodoras linnelli</i>			60	
Doradidae	<i>Stenodora microstomus</i>	12,5			
Doradidae	<i>Leptodoras praelongatus</i>			98	
Doradidae	<i>Leptodoras praelongatus</i>			25	
Doradidae	<i>Hassar</i> sp. 6	2		33,5	8
Doradidae	<i>Leptodoras praelongatus</i>			50	30
Sternopygidae	<i>Rabdolichops electrogramus</i>				
Sternopygidae	<i>Eigemmannia macrops</i>			9	
Sternopygidae	<i>Eigemmannia macrops</i>	2		5	70
Sternopygidae	<i>Eigemmannia macrops</i>	5		21	
Sternopygidae	<i>Eigemmannia virescens</i>			30	10
Sternopygidae	<i>Rabdolichops caviceps</i>	5		20	75
Sternopygidae	<i>Eigemmannia macrops</i>			30	30
Sternopygidae	<i>Rabdolichops electrogramus</i>	0,1			
Ramphichthyidae	<i>Gymnorhamphichthys rosamariae</i>			95	
Ramphichthyidae	<i>Gymnorhamphichthys rosamariae</i>			10	25
Apteronotidae	<i>Sternachogiton porcinum</i>				
Apteronotidae	<i>Porotergus campsus</i>				30
Apteronotidae	<i>Orthosternachus tamandua</i>				
Apteronotidae	<i>Apteronotus bonaparte</i>			20	
Apteronotidae	<i>Sternachogiton nattereri</i>			2	20
Apteronotidae	<i>Apteronotus bonaparte</i>			10	
Apteronotidae	<i>Sternachorhynchus curvirostris</i>				50
Ageneiosidae	<i>Ageneiosus</i> sp. 3				
Ageneiosidae	<i>Ageneiosus</i> sp. 3				
Auchnepteridae	<i>Pseudopapterus cucuhyensis</i>				
Auchnepteridae	<i>Centronochlus heckeli</i>				
Cichlidae	<i>Biotocetus operculares</i>		20	40	
Engraulidae	<i>Lycengraulis</i> sp.				100
Engraulidae	<i>Lycengraulis</i> sp.			30	
Pimelodidae	<i>Brachyplatystoma filamentosum</i>			1	0,5
Pimelodidae	<i>Pimelodus blochii</i>	0,5			1

INVERTEBRADOS AQUÁTICOS

Família	Espécie	Zooplâcton	Neuroptera	Chironomidae	Ephemeroptera
Pimelodidae	<i>Pimelodus blochii</i>				
Pimelodidae	<i>Pimelodus altipinnis</i>	0,5		1	
Pimelodidae	<i>Pimelodus altipinnis</i>	0,5		10	2
Pimelodidae	<i>Masteglanis</i> sp.	2		30	40
Pimelodidae	<i>Pimelodus altissimus</i>			0,5	1
Pimelodidae	<i>Bathypotamichthys</i> sp.	0,5		1	
Pimelodidae	<i>Bathypotamichthys</i> sp.			10	
Pimelodidae	<i>Bathypotamichthys</i> sp.				
Pimelodidae	<i>Pimelodus altissimus</i>			5	
Pimelodidae	<i>Pimelodus altipinnis</i>				
Pimelodidae	<i>Bathypotamichthys</i> sp.				
Pimelodidae	<i>Pimelodella cristata</i>			10	
Pimelodidae	<i>Pimelodella cristata</i>			5	30
Pimelodidae	<i>Megalonema</i> sp.				
Pimelodidae	<i>Megalonema</i> sp.			5	40

Análise do conteúdo estomacal (%) dos peixes bentônicos no médio rio Negro. (cont.)

INVERTEBRADOS AQUÁTICOS

Família	Espécie	Coleoptera	Trichoptera	Hemiptera	Nemátodos
Doradidae	<i>Leptodoras linnelli</i>				
Doradidae	<i>Nemadora trimaculatus</i>			2	
Doradidae	<i>Leptodoras linnelli</i>				2
Doradidae	<i>Leptodoras linnelli</i>				
Doradidae	<i>Stenodora microstomus</i>		15		3
Doradidae	<i>Leptodoras praelongatus</i>				
Doradidae	<i>Leptodoras praelongatus</i>		10		40
Doradidae	<i>Hassar</i> sp. 6		10		0,5
Doradidae	<i>Leptodoras praelongatus</i>		5		3
Sternopygidae	<i>Rabdolichops electrogramus</i>				
Sternopygidae	<i>Eigemmannia macrops</i>				
Sternopygidae	<i>Eigemmannia macrops</i>		10		
Sternopygidae	<i>Eigemmannia macrops</i>		65		3
Sternopygidae	<i>Eigemmannia virescens</i>				
Sternopygidae	<i>Rabdolichops caviceps</i>				
Sternopygidae	<i>Eigemmannia macrops</i>				
Sternopygidae	<i>Rabdolichops electrogramus</i>				8
Ramphichthyidae	<i>Gymnorhamphichthys rosamariae</i>				
Ramphichthyidae	<i>Gymnorhamphichthys rosamariae</i>	10			
Apterodontidae	<i>Sternachogiton porcinum</i>				
Apterodontidae	<i>Porotergus campus</i>				
Apterodontidae	<i>Orthosternachus tamandua</i>				
Apterodontidae	<i>Apterodontus bonaparte</i>		15		
Apterodontidae	<i>Sternachogiton nattereri</i>		1		
Apterodontidae	<i>Apterodontus bonaparte</i>		10		
Apterodontidae	<i>Sternachorhynchus curvirostris</i>	0,5	30		
Ageneiosidae	<i>Ageneiosus</i> sp. 3				

INVERTEBRADOS AQUÁTICOS

Família	Espécie	Coleoptera	Trichoptera	Hemiptera	Nemátodas
Ageneiosidae	<i>Ageneiosus</i> sp. 3				
Auchnepteridae	<i>Pseudopapterus cucuhyensis</i>				
Auchnepteridae	<i>Centronochlus heckeli</i>	0,5			
Cichlidae	<i>Biotoecus operculares</i>				19
Engraulidae	<i>Lycengraulis</i> sp.				
Engraulidae	<i>Lycengraulis</i> sp.				
Pimelodidae	<i>Brachyplatystoma filamentosum</i>				
Pimelodidae	<i>Pimelodus blochii</i>	0,5	1		
Pimelodidae	<i>Pimelodus blochii</i>		2		
Pimelodidae	<i>Pimelodus altipinnis</i>		3		
Pimelodidae	<i>Pimelodus altipinnis</i>				
Pimelodidae	<i>Masteglanis</i> sp.				
Pimelodidae	<i>Pimelodus altissimus</i>				
Pimelodidae	<i>Bathypotamichthys</i> sp.				
Pimelodidae	<i>Bathypotamichthys</i> sp.				
Pimelodidae	<i>Bathypotamichthys</i> sp.				
Pimelodidae	<i>Pimelodus altissimus</i>				2
Pimelodidae	<i>Pimelodus altipinnis</i>				10
Pimelodidae	<i>Bathypotamichthys</i> sp.				
Pimelodidae	<i>Pimelodella cristata</i>	2	15		
Pimelodidae	<i>Pimelodella cristata</i>				
Pimelodidae	<i>Megalonema</i> sp.				
Pimelodidae	<i>Megalonema</i> sp.				

Análise do conteúdo estomacal (%) dos peixes bentônicos no médio rio Negro. (cont.)

VEGETAL

Família	Espécie	Perifíton	Fitoplanton	Folhas ou Sementes
Doradidae	<i>Leptodoras linnelli</i>			
Doradidae	<i>Nemadora trimaculatus</i>			
Doradidae	<i>Leptodoras linnelli</i>	0,5		
Doradidae	<i>Leptodoras linnelli</i>			
Doradidae	<i>Stenodora microstomus</i>			
Doradidae	<i>Leptodoras praelongatus</i>			
Doradidae	<i>Leptodoras praelongatus</i>			
Doradidae	<i>Hassar</i> sp. 6			
Doradidae	<i>Leptodoras praelongatus</i>			5
Sternopygidae	<i>Rabdolichops electrogramus</i>			
Sternopygidae	<i>Eigemmaia macrops</i>			
Sternopygidae	<i>Eigemmaia macrops</i>			
Sternopygidae	<i>Eigemmaia macrops</i>			2
Sternopygidae	<i>Eigemmaia virescens</i>			
Sternopygidae	<i>Rabdolichops caviceps</i>			
Sternopygidae	<i>Eigemmaia macrops</i>			
Sternopygidae	<i>Rabdolichops electrogramus</i>			
Ramphichthyidae	<i>Gymnorhamphichthys rosamariae</i>			

VEGETAL				
Família	Espécie	Perífiton	Fitoplancton	Folhas ou Sementes
Ramphichthyidae	<i>Gymnorhamphichthys rosamariae</i>			
Apterodontidae	<i>Sternachogiton porcinum</i>			
Apterodontidae	<i>Porotergus campsus</i>			
Apterodontidae	<i>Orthosternachus tamandua</i>			
Apterodontidae	<i>Apteronotus bonaparte</i>			
Apterodontidae	<i>Sternachogiton nattereri</i>			
Apterodontidae	<i>Apteronotus bonaparte</i>			
Apterodontidae	<i>Sternachorhynchus curvirostris</i>			
Ageneiosidae	<i>Ageneiosus</i> sp. 3			
Ageneiosidae	<i>Ageneiosus</i> sp. 3			
Auchnepteridae	<i>Pseudopapterus cucuhyensis</i>			
Auchnepteridae	<i>Centronochlus heckeli</i>			
Cichlidae	<i>Biotoecus operculares</i>			
Engraulidae	<i>Lycengraulis</i> sp.			
Engraulidae	<i>Lycengraulis</i> sp.			
Pimelodidae	<i>Brachyplatystoma filamentosum</i>			93
Pimelodidae	<i>Pimelodus blochii</i>			2
Pimelodidae	<i>Pimelodus blochii</i>			
Pimelodidae	<i>Pimelodus altipinnis</i>			
Pimelodidae	<i>Pimelodus altipinnis</i>			
Pimelodidae	<i>Masteglanis</i> sp.			
Pimelodidae	<i>Pimelodus altissimus</i>			
Pimelodidae	<i>Bathypotamichthys</i> sp.			
Pimelodidae	<i>Bathypotamichthys</i> sp.			
Pimelodidae	<i>Bathypotamichthys</i> sp.		30	
Pimelodidae	<i>Pimelodus altissimus</i>			1
Pimelodidae	<i>Pimelodus altipinnis</i>			
Pimelodidae	<i>Bathypotamichthys</i> sp.		2	
Pimelodidae	<i>Pimelodella cristata</i>			
Pimelodidae	<i>Pimelodella cristata</i>		65	
Pimelodidae	<i>Megalonema</i> sp.			
Pimelodidae	<i>Megalonema</i> sp.			

Análise do conteúdo estomacal (%) dos peixes bentônicos no médio rio Negro. (cont.)

DETRITO				
Família	Espécie	MOANI	MOVNI	Aréia
Doradidae	<i>Leptodoras linnelli</i>			
Doradidae	<i>Nemadora trimaculatus</i>			
Doradidae	<i>Leptodoras linnelli</i>	2,5		5
Doradidae	<i>Leptodoras linnelli</i>	25		15
Doradidae	<i>Stenodora microstomus</i>	12,5	5	20
Doradidae	<i>Leptodoras praelongatus</i>			2
Doradidae	<i>Leptodoras praelongatus</i>	15		10
Doradidae	<i>Hassar</i> sp. 6			
Doradidae	<i>Leptodoras praelongatus</i>			5

DETRITO

Família	Espécie	MOANI	MOVNI	Árèia
Sternopygidae	<i>Rabdolichops electrogramus</i>	100		
Sternopygidae	<i>Eigemmaia macrops</i>	90		
Sternopygidae	<i>Eigemmaia macrops</i>	13		
Sternopygidae	<i>Eigemmaia macrops</i>			
Sternopygidae	<i>Eigemmaia virescens</i>	60		
Sternopygidae	<i>Rhabdolichops caviceps</i>			
Sternopygidae	<i>Eigemmaia macrops</i>	40		
Sternopygidae	<i>Rabdolichops electrogramus</i>	80	9,9	
Ramphichthyidae	<i>Gymnorhamphichthys rosamariae</i>			
Ramphichthyidae	<i>Gymnorhamphichthys rosamariae</i>	50		5
Apterontidae	<i>Sternachogiton porcinum</i>	79,5		20
Apterontidae	<i>Porotergus campsus</i>	70		
Apterontidae	<i>Orthosternachus tamandua</i>	60		40
Apterontidae	<i>Apterontus bonaparte</i>	63		
Apterontidae	<i>Sternachogiton nattereri</i>	76		
Apterontidae	<i>Apterontus bonaparte</i>	80		
Apterontidae	<i>Sternachorhynchus curvirostris</i>	29,3		
Ageneiosidae	<i>Ageneiosus</i> sp. 3	98		
Ageneiosidae	<i>Ageneiosus</i> sp. 3		100	
Auchnepteridae	<i>Pseudopapterus cucuhyensis</i>	100		
Auchnepteridae	<i>Centronochlus heckeli</i>	79,5		
Cichlidae	<i>Biotoecus opercularis</i>	20		
Engraulidae	<i>Lycengraulis</i> sp.			
Engraulidae	<i>Lycengraulis</i> sp.	69,9		
Pimelodidae	<i>Brachyplatystoma filamentosum</i>	4		
Pimelodidae	<i>Pimelodus blochii</i>	5		1
Pimelodidae	<i>Pimelodus blochii</i>	18	30	
Pimelodidae	<i>Pimelodus altipinnis</i>	60	32,5	
Pimelodidae	<i>Pimelodus altipinnis</i>	45	40	1
Pimelodidae	<i>Masteglanis</i> sp.	28		
Pimelodidae	<i>Pimelodus altissimus</i>	8	1	
Pimelodidae	<i>Bathypotamichthys</i> sp.	83,5		
Pimelodidae	<i>Bathypotamichthys</i> sp.	80		
Pimelodidae	<i>Bathypotamichthys</i> sp.	70		
Pimelodidae	<i>Pimelodus altissimus</i>	52	30	
Pimelodidae	<i>Pimelodus altipinnis</i>	60	28	
Pimelodidae	<i>Bathypotamichthys</i> sp.	13		
Pimelodidae	<i>Pimelodella cristata</i>	48		
Pimelodidae	<i>Pimelodella cristata</i>			
Pimelodidae	<i>Megalonema</i> sp.		60	
Pimelodidae	<i>Megalonema</i> sp.		35	

MOANI = Material Orgânico Animal Não Identificado

MOVNI = Material Orgânico Vegetal Não Identificado