

Universidade Federal de Juiz de Fora - UFJF
Programa de Pós Graduação em Ecologia Aplicada ao Manejo e
Conservação de Recursos Naturais - PGECOL

Origem e destino do carbono em sistemas límnicos –
uso de técnicas isotópicas em reservatórios e lagos rasos

Raquel Fernandes Mendonça

Orientador: Prof. Dr. Fábio Roland

Dissertação apresentada ao Instituto de
Ciências Biológicas, da Universidade
Federal de Juiz de Fora, como parte dos
requisitos para obtenção do Título de
Mestre em Ecologia.

Juiz de Fora, MG - Brasil
Julho de 2007

Origem e destino do carbono em sistemas límnicos –
uso de técnicas isotópicas em reservatórios e lagos rasos

Raquel Fernandes Mendonça

Dissertação apresentada ao Instituto de
Ciências Biológicas, da Universidade
Federal de Juiz de Fora, como parte dos
requisitos para obtenção do Título de
Mestre em Ecologia.

Dr. Fábio Roland
Universidade Federal de Juiz de Fora – UFJF

Dr. Nestor Mazzeo
Universidad de La Republica – UNDELAR – Uruguay

Dr. Jean Ometto
IGBP/INPE e Universidade Federal de Juiz de Fora - UFJF

Juiz de Fora, MG - Brasil
Julho de 2007

FICHA CATALOGRÁFICA

MENDONÇA, RAQUEL FERNANDES

Origem e destino do carbono em sistemas límnicos –
uso de técnicas isotópicas em reservatórios e lagos rasos

72p.: 11 figuras e 4 tabelas

Universidade Federal de Juiz de Fora, 2007

Dissertação de Mestrado, PGECOL

Orientador:

Dr. Fábio Roland

HOMENAGEM

Singelamente e respeitosamente homenageamos cientistas que saem de cena precocemente. Este trabalho pretendeu herdar um pouco do brilhantismo acadêmico e da energia vibrante do

Dr. Carlos Araujo-Lima.

*Aos meus melhores amigos, exemplos de companheirismo e
cumplicidade: Luiza, Samuel e Natália.*

Aos meus irmãos dedico este trabalho.

AGRADECIMENTOS

Ao Dr. Fábio Roland, orientador e grande amigo, por me proporcionar incontáveis oportunidades de crescimento profissional e humano, sempre depositando confiança em meu trabalho, MEU ESPECIAL AGRADECIMENTO. Até mesmo nossos desentendimentos se tornaram aprendizado. Muito obrigada!

Ao Dr. Jean Pierre Ometto, co-orientador, por me apresentar a ecologia isotópica (pela qual me encantei!) e por contribuir para a realização deste trabalho desde a concepção das primeiras idéias. Obrigada por ser paciente diante dos meus tantos questionamentos!

À Dr^a. Vera Huszar pelas contribuições intelectuais e práticas ao longo do desenvolvimento desta dissertação, sendo mais que colega de trabalho, sendo uma amiga. Por representar um exemplo de entusiasmo em relação ao trabalho e à vida, meu carinhoso agradecimento.

Ao Dr. Marcelo Manzi Marinho pela importante ajuda na interpretação de dados e na redação de textos, mas também pelas muitas palavras de amizade e incentivo.

À FURNAS Centrais Elétricas S.A. pela concessão da bolsa de mestrado e auxílio financeiro para a realização do trabalho nos reservatórios.

Ao Projeto Balanço de Carbono nos Reservatórios de FURNAS Centrais Elétricas S.A. por ter sido a base de minha formação acadêmica e de minha inserção na comunidade científica brasileira. Ao André Cimblaris por ser facilitador da execução deste projeto, promovendo o crescimento científico do meu grupo como um todo.

Aos colegas do Laboratório de Ecologia Isotópica (CENA), em especial ao Edmar Mazzi, por viabilizar a realização das análises de isótopos estáveis e por me receber sempre muito gentilmente.

Aos colegas da Universidade de Wageningen (Holanda) por me acolherem como parte do grupo, proporcionando um período de muito aprendizado. Em especial, ao Dr. Marten Scheffer pelas discussões científicas que muito contribuíram para a realização deste trabalho. À Gissell Lacerot pela preciosa contribuição na análise dos dados do Projeto SALGA e por ser companheira de viagens, jantares e cervejas!

À Sarian Kosten, uma grande amiga, pela convivência sempre agradável durante minha estada na Holanda, por me ensinar muito sobre limnologia e sobre a cultura holandesa! Muito obrigada!

Ao Laboratório de Ecofisiologia e Toxicologia de Cianobactérias (UFRJ) e ao Laboratório de Ecologia Marinha (UFF), por gentilmente realizar a liofilização das amostras de peixes e zooplâncton.

Aos amigos do Laboratório de Ecologia Aquática pelos inesquecíveis momentos de alegria, pelo companheirismo e pela troca de experiências. Alessandro, Caique (o José), Emílio, Felipe, Fernanda, Gladson, Luciana, Lúcia (minha querida Equivalente), Marcela, Mariana, Marina, Natália, Nathan, Priscila e Simone, é muito bom tê-los por perto! Amo cada um de vocês!

À Raphaela pela cumplicidade, por termos compartilhado tanto as alegrias quanto as crises que surgiram ao longo destes últimos anos. Obrigada por ter sido uma grande amiga!

Por fim, aos meus familiares pelo apoio incondicional e por representarem meu 'porto seguro'. À minha mãe, Elizabeth, pelas longas conversas e por ser meu exemplo de responsabilidade, paciência e força. Ao meu pai, Francisco, pelos bilhetes "Você tem dois artigos para escrever!" e "O que você produziu hoje?" entre tantos outros, que simbolizam a imensurável importância na conclusão desta dissertação.

SUMÁRIO

RESUMO GERAL	viii
GENERAL ABSTRACT	ix
ÍNDICE DE FIGURAS	x
ÍNDICE DE TABELAS	xii
1. INTRODUÇÃO GERAL	1
1.1. A química dos isótopos estáveis	1
1.2. Isótopos estáveis em estudos ambientais	4
1.3. Modelos de mistura	5
1.4. Isótopos estáveis em limnologia	6
2. OBJETIVOS GERAIS	9
3. CAPÍTULO 1	10
3.1. Introdução	11
3.2. Métodos	12
3.3. Resultados	14
3.4. Discussão	16
4. CAPÍTULO 2	27
4.1. Introdução	28
4.2. Métodos	30
4.3. Resultados	31
4.4. Discussão	33
5. DISCUSSÃO GERAL	47
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	50

RESUMO GERAL

Origem e destino do carbono em sistemas límnicos –
uso de técnicas isotópicas em reservatórios e lagos rasos

A metodologia de isótopos estáveis é uma ferramenta que superou em muitos sentidos as técnicas primariamente utilizadas para traçar rotas de elementos químicos no ambiente natural e, por isto, tem sido largamente utilizada em estudos limnológicos. Esta dissertação abordou princípios da ecologia isotópica, com foco em dois estudos, a saber: (1) estimativa das fontes de carbono e padrões espaciais do material em suspensão em reservatórios tropicais e (2) avaliação do destino do carbono orgânico ao longo de cadeias tróficas em lagos rasos sul americanos. A influência terrestre, que variou de 7 a 100%, apresentou forte relação com a zonação nos reservatórios, sendo considerada um caráter de diferenciação ecológica entre os sistemas. Os padrões isotópicos observados nos lagos rasos estudados não apresentaram relação com o gradiente latitudinal. Em geral, produtores primários empobrecidos em ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}$ entre -33 e -22‰) apresentaram maior importância como base energética para consumidores. Os objetivos do presente trabalho foram atendidos e complementaram os resultados obtidos no âmbito dos projetos nos quais está inserido: Balanço de Carbono nos Reservatórios de FURNAS Centrais Elétricas S.A., que tem como foco estudar o potencial de emissão de gases de efeito estufa por reservatórios, e *South American Lake Gradient Analysis*, que busca verificar a ação de mudanças climáticas sobre a dinâmica de lagos rasos.

GENERAL ABSTRACT

Sources and paths of organic matter in limnic systems –
application of stable isotopes technique in reservoirs and shallow lakes

The stable isotopes technique is a tool that overcame in many aspects the methods originally applied on element cycle studies. Therefore it has been largely used in limnologic researches. This work has focused effort on two investigation lines based on isotopic ecology: (1) estimation of carbon sources and spatial patterns of suspended matter in tropical reservoirs and (2) evaluation of carbon flow through food web components on South American shallow lakes. The terrestrial influence over reservoirs seston showed a wide variation range (from 7 to 100%). It was strongly related to the systems zonation and was considered a factor of discerning between them. The patterns on isotopic composition observed in the shallow lakes were not related to the latitude gradient. In general, the ^{13}C -depleted primary producers ($\delta^{13}\text{C}$ between -33 e -22‰) presented higher importance as energetic basis to consumers. The aims of this study were attained, complementing the results reached by the projects it takes part: *Balço de Carbono nos Reservat3rios de FURNAS Centrais El3tricas S.A.*, that is focused on evaluating the potential of green house gasses emissions from reservoirs, and South American Lake Gradient Analysis, that aims to verify the effects of climate changes on shallow lakes dynamics.

ÍNDICE DE FIGURAS

1. Relação entre o teor dos isótopos de N e C e os valores de $\delta^{15}\text{N}$ e $\delta^{13}\text{C}$. Grandes variações, de até 100‰, correspondem a pequenas variações nas porcentagens de ^{15}N e ^{13}C . (modificada de Peterson & Fry 1987) 3
2. Histograma mostrando a distribuição freqüências dos valores de $\delta^{13}\text{C}$ em material vegetal, baseado em aproximadamente 1000 análises realizadas em diferentes laboratórios (modificada de O'leary 1988). 7
3. Localização dos reservatórios amostrados no território Brasileiro. Os sistemas não estão representados em mesma escala. Para comparação entre as dimensões dos mesmos, consultar a Tabela 2. 22
4. Dados de precipitação diária registrados por estações meteorológicas localizadas próximos das barragens dos reservatórios. As setas pontilhadas e sólidas indicam o início das coletas correspondentes aos períodos chuvoso e seco, respectivamente. 23
5. Valores médios de concentração (mg L^{-1}) e composição isotópica ($\delta^{13}\text{C}$) do material em suspensão durante o período da seca, nos tributários (Trib) e nas regiões: próxima aos rios (1), intermediária (2) e próxima à barragem (3). 24
6. Porcentagem de carbono terrestre no material em suspensão nos reservatórios. São exibidas médias de valores obtidos pelos modelos de mistura para cada uma das regiões: próxima aos rios (1), intermediária (2) e próxima à barragem (3). 25

7. Concentração (mg L^{-1}) e composição isotópica ($\delta^{13}\text{C}$) do material em suspensão nas amostragens em perfil de profundidade realizadas nos pontos próximos das barragens de cada reservatório. 26
8. Localização dos lagos amostrados no território Sul Americano. 41
9. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ (A) e $\delta^{13}\text{C}$ (B) de produtores primários e consumidores, dispostos em ordem de latitude dos lagos a que pertencem. 42
10. Distribuições de frequência dos valores de $\delta^{13}\text{C}$ para autótrofos (a) e consumidores (b) em todos os lagos. Os dados referentes às amostras de zooplâncton foram considerados indicativos do $\delta^{13}\text{C}$ do fitoplâncton. 43
11. Estruturas tróficas dos lagos amostrados em cada região, ilustradas pela combinação das composições isotópicas de nitrogênio e carbono. As áreas em cinza representam regiões teóricas formadas pela união das fontes primárias de energia corrigidas para um nível trófico (fracionamento de 0,8 e 3,4‰ para $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ respectivamente). No interior desta área estariam localizados os consumidores primários, considerando que a totalidade dos produtores foi representada. 44

ÍNDICE DE TABELAS

1.	Abundância média em que os isótopos estáveis mais utilizados em estudos ambientais são encontrados na natureza.	2
2.	Algumas informações a respeito da morfometria e limnologia dos reservatórios amostrados.	21
3.	Variação espacial e sazonal nos valores médios de concentração (mg L^{-1}) e composição isotópica ($\delta^{13}\text{C}$) do material em suspensão.	21
4.	Características físicas, químicas e referentes à cobertura por macrófitas para os lagos amostrados para isótopos estáveis. Os sistemas estão apresentados em ordem crescente de latitude.	40

1. INTRODUÇÃO GERAL

1.1. A química dos isótopos estáveis

Determinados elementos apresentam variações naturais em seus pesos atômicos devido a diferenças no número de nêutrons em seus núcleos. Átomos de um mesmo elemento com diferentes valores de massa são chamados isótopos. A ocorrência de isótopos afeta apenas levemente as propriedades físicas e químicas básicas dos elementos, mas faz com que cada substância possua uma determinada proporção de diferentes isótopos, permitindo que sejam identificados analiticamente por espectrometria de massa. Aqueles isótopos que não alteram sua massa com o tempo, através da emissão de partículas ou energia, são considerados não-radioativos ou estáveis (Schimel 1993).

Os isótopos estáveis, que foram primordialmente aplicados em estudos de geoquímica, encontraram um vasto campo de atuação em estudos ambientais. A utilidade destes está na habilidade em registrar informações acerca de fontes de matéria e de processos (Peterson & Fry 1987). Os principais elementos usados em análises de isótopos estáveis com fins de estudos ambientais são carbono (C), nitrogênio (N), enxofre (S), oxigênio (O) e hidrogênio (H). Os isótopos estáveis formados a partir destes elementos, assim como suas respectivas porcentagens de ocorrência no meio ambiente, estão apresentados na Tabela 1. Neste trabalho foram utilizados apenas os isótopos estáveis de C e N.

Tabela 1. Abundância média em que os isótopos estáveis mais utilizados em estudos ambientais são encontrados na natureza.

Elemento	Isótopo	Abundância média (%)
Hidrogênio	¹ H	98,98
	D	0,02
Carbono	¹² C	98,89
	¹³ C	1,11
Nitrogênio	¹⁴ N	99,34
	¹⁵ N	0,37
Oxigênio	¹⁶ O	99,76
	¹⁷ O	0,037
	¹⁸ O	0,199
Enxofre	³² S	95,02
	³⁴ S	4,21

A **razão isotópica** de um elemento é expressa pela razão entre o isótopo raro e o abundante, que geralmente correspondem ao de maior e menor massa, respectivamente. Como as variações naturais da razão dos isótopos estáveis são pequenas, é utilizada a notação “**delta**” (δ), que expressa o desvio relativo do valor obtido numa amostra comparada com o padrão, em partes por mil. Os resultados são calculados pela equação:

$$\delta X (\text{‰}) = \left\{ \left[\frac{R_{\text{amostra}}}{R_{\text{padrão}}} \right] - 1 \right\} \times 1000$$

onde, utilizando C e N como exemplos, $X = {}^{13}\text{C}$ ou ${}^{15}\text{N}$ e $R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$ ou ${}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$, fornecendo o valor de $\delta^{13}\text{C}$ ou $\delta^{15}\text{N}$. O aumento no valor de δ corresponde a um aumento no teor de isótopos pesados, e vice-versa (Figura 1).

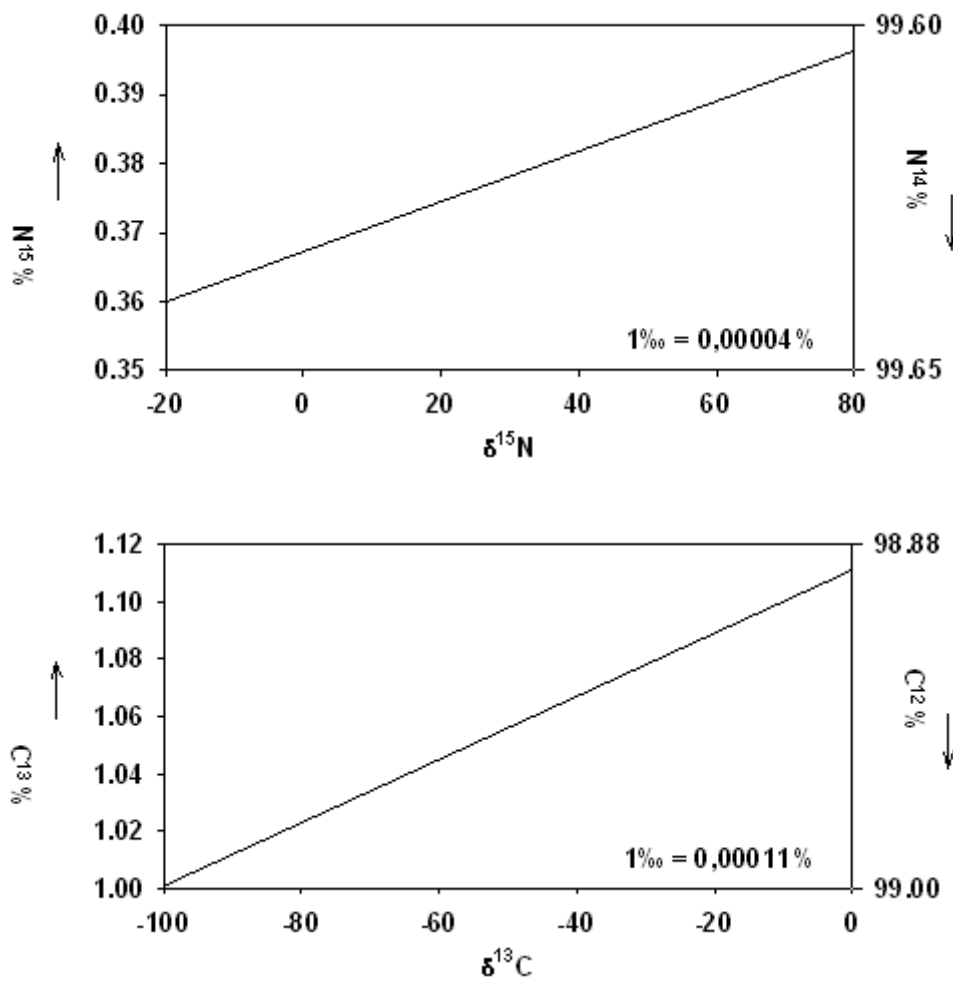


Figura 1. Relação entre o teor dos isótopos de N e C e os valores de $\delta^{15}\text{N}$ e $\delta^{13}\text{C}$.
Grandes variações, de até 100‰, correspondem a pequenas variações nas porcentagens de ^{15}N e ^{13}C . (Modificada de Peterson & Fry 1987)

A determinação de padrões isotópicos internacionais para cada isótopo se fez necessária para permitir a acurada comparação entre valores de estudos experimentais. Os padrões foram escolhidos por demonstrarem valores consistentes (em % de cada isótopo) após múltiplas medidas. O dióxido de carbono originário do carbonato de cálcio proveniente da formação carbonácea Pee Dee Belemnite, na Carolina do Sul (PDB), foi adotado como padrão para $\delta^{13}\text{C}$. O padrão originalmente utilizado para o $\delta^{15}\text{N}$, e ainda aceito, é o nitrogênio atmosférico. A precisão dos espectrômetros de massa é tipicamente de $\pm 0.2\text{‰}$ ou melhor (Peterson & Fry 1987).

Os isótopos de um elemento diferem em determinadas características, como consequência da variação em massa atômica, tais como: densidade gasosa, densidade da fase condensada e taxas de difusão e evaporação. Existe, ainda, grande diferença termodinâmica entre as variadas formas isotópicas de um elemento, propriedades que fazem com que as reações bioquímicas que os envolvem ocorram em taxas levemente distintas (Urey 1947). Estas diferenças favorecem os isótopos mais leves ou os mais pesados, levando à ocorrência de depleção ou enriquecimento, respectivamente, do produto em relação ao substrato. Este fenômeno é chamado **fracionamento isotópico**.

1.2. Isótopos estáveis em estudos ambientais

A aplicação de isótopos estáveis em estudos ambientais é fundamentada na diferença isotópica existente entre os diversos compartimentos de um ecossistema. Parte-se da premissa de que a razão isotópica de um elemento varia de forma previsível à medida que ele cicla pela biosfera, ou seja, que o fracionamento isotópico é previsível. Os isótopos mais raros ocorrem na natureza em concentrações extremamente baixas (Tabela 1) e suas características físicas e químicas são apenas levemente diferentes em relação aos mais abundantes. Deste modo, mudanças nestas concentrações não refletem no funcionamento do sistema, ampliando as vantagens dos métodos envolvendo isótopos estáveis.

A metodologia de isótopos estáveis vem sendo utilizada em estudos ecológicos há aproximadamente 30 anos, com crescente sucesso. A abundância natural de isótopos estáveis pode ser utilizada para avaliar padrões e mecanismos em um único organismo assim como para traçar cadeias tróficas, entender paleodietas, e acompanhar todo o ciclo de elementos em ecossistemas terrestres e aquáticos (Lajtha & Michener 1994). Além de medidas das concentrações naturais de isótopos, a adição experimental de substâncias marcadas isotopicamente, com consequente

enriquecimento do sistema, é utilizada em alguns estudos ecológicos (Cole *et al.* 2002).

1.3. Modelos de mistura

Quando o material analisado possui duas ou mais fontes isotópicas, modelos de mistura são aplicados para a determinação das contribuições relativas das fontes. Tais modelos têm sido utilizados em estudos limnológicos para a determinação de fontes antropogênicas de nutrientes (Wayland & Hobson 2001), de fontes de alimento para consumidores (Vander Zanden *et al.* 1999; Clapcott & Bunn 2003), das proporções autóctone e alóctone em matéria orgânica particulada (Fontugne & Jouanneau 1987; Cai *et al.* 1988), bem como da dependência de cadeias tróficas em relação a cada uma destas fontes (Bunn & Boon 1993; Junguer & Planas 1994). Tomando como exemplo um consumidor (cons), que tenha como fonte alimentar os itens A e B, o cálculo da importância de cada item na dieta seria baseado nas equações:

$$(1) \% A = \left[\frac{\delta^{13}C_{\text{cons}} - \delta^{13}C_B - f_x}{\delta^{13}C_A - \delta^{13}C_B} \right] \times 100$$

$$(2) \% B = 100 - \% A$$

onde f_x é o fator de enriquecimento por nível trófico (frequentemente entre 0 e 1‰, DeNiro & Epstein 1978; Post 2002).

Os modelos de mistura são mais eficientes quanto menores forem as possíveis fontes isotópicas existentes no sistema em questão. Além disso, os modelos tornam-se pouco precisos em casos de elevada variabilidade ou sobreposições de valores de fontes (Rosenfeld & Roff 1992; France 1995a)

1.4. Isótopos estáveis em limnologia

O $\delta^{13}\text{C}$ do CO_2 atmosférico é considerado homogêneo, tendo sofrido um decréscimo de quase 1‰ nos últimos 30 anos devido ao incremento em CO_2 leve (pobre em ^{13}C) proveniente da queima de combustíveis fósseis (Peng *et al.* 1986). A assimilação de carbono por plantas terrestres do tipo C_3 envolve um fracionamento de aproximadamente 21‰ ao CO_2 atmosférico (-7‰), originando uma biomassa vegetal com carbono de valor isotópico médio igual a -28‰ (Deines 1980). No caso de plantas terrestres do tipo C_4 (-12‰), a produção de biomassa envolve um menor fracionamento, de aproximadamente 5‰. Por muitos anos, milhares de amostras de tecido vegetal tiveram o $\delta^{13}\text{C}$ medido por laboratórios em várias partes do mundo e uma clara distinção entre plantas C_3 e C_4 foi obtida (O'leary 1988), como mostra a Figura 2. Desde então a composição isotópica de carbono tornou-se valor padrão para a determinação da rota de fixação do CO_2 . A fonte bioquímica da aplicação de isótopos neste tipo de estudo está detalhadamente explicitada em O'leary (1988). Em contraste com plantas terrestres, a relação entre $\delta^{13}\text{C}$ e características bioquímicas ainda não está totalmente clara para plantas aquáticas. De certo esta relação é mais complexa no ambiente aquático uma vez que são diversas as fontes de carbono inorgânico disponíveis, assim como os mecanismos de absorção existentes. Keeley & Sandquist (1992) trazem uma interessante revisão sobre este assunto.

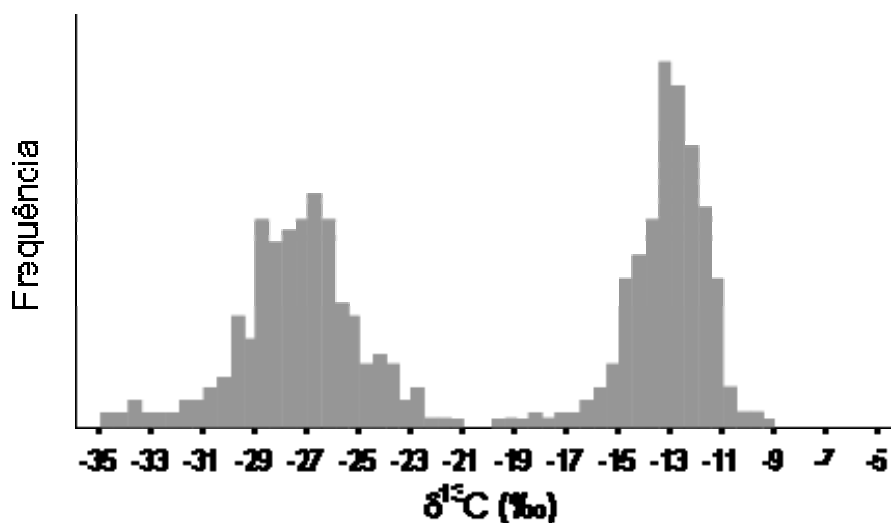


Figura 2. Histograma mostrando a distribuição de valores de $\delta^{13}\text{C}$ em material vegetal, baseado em aproximadamente 1000 análises realizadas em diferentes laboratórios. (Modificada de O'leary 1988)

Ambientes aquáticos não constituem ecossistemas fechados. Eles permanecem em constante troca de energia e materiais com os ecossistemas adjacentes. A bacia de drenagem a que um lago pertence invariavelmente influencia, de diversas formas, o seu funcionamento. O $\delta^{13}\text{C}$ de detritos terrestres que atingem o ambiente aquático é relativamente constante, de aproximadamente -28‰ (France 1995a), valor correspondente a plantas C_3 , que dominam o ambiente terrestre, com exceção daquelas regiões de pastagem, em que imperam as gramíneas (C_4). O $\delta^{13}\text{C}$ de algas, por sua vez, pode variar entre -47 e -6‰ (Finlay et al. 1999; France 1995a; Vuorio et al. 2006). Deste modo, o material autóctone é de difícil rastreamento por meio de isótopos estáveis no ambiente aquático e para efeito de generalização, quando modelos de mistura são aplicados, o valor médio de -35‰ é atribuído à biomassa algal.

Pesquisas que buscam o entendimento de cadeias tróficas em ambientes aquáticos reconhecem o grande potencial dos isótopos estáveis como ferramenta para

determinação de processos, conexões e fluxos de energia. Esta ferramenta compensa as limitações impostas pelo ambiente aquático, tais como impossibilidade de avaliação visual e dificuldade de isolamento de compartimentos. O emprego da metodologia de isótopos estáveis em estudos de cadeia trófica baseia-se na comparação da composição isotópica de carbono e nitrogênio de um determinado material com suas possíveis fontes alimentares. Através do método é possível identificar as complexas interações relacionadas ao fluxo de energia nos ecossistemas utilizando a razão isotópica de carbono (DeNiro & Epstein 1978; Araujo-Lima *et al.* 1986; Michener & Schell 1994; Cole *et al.* 2002; Finlay 2001; O'Reilly *et al.* 2002), bem como a estrutura trófica de rede alimentar por meio do posicionamento ou nível trófico dos consumidores, utilizando a razão isotópica do nitrogênio (Vander Zanden & Rasmussen 1999; Adams & Sterner 2000). A aplicação do método de isótopos estáveis na avaliação das fontes de alimento para consumidores apresenta uma série de vantagens em relação a análises de conteúdo estomacal. Enquanto este método identifica o que foi ingerido em um período recente pelo animal, o $\delta^{13}\text{C}$ de tecidos orgânicos reflete a composição isotópica daquelas fontes de energia que foram efetivamente assimiladas pelo animal. A composição isotópica traz, ainda, uma integração no tempo das dietas, uma vez que reflete o δ de todo o alimento assimilado em um período de tempo que é proporcional à taxa de reposição do tecido analisado. Outra vantagem do método de isótopos estáveis está no fato de utilizarem o ambiente natural, evitando as dificuldades e artificialidades dos estudos em laboratório.

2. OBJETIVOS GERAIS

- Versar sobre a origem e as formas de processamento de carbono em ecossistemas aquáticos continentais;
- Identificar a importância da contribuição do material alóctone para a dinâmica da matéria orgânica em reservatórios artificiais no Cerrado brasileiro;
- Identificar os caminhos energéticos em cadeias alimentares aquáticas de lagos rasos em um gradiente latitudinal na América do Sul.

3. CAPÍTULO 1

Fontes e padrões espaciais de matéria orgânica particulada em quatro reservatórios tropicais

Quatro reservatórios localizados no Cerrado brasileiro foram avaliados quanto à origem e os padrões espaciais da matéria orgânica particulada. Comparações entre os sistemas visaram verificar quais de suas características guiam os padrões relacionado à matéria orgânica. Intenso aporte de material terrestre e padrões claros de redução nas suas concentrações foram observados em períodos chuvosos, uma vez que a carga de material terrestre sedimenta rapidamente ao atingir a área alagada. Para o período de seca, análises de isótopos estáveis traçaram a redução gradual na influência do carbono terrestre para o metabolismo dos sistemas. Os reservatórios de Corumbá e Itumbiara apresentaram maior proporção de matéria orgânica alóctone (60 a 100% e 80 a 85%, respectivamente) em relação a Serra da Mesa e Manso (7 a 21% e 13 a 51%). Amostragens em perfil de profundidade, realizadas em pontos próximos às barragens, indicaram a existência de um fluxo de água no hipolímnio de Serra da Mesa. Foram encontradas evidências de que neste reservatório não apenas os rios tributários, mas também a vegetação terrestre submersa contribui para a entrada de carbono alóctone.

3.1. Introdução

Sistemas límnicos naturais tendem manter em equilíbrio as cargas de entrada e saída de material em suspensão. O aporte de matéria orgânica produzida externamente (alóctone) pode subsidiar o metabolismo de ecossistemas e suportar a produção dos seus consumidores (Vanni & Headworth 2004). A maior parte do material alóctone que atinge sistemas límnicos é constituída de detritos orgânicos (Polis *et al.* 1997). A matéria orgânica importada de sistemas adjacentes pode afetar o balanço metabólico do ecossistema aquático, uma vez que fornece substrato para a respiração microbiana, que chega a superar a produção primária (Odum 1956; Webster & Meyer 1999). Existe um longo histórico de estudos da influência da matéria orgânica terrestre sobre a ecologia de ecossistemas fluviais, no entanto são reduzidas as informações para lagos naturais e ainda mais escassas para reservatórios artificiais. Sabe-se que lagos frequentemente recebem grandes cargas de material proveniente da bacia de drenagem e, ainda que se trate de uma matéria orgânica refratária, a consequência disto na maioria dos lagos é uma maior respiração planctônica total em relação à produção primária. Cole *et al.* (1994) compilaram dados de pressão parcial de CO₂ em 1612 lagos englobando grande variação geográfica e encontraram uma forte tendência à heterotrofia.

Em reservatórios artificiais ocorrem padrões peculiares de transporte e de variação na qualidade do material particulado (Thornton *et al.* 1990). A entrada de material alóctone ocorre principalmente a partir dos rios tributários, com sua gradual sedimentação à medida que diminui a distância em relação à barragem. Desta forma, existe também um gradiente na intensidade da influência da matéria orgânica particulada terrestre sobre o metabolismo do sistema, a respeito do qual poucos estudos foram realizados.

A quantificação das influências da matéria orgânica autóctone (produzida no sistema) e alóctone pode ser feita através de medidas diretas de isótopos estáveis de

carbono ($\delta^{13}\text{C}$). Estudos da variação da qualidade da matéria orgânica com modelos de mistura simples, em que as fontes são valores de $\delta^{13}\text{C}$ típicos de matéria orgânica terrestre e autóctone, têm sido aplicado com sucesso (Salomons & Mook 1981; Fontugne & Jouanneau 1987; Cai et al., 1988). O uso destes modelos de mistura é baseado na suposição de que as fontes de carbono para os sistemas são apenas as citadas acima.

Os objetivos deste trabalho foram (1) demonstrar a ocorrência de gradiente horizontal na concentração de matéria orgânica em suspensão e (2) verificar a variabilidade espacial na contribuição terrestre para o material orgânico particulado em quatro reservatórios tropicais. Através de avaliações comparativas buscou-se verificar quais das características dos sistemas guiam as variações em concentrações e fontes de matéria orgânica. Para períodos chuvosos, em que ocorre intensa descarga de rios seguida por sedimentação, padrões claros de redução na concentração de material em suspensão à medida que se aproxima da barragem foram esperados. Em períodos de seca, por outro lado, tais gradientes não deveriam ser observados e a influência terrestre deveria ser traçada por análises de isótopos estáveis. Este trabalho foi desenvolvido no âmbito do Projeto Balanço de Carbono nos Reservatórios de FURNAS Centrais Elétricas S.A.

3.2. Métodos

Área de estudo – Quatro reservatórios localizados em uma estreita faixa latitudinal foram estudados (Figura 3): Serra da Mesa ($13^{\circ} 41'S$; $49^{\circ} 30'W$); Manso ($14^{\circ} 52'S$; $55^{\circ}40'W$); Corumbá ($17^{\circ} 59'S$; $48^{\circ} 31'W$) e Itumbiara ($18^{\circ}25'S$; $49^{\circ}06'W$). Todos eles localizam-se no cerrado brasileiro, uma região de floresta tropical semi-decídua. O clima é tropical úmido, com estação chuvosa durante o verão e seca durante o inverno; esta última estação não é muito acentuada, com temperaturas médias de no mínimo 18°C . O reservatório de Serra da Mesa pertence à bacia hidrográfica do

Tocantins-Araguaia, sendo o maior reservatório brasileiro em volume e o quinto maior em área. Seu principal rio tributário é o Rio Tocantins. Cerca de cinco vezes menor que Serra da Mesa, o reservatório de Manso localiza-se na porção norte do Pantanal, a maior área alagável do mundo e pertence à bacia hidrográfica do Rio Paraguai. Os reservatórios de Corumbá e Itumbiara pertencem à bacia hidrográfica do Paraná e tem como principais tributários, respectivamente, os rios Corumbá e Paranaíba. Todos os reservatórios são utilizados para geração de energia elétrica. Algumas de suas principais características estão exibidas na Tabela 2.

Amostragem – Campanhas foram realizadas nas estações seca e chuvosa, nos anos de 2004 e 2005 para os grupos Serra da Mesa/Manso e Corumbá/Itumbiara, respectivamente. Amostras de água foram coletadas em sub-superfície ao longo dos corpos dos reservatórios, em um total de 6, 12, 9 e 9 pontos em Serra da Mesa, Manso, Corumbá e Itumbiara. De modo a facilitar as análises, os pontos amostrados foram divididos em 3 grupos de acordo com a localização em relação às barragens, a saber: (1) próximos às entradas dos rios tributários; (2) em regiões intermediárias (3) próximo às barragens. No reservatório de Serra da Mesa alguns rios tributários foram amostrados. Em cada reservatório, um ponto próximo da barragem foi amostrado em perfil incluindo cinco profundidades, adotadas seguindo o seguinte critério: (1º) sub-superfície; (2º) metade da zona eufótica; (3º) limite inferior da zona eufótica; (4º) metade da zona afótica e (5º) 3 metros acima do fundo. A determinação do limite da zona eufótica foi realizada com o auxílio de um radiômetro.

Dados meteorológicos – Dados diários de chuva foram obtidos em estações meteorológicas localizadas próximo às barragens de cada reservatório, por intervalos de 11 meses, incluindo os períodos das coletas.

Material em suspensão – Em campo, as amostras de água foram filtradas em filtros de fibra de vidro (Whatman GF/C), que foram embrulhados em folhas de alumínio para posterior acondicionamento em *freezer* (-20°C) até as análises. No Laboratório de Ecologia Aquática os filtros foram secos em estufa (60°C; 48h) e as

concentrações de material em suspensão foram determinadas por método gravimétrico, segundo Apha (1998).

Isótopos estáveis de carbono – Depois de utilizados para determinação das concentrações de material em suspensão os filtros coletados na estação seca foram analisados para isótopos estáveis no Laboratório de Ecologia Isotópica (CENA-USP). Fragmentos dos filtros foram lacrados em cápsulas de estanho e inseridos em um analisador elementar para combustão (Carlo Erba-EA). O gás carbônico gerado foi purificado em uma coluna de cromatografia gasosa e passado diretamente para a entrada do espectrômetro de massa (Delta Plus, Finnigan Mat). A razão isotópica foi expressa na forma de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) em relação ao padrão PDB. Para a determinação da importância das diferentes fontes de matéria orgânica para o seston foi utilizado um modelo de mistura simples, de acordo com a seguinte função:

$$\% \text{ alóctone} = \left(\frac{\delta^{13}\text{C}_{\text{seston}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{alóctone}}}{\delta^{13}\text{C}_{\text{alóctone}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{autóctone}}} \right) \times 100$$

onde $\delta^{13}\text{C}_{\text{autóctone}}$ e $\delta^{13}\text{C}_{\text{alóctone}}$ são valores de $\delta^{13}\text{C}$ típicos para material terrestre e para material autóctone respectivamente.

3.3. Resultados

Em cada reservatório valores médios de concentração e $\delta^{13}\text{C}$ do material em suspensão foram calculados reunindo todos os pontos correspondentes a um mesmo grupo espacial. A menor concentração ($1,4 \text{ mg L}^{-1}$) foi observada em Serra da Mesa, durante a estação seca, enquanto a maior ($186,6 \text{ mg L}^{-1}$) ocorreu no reservatório de Corumbá, também na seca (Tabela 3). Em ambas as estações do ano Corumbá e Itumbiara apresentaram, em geral, maiores concentrações de material em suspensão em relação a Serra da Mesa e Manso. As estações seca e chuvosa foram bem definidas, como pode ser observado na figura 4. Com exceção do reservatório de

Corumbá, as maiores concentrações foram obtidas na estação chuvosa, como está evidenciado pela Tabela 3. Os maiores valores da estação chuvosa ocorreram próximos aos rios (nas zonas de influência de rios), sofrendo redução em direção às barragens. Fortes gradientes espaciais ocorreram em todos os reservatórios neste período. Os rios tributários amostrados em Serra da Mesa apresentaram os valores mais elevados em ambas as estações (123,5 e 5,1 mg L⁻¹ na chuva e seca, respectivamente), fortalecendo o padrão de gradiente longitudinal. Na estação chuvosa, por outro lado, apenas o reservatório de Corumbá apresentou tal gradiente.

Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ variaram de -34,4‰ (região próxima da barragem de Serra da Mesa) a -24,9‰ (região próxima aos rios de Corumbá). Para todos os reservatórios, exceto Itumbiara, ocorreu um padrão de decréscimo no $\delta^{13}\text{C}$ na direção rios-barragens. No caso de Itumbiara, os valores foram praticamente constantes ao longo de todo o corpo do reservatório. Os rios tributários em Serra da Mesa apresentaram $\delta^{13}\text{C}$ elevado em relação ao corpo do reservatório, com média de -28,3‰ (Figura 5). Os resultados indicam grandes variações inter e intra-sistemas. Os reservatórios de Corumbá e Itumbiara apresentaram maior proporção de matéria orgânica alóctone (60 a 100% e 80 a 85%, respectivamente) em relação a Serra da Mesa e Manso (7 a 21% e 13 a 51%) (Figura 6).

Nas amostragens em perfil de profundidade as maiores variações em concentração e $\delta^{13}\text{C}$ do material em suspensão ocorreram em Serra da Mesa (0,3 a 15,0 mg.L⁻¹ e -35,1 a -26,4‰). Os maiores valores foram encontrados na profundidade de 42m, seguidos pela de 93m (Figura 7). Os perfis mais homogêneos em Itumbiara (para concentração de material em suspensão, 3,2 to 5,4 mg.L⁻¹) e Corumbá (para $\delta^{13}\text{C}$, -29,0 to -30,0‰). Estes reservatórios apresentaram um material ¹³C-enriquecido ao longo de todo o perfil, enquanto em Manso um seston enriquecido foi observado na amostragem de fundo.

3.4. Discussão

As concentrações de material em suspensão obtidas neste estudo apresentaram aproximadamente a mesma faixa de variação encontrada por outros autores em reservatórios brasileiros (Nogueira *et al.* 1999, Leite 1998, Reis 2002, Beiruth 2000, Velho 2001; Silva *et al.* 2005). Apesar de fazerem parte do mesmo bioma (Cerrado) e de estarem localizados em uma estreita faixa latitudinal, os reservatórios são bastante distintos no que diz respeito à morfometria, tamanho, tempo de residência etc. (Tabela 2), o que levou à ocorrência de distintos padrões de dinâmica do seston.

O cerrado é um bioma caracterizado por apresentar estações seca e chuvosa bem definidas, como pode ser observado na figura 4. O período de amostragem correspondeu a esse padrão, exceto por eventos de chuva na estação seca em Corumbá e Itumbiara (Figure 4). Foi observada forte sazonalidade, causada pela influência da chuva sobre o aporte de material em suspensão, com ocorrência de maiores concentrações de material em suspensão no período chuvoso (Tabela 3). Tal padrão é bem reportado na literatura por diversos autores (Reis 2002, Leite 1998, Nogueira *et al.* 1999; James *et al.* 1987). Chuvas intensas podem ser responsáveis pela maior parte da entrada de material em suspensão em reservatórios, como foi observado por James *et al.* (1987). Devido à redução na velocidade da água e conseqüente rápida sedimentação do material carregado pelos rios, o que ocorre nos pontos iniciais dos reservatórios, a concentração de seston tende a reduzir à medida que se aproxima da barragem. Desta maneira forma-se um gradiente longitudinal muito comum em reservatórios no período de chuvas (Zanata & Espindola, 2002; Reis, 2002; Leite 1998). Este padrão, que mostra o quanto os reservatórios são influenciados pelos rios, é menos notável em Manso (Tabela 3), reservatório que apresentou as menores concentrações de material em suspensão. Ambas as constatações a respeito de Manso são um resultado do fato de este reservatório estar inserido na menor bacia de drenagem. Manso localiza-se próximo à Chapada dos

Guimarães, onde se localizam as nascentes da maioria dos seus rios tributários. Desta forma, pequenos rios, com baixo potencial de carreamento de sedimentos alimentam o reservatório.

No período de seca apenas no reservatório de Corumbá foi observada uma grande entrada de material em suspensão, que chegou a superar o aporte durante as chuvas, e levou à formação do gradiente espacial de concentração. Este padrão está provavelmente relacionado a um evento chuvoso atípico para o período, registrado no reservatório logo após as coletas (Figura 2). Uma vez que as estações meteorológicas localizam-se próximas às barragens dos reservatórios, é possível que este evento chuvoso tenha ocorrido à montante de Corumbá anteriormente às coletas. Esta especulação é fortalecida pela ocorrência de um evento chuvoso menos intenso nos dias subsequentes na barragem do reservatório de Itumbiara, que se localiza a jusante de Corumbá. A elevada concentração de material em suspensão no ponto próximo ao Rio Peixe indica que este tributário foi o responsável pelo aporte de sedimento para Corumbá.

Uma vez que a entrada de material terrestre não foi detectada através das concentrações de material em suspensão no período seco, a contribuição alóctone para o material particulado foi determinada através da composição isotópica do carbono. O $\delta^{13}\text{C}$ da matéria orgânica terrestre é conhecido por variar entre -28 e -26‰ (Deines 1980; Osmond et al. 1981), enquanto o carbono autóctone é normalmente mais leve. Já foram reportados valores de $\delta^{13}\text{C}$ de fitoplâncton variando entre -47 e -6‰ (Vuorio et al, 2006; France 1995a, Finlay et al 1999), no entanto $\delta^{13}\text{C}$ mais elevados são relacionados à impregnação por carbonatos. Normalmente o fitoplâncton é bastante empobrecido em ^{13}C em relação ao material terrestre, com $\delta^{13}\text{C}$ mais frequentemente em torno de -35‰. Assumindo um modelo de mistura simples, foi possível estimar quantitativamente a contribuição relativa do material terrestre para os sistemas (Figura 4). O modelo, que foi baseado em $\delta^{13}\text{C}$ de -28 e -35‰ para o material alóctone e autóctone respectivamente, sugere diferenças marcantes tanto

inter quanto intra-sistemas em termos de origem do material particulado. A importância do material terrestre decresceu no sentido tributário-barragem em todos os reservatórios com exceção e Itumbiara (Figura 6). O baixo teor de carbono terrestre em pontos localizados em zonas intermediárias ou próximos das barragens (grupos espaciais 2 e 3) reflete a deposição do material em suspensão e aumento da produção fitoplanctônica devido principalmente ao aumento da transparência da água. Devido à reduzida densidade fitoplanctônica (Huszar *et al.*, comunicação pessoal), o reservatório de Itumbiara foi dominado por carbono particulado terrestre ao longo de todo o sistema. A figura 6 mostra que mesmo apresentando todo o seston bastante ^{13}C -enriquecido (tipicamente terrestre), o reservatório de Corumbá exibiu um claro gradiente de $\delta^{13}\text{C}$, com valores notadamente elevados nos pontos próximos aos rios. Este fato reporta para a existência de alguma fonte de carbono ^{13}C -enriquecido à montante, e.g. densa vegetação C_4 . Foi registrada, a partir de observações feitas durante os trabalhos de campo, a existência lançamento de esgotos proveniente das cidades próximas nos tributários que abastecem o reservatório de Corumbá. O esgoto humano, por ser constituído de materiais altamente processados, é sempre enriquecido em ^{13}C , e sua presença explicaria os valores maiores até mesmo que o $\delta^{13}\text{C}$ de material terrestre, observados em Corumbá.

Ocorreu uma forte separação inter-sistemas, na qual Corumbá e Itumbiara apresentaram carbono predominantemente alóctone, enquanto em Serra da Mesa e Manso o carbono autóctone representou a maior porção do total em suspensão. Tal resultado é compatível com maiores densidades fitoplanctônicas e concentrações de clorofila *a* nos reservatórios de Serra da Mesa e Manso quando comparado com os demais (Huszar *et al.*, comunicação pessoal)

Os valores notadamente elevados de concentração e $\delta^{13}\text{C}$ do material em suspensão encontrado nas duas últimas profundidades amostradas em Serra da Mesa evidenciaram a existência de um material de origem distinta no hipolímnio deste sistema. Os valores máximos foram observados na camada intermediária (42 metros

de profundidade), o que sugere a ocorrência de um fluxo profundo longitudinal no sentido montante-barragem. Este seria um efeito da posição da tomada d'água, que se localiza aproximadamente 30 metros abaixo da superfície.

O $\delta^{13}\text{C}$ do material coletado em 42 metros foi pesado até mesmo em relação ao seston dos rios tributários (-26,4‰), o que indica tratar-se de matéria orgânica de origem terrestre em algum estágio de decomposição. Três potenciais fontes de material particulado justificariam o elevado $\delta^{13}\text{C}$ da matéria orgânica carregada por esta massa d'água: (1) material oriundo da bacia de drenagem carregado para dentro do corpo do reservatório via rios; (2) material de origem terrestre acumulado no sedimento e ressuspenso pelo fluxo de água; ou (3) vegetação terrestre que foi submergida na ocasião do alagamento da área. As grandes extensões de todos os eixos do reservatório de Serra da Mesa tornam pouco provável que um fluxo contínuo se estabelecesse desde um tributário até a barragem. A segunda e terceira explicações tornam-se mais aceitáveis, sendo que a última ganha força por tratar-se de um reservatório relativamente jovem, com seis anos de enchimento na fase de coletas.

Foi possível observar o gradativo aumento na proporção de carbono autóctone na sub-superfície em direção à barragem, no entanto encontramos um indício de que no hipolímnio o carbono é basicamente terrestre, ao longo de todo o corpo do reservatório. Este é um fator interessante, de grande importância para a limnologia do reservatório de Serra da Mesa. Sugerimos, portanto, que estudos posteriores concentrem esforços no sentido de verificar as características do hipolímnio e a influência desta região no metabolismo global do sistema.

O perfil de profundidade amostrado em Manso sugeriu a ocorrência de decomposição da matéria orgânica em suspensão, possivelmente combinada com influência de sedimento em ressuspensão. Assim como Serra da Mesa, este reservatório apresentou carbono de origem basicamente autóctone na zona eufótica. Já Corumbá e Itumbiara apresentaram perfil bastante homogêneo, com persistência

da assinatura terrestre da superfície ao fundo. A matéria orgânica proveniente do ambiente terrestre é altamente refratária, e por isto sua decomposição é lenta ocorrendo principalmente após atingir o sedimento.

A matéria orgânica de origem terrestre afeta o metabolismo de ecossistemas aquáticos uma vez que representa um importante substrato para a respiração microbiana. Mesmo que apenas uma pequena parte deste material seja consumida pelo metabolismo heterotrófico, a consequência para inúmeros sistemas é que a respiração total excede a produção primária (del Giorgio *et al.* 1999, Cole *et al.* 2000). Desta maneira, o aporte de carbono de origem terrestre amplia o potencial do ecossistema aquático como emissor de CO₂ e CH₄ para a atmosfera. Neste sentido, os dados apresentados neste trabalho sugerem que os reservatórios de Corumbá e Itumbiara estariam mais propensos a contribuir para o incremento do efeito estufa, que é causado pelas altas concentrações atmosféricas dos gases citados anteriormente.

Reservatórios artificiais apresentam uma fonte extra de carbono alóctone, que lhes é peculiar: vegetação terrestre submersa. Este trabalho traz um indício da importância desta fonte para o metabolismo global dos sistemas. A decomposição do material terrestre inundado é capaz de alterar quantitativa e qualitativamente a composição do hipolímnio e de toda a coluna d'água em condições não-estratificadas e estratificadas respectivamente.

Os sistemas amostrados estão inseridos no mesmo bioma, no entanto mostraram-se bastante distintos em termos de captação de carbono terrestre. Isto mostra que pequenas diferenças nas características das bacias de drenagem, somadas a variações morfológicas dos reservatórios refletem em grandes divergências nas características limnológicas de reservatórios. Fica clara a forte interdependência entre os ambientes terrestre (bacia de drenagem) e aquático (reservatórios) e a importância da troca de materiais e energia entre eles.

Tabela 2. Algumas informações a respeito da morfometria e limnologia dos reservatórios amostrados.

		Serra da Mesa	Manso	Corumbá	Itumbiara
Início da operação		1998	2000	1997	1980
Tempo de residência (anos)	pós-chuva	0,44	1,97	0,04	0,21
	chuva	3,30	3,07	0,21	0,35
Nível máximo (m)		460	287	595	520
Nível mínimo de operação (m)		417,3	278	570	495
Área inundada (Km ²)		1784	427	65	778
Volume total (Km ³)		54,4.10 ⁹	7,3.10 ⁹	1,5	1,7.10 ¹⁰
Volume útil (Km ³)		43,25	2,9.10 ⁶	1,03	12454
Capacidade instalada (MW)		1275	212	375	2082
Zona eufótica (m)		6,6-12,0	5,4-13,5	0,3-10,0	6,0-15,9
Zona de mistura (m)		9,0-12,0	13,4-40,0	5,0-20,0	10,0-42,0
Clorofila a (µg L ⁻¹)		0,4-11,2	1,8-14,6	2,7-7,62	2,9-5,3

Tabela 3. Variação espacial e sazonal nos valores médios de concentração (mg L⁻¹) e composição isotópica ($\delta^{13}\text{C}$) do material em suspensão.

Reservatório	Período	MS (mg L ⁻¹)			$\delta^{13}\text{C}$ (‰)		
		Região 1	Região 2	Região 3	Região 1	Região 2	Região 3
Serra da Mesa	chuvoso	46,83	29,17	10,50			
	seco	1,37	1,58	1,43	-33,08	-34,14	-34,40
Manso	chuvoso	12,67	6,00	6,67			
	seco	5,91	2,49	1,64	-30,39	-33,25	-33,85
Corumbá	chuvoso	61,70	36,33	3,40			
	seco	186,60	34,80	5,80	-24,88	-27,40	-29,59
Itumbiara	chuvoso	119,99	14,37	4,88			
	seco	2,27	4,33	3,60	-27,31	-27,77	-27,63

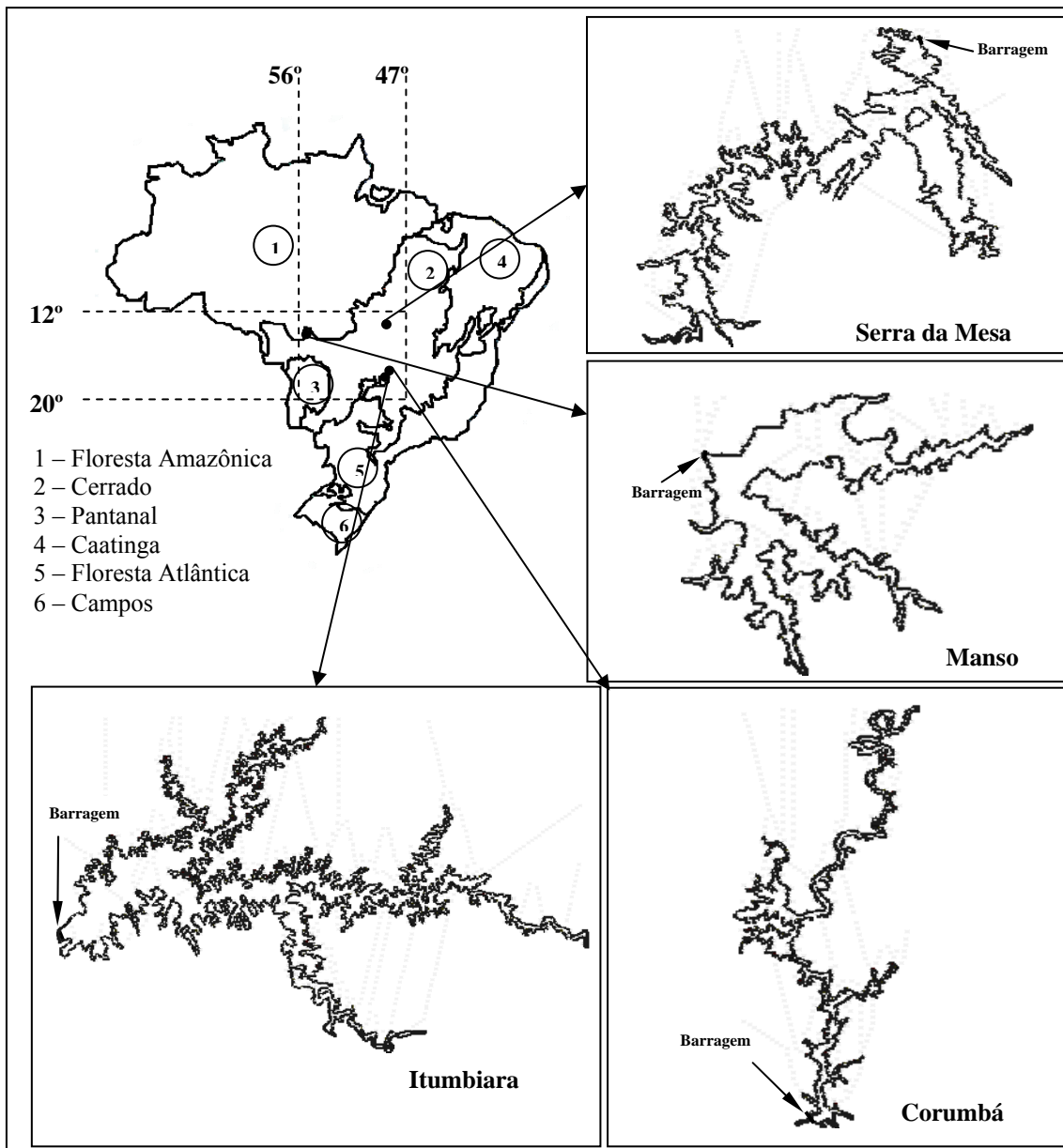


Figura 3. Localização dos reservatórios amostrados no território Brasileiro. Os sistemas não estão representados em mesma escala. Para comparação entre as dimensões dos mesmos, consultar a Tabela 2.

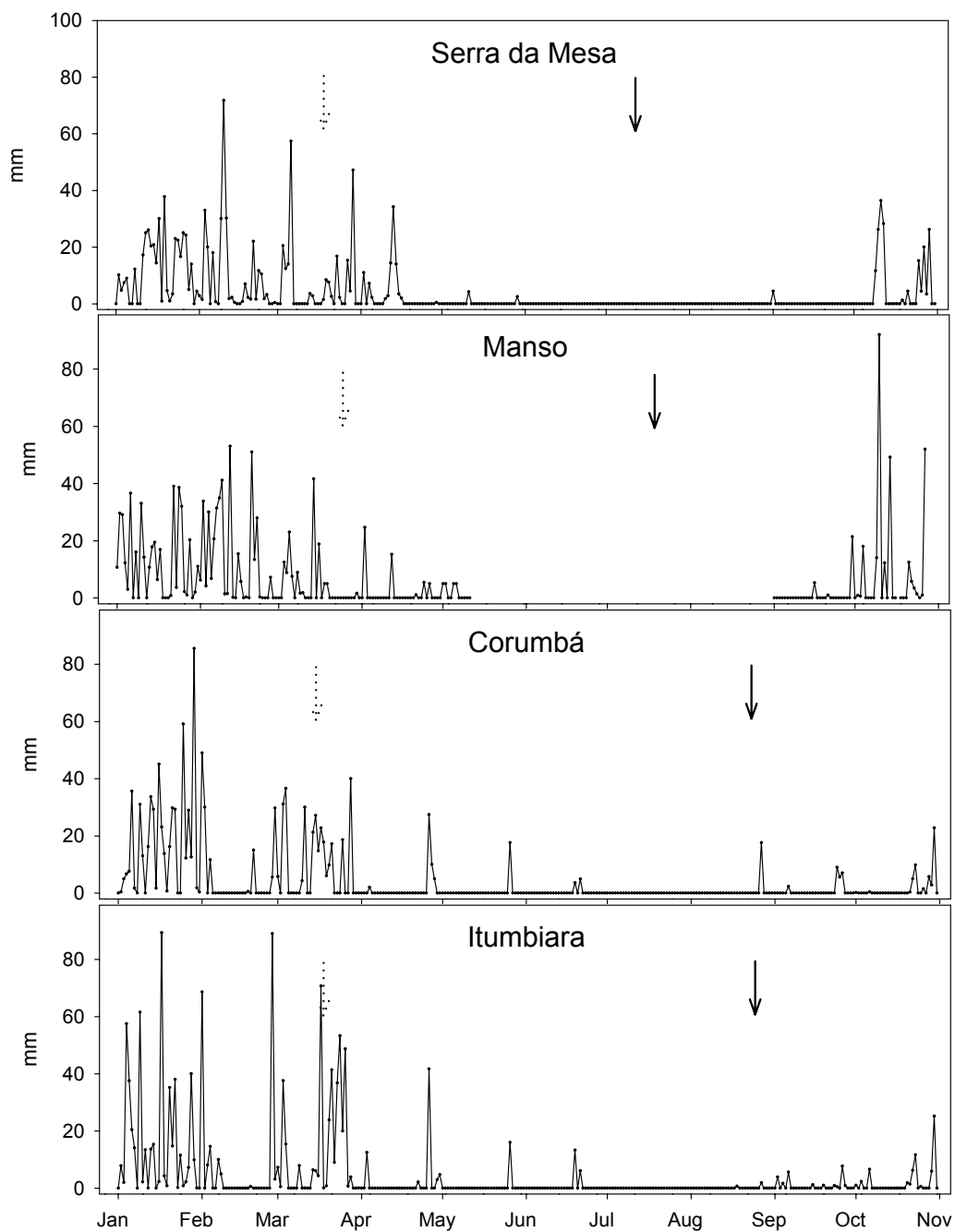


Figura 4. Dados de precipitação diária registrados por estações meteorológicas localizadas próximas das barragens dos reservatórios. As setas pontilhadas e sólidas indicam o início das coletas correspondentes aos períodos chuvoso e seco, respectivamente.

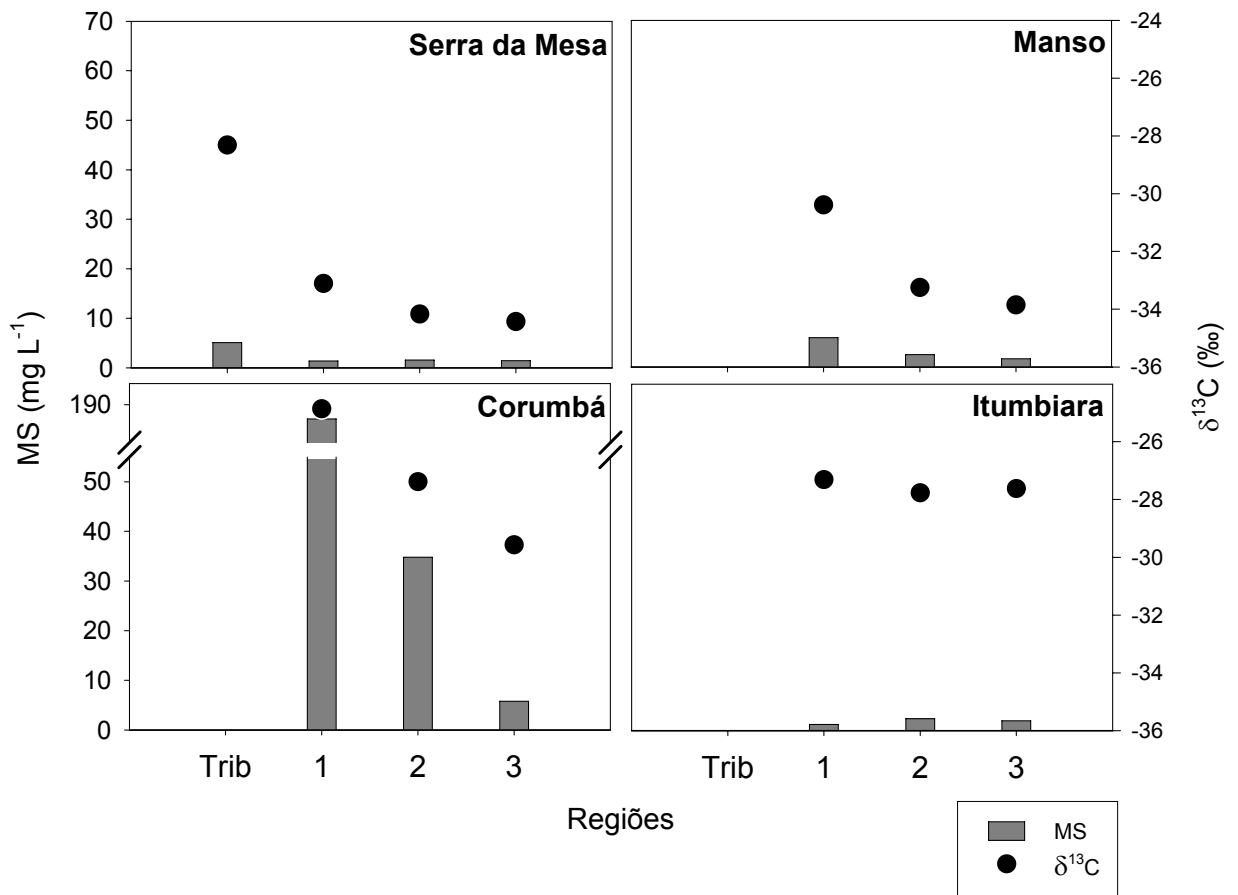


Figura 5. Valores médios de concentração (mg L⁻¹) e composição isotópica (δ¹³C) do material em suspensão durante o período da seca, nos tributários (Trib) e nas regiões: próxima aos rios (1), intermediária (2) e próxima à barragem (3).

Contribuição terrestre para o seston total

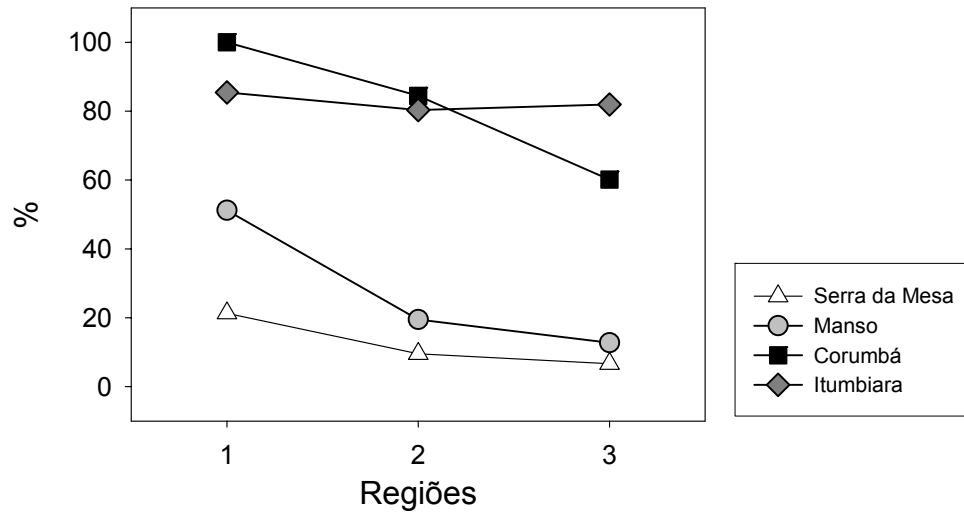


Figura 6. Porcentagem de carbono terrestre no material em suspensão nos reservatórios. São exibidas médias de valores obtidos pelos modelos de mistura para cada uma das regiões: próxima aos rios (1), intermediária (2) e próxima à barragem (3).

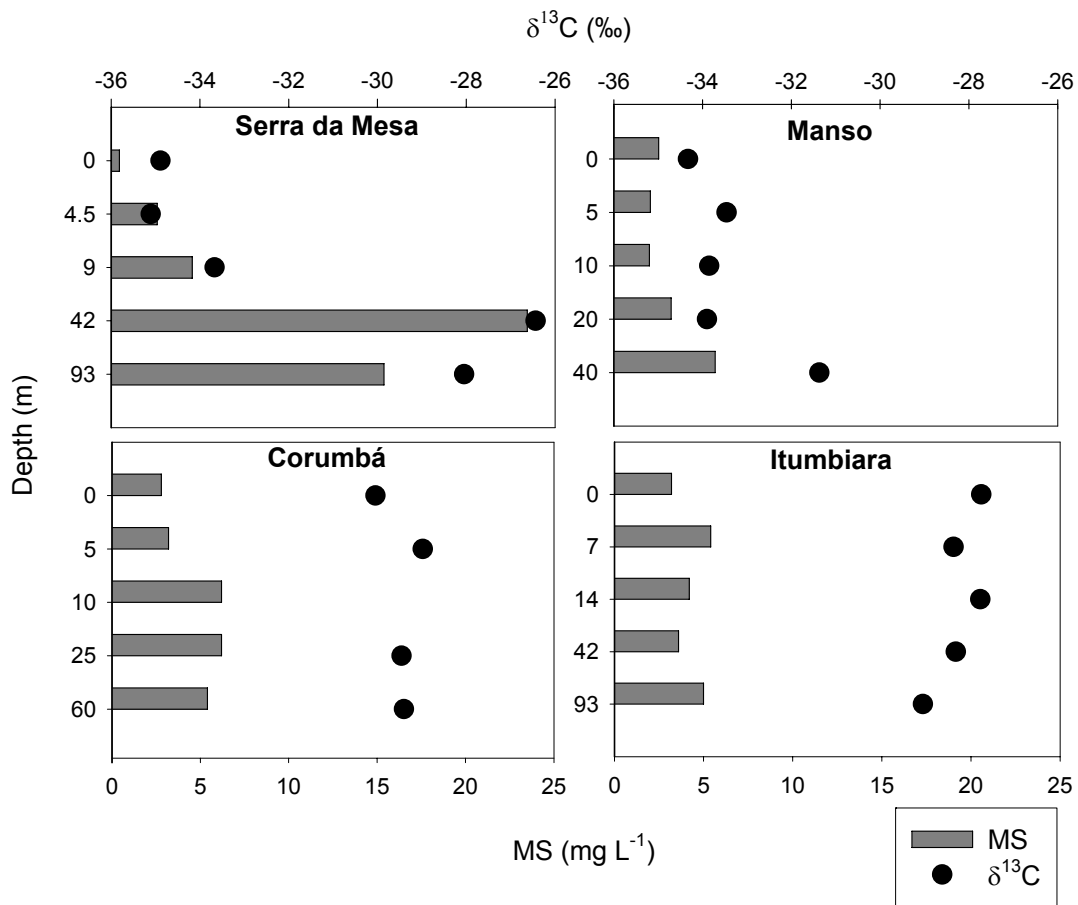


Figura 7. Concentração (mg L⁻¹) e composição isotópica (δ¹³C) do material em suspensão nas amostragens em perfil de profundidade realizadas nos pontos próximos das barragens de cada reservatório.

4. CAPÍTULO 2

Base energética para cadeias tróficas em lagos rasos – evidências por isótopos estáveis

Este trabalho avaliou organismos de diferentes níveis tróficos em 19 lagos rasos distribuídos ao longo de um gradiente latitudinal, com os objetivos de determinar a importância das diferentes bases energéticas para a produção dos consumidores e buscar padrões relacionados à latitude. Tais padrões não foram observados, o que é explicado pela grande complexidade de lagos rasos. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ indicaram a formação de dois grupos de macrófitas: ^{13}C -empobrecidas (79% das amostras, $\delta^{13}\text{C}$ de -33,3 a -22,2‰) e ^{13}C -enriquecidas ($\delta^{13}\text{C}$ de -17,7 a -9,7‰). Esta diferenciação deveu-se às diferentes vias fotossintéticas e fontes de carbono inorgânico. Foram frequentes as sobreposições nas composições isotópicas dos produtores primários, tornando difícil a determinação das bases energéticas. Nossos dados indicam, no entanto, que o sinal isotópico de macrófitas influencia o sinal de toda a cadeia trófica de diferentes maneiras: diretamente, como base energética para consumidores, e indiretamente, no caso de seu metabolismo causar alterações na composição isotópica do carbono inorgânico que é assimilado por outros produtores primários (fitoplâncton e perifíton). Este trabalho propõe, ainda, que a variabilidade nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ de consumidores é inversamente proporcional à sensibilidade dos lagos a mudanças climáticas.

4.1. Introdução

O continente Sul Americano é favorecido por um vasto número de lagos rasos que constituem importantes fontes de recursos em áreas muitas vezes densamente populosas. O amplo gradiente latitudinal faz deste continente uma área de grande potencial para estudos da influência de padrões geográficos e climáticos sobre a ecologia de lagos. Apesar de existirem muitos estudos acerca de ecologia trófica em lagos temperados do hemisfério norte (Gu *et al.* 1996, Harvey & Kitchell 2000), pouco se sabe a respeito de lagos localizados em baixas latitudes. Um grande número de trabalhos abordaram estudos de cadeias tróficas através do método de isótopos estáveis, no entanto a maioria em lagos profundos e não incluindo grande variação geográfica (del Giorgio & France 1996; Grey *et al.* 2000).

A diversidade e o funcionamento de ecossistemas aquáticos é fortemente dependente dos fluxos de energia, que são basicamente suportados por autótrofos. A identificação das fontes de energia realmente utilizadas por consumidores é uma questão fundamental para o estudo de cadeias alimentares. Este tipo de pesquisa tem sido largamente simplificada com a difusão da técnica de isótopos estáveis (Peterson & Fry 1987; Lajtha & Michener 1994), que é aplicada na determinação da importância relativa de autótrofos para cadeias alimentares (Keough *et al.* 1996; Kiyashko *et al.* 1998; Bunn *et al.* 2003; Sierszen *et al.*, 2003; Strand 2005). O uso de isótopos estáveis em ecologia trófica é baseado na existência de (1) diferença isotópica entre os compartimentos estudados e (2) de padrões previsíveis de variação isotópica ao longo do ciclo de nutrientes. O $\delta^{15}\text{N}$ de um organismo é tipicamente enriquecido em 3,4‰ em relação à sua dieta e pode ser utilizado na determinação de níveis tróficos (Minagawa e Wada 1984; Post 2002). Uma vez que o $\delta^{13}\text{C}$ sofre apenas pequenas alterações à medida que o elemento cicla, apresentando enriquecimento de 0,8‰ por nível trófico, isótopos de carbono podem ser aplicados na avaliação das fontes primárias de energia em cadeias tróficas (Peterson & Fry 1987; France & Peters

1997). A composição isotópica de um consumidor reflete o material realmente assimilado, e não apenas ingerido, o que constitui uma grande vantagem desta metodologia. Mais do que isso, os isótopos estáveis são capazes de integrar os hábitos alimentares no tempo (Peterson & Fry 1987; Pinnegar & Polunin 2000).

O plâncton tem sido tradicionalmente visto como base de cadeias alimentares, com o zooplâncton atuando como uma via de passagem de energia entre a produção fitoplanctônica e os peixes (Sierszen *et al.* 2003). Muitos estudos provam a superior importância do plâncton em relação ao carbono derivado de macrófitas para consumidores (Keough *et al.* 1996; Weis 2005; Bode *et al.* 2006). Entretanto, uma vez que macrófitas e algas perifíticas frequentemente atingem elevadas densidades em lagos rasos, especialmente naqueles de águas mais transparentes, tais produtores primários são considerados potencialmente importantes como suporte para a diversidade de consumidores, mesmo se como subsídio para vias planctônicas (Sierszen *et al.* 2003).

Análises de isótopos estáveis demandam a obtenção de amostras de organismos livres de qualquer tipo de contaminação. Contudo, isolar o fitoplâncton de outros materiais em suspensão (vivos e não-vivos) é uma tarefa muito difícil. Por esta razão a assinatura isotópica do zooplâncton é frequentemente utilizada como substituta, assumindo-se que é representativa da produção primária planctônica (Bunn *et al.* 2003). A matéria orgânica particulada (POM) também pode ser utilizada como indicativo da composição isotópica do fitoplâncton, no entanto detritos são comumente enriquecidos em ^{13}C (Meili 1992), causando uma superestimativa do $\delta^{13}\text{C}$ do fito. Em lagos eutróficos e hipereutróficos, onde a biomassa algal contribui para a maior parte da POM, uma maior correlação entre $\delta^{13}\text{C}$ de zoo e fitoplâncton é esperada (Grey *et al.* 2000).

Este trabalho é parte do projeto *South American Lake Gradient Analysis (SALGA)*, que estudou 83 lagos ao longo do continente, buscando entender o funcionamento destes sistemas, assim como o risco de lagos rasos se tornarem túrbidos. Uma série

de parâmetros foram levados em consideração, tais como tamanho do lago, temperatura média e variações e extremos climáticos. O objetivo deste trabalho foi avaliar a importância relativa de diferentes autótrofos como base de cadeias tróficas em 19 lagos incluídos na estratégia do SALGA. A distribuição dos lagos estudados ao longo de uma larga faixa de latitude permite uma ampla avaliação das características de cadeias tróficas, assim como uma análise geográfica dos possíveis gradientes nas fontes primárias de energia para os ecossistemas. Os produtores primários considerado nas análises a seguir foram macrófitas (submersas, flutuantes e emersas), perifíton e fitoplâncton.

4.2. Métodos

Área de estudo – Amostragens foram realizadas em 19 lagos distribuídos em um gradiente latitudinal ao longo de todo o continente Sul Americano, do nordeste do Brasil ao sul da Argentina. O período de coletas se estendeu de outubro de 2004 a março de 2006. A localização dos lagos permite que sejam distribuídos em sub-regiões (Figure 8): nordeste (quatro lagos), sudeste (quatro lagos) e sul do Brasil (dois lagos); Uruguai (um lago); norte (quatro lagos) e sul (quatro lagos) da Argentina.

Amostragem – Autótrofos, consumidores e sedimento foram amostrados em cada lago. O perifíton, na maioria das vezes, foi removido de macrófitas emergentes. Para a obtenção de amostras de zooplâncton um volume determinado de água integrando todos os pontos de amostragem dos lagos foi passado por rede de malha 68µm. Invertebrados foram coletados nas regiões rasas das margens e algumas vezes em pontos mais profundos quando aderidos a macrófitas submersas. Em cada lago foram armadas três redes, que apresentavam variadas malhas para que peixes de todas as classes de tamanhos fossem capturados. Amostras de sedimento superficial foram coletadas nas regiões mais profundas de cada lago.

Preservação das amostras e tratamento em laboratório – Todas as amostras foram congeladas imediatamente após a coleta. Amostras de peixe e zooplâncton foram liofilizadas no Laboratório de Ecofisiologia e Toxicologia de Cianobactérias (UFRJ) e no Laboratório de Ecologia Marinha (UFF) previamente às análises isotópicas. Os demais organismos e sedimentos foram secos em estufa por 48 horas, a 60°C, no Laboratório de Ecologia Aquática (UFJF). Em seguida, sedimento e macrófitas foram macerados para a obtenção de alíquotas homogêneas. Carapaças de crustáceos, assim como conchas de grandes moluscos (>0,5cm), foram removidas manualmente. Pequenos moluscos foram macerados e expostos a atmosfera ácida (HCl) para remoção do carbonatos das suas conchas.

Análises de isótopos estáveis – Amostras foram preparadas para análises de carbono e nitrogênio por combustão. Alíquotas de 0,5mg (para organismos) e 30mg (para sedimento) foram lacradas em cápsulas de titânio e carregadas em um analisador elementar por combustão (Carlo Elba-EA). O dióxido de carbono e os gases nitrogenados gerados na combustão foram purificados em uma coluna de cromatografia gasosa e direcionados para a entrada do espectrômetro de massa (Delta Plus, Finnigan Mat). As razões isotópicas de carbono e nitrogênio foram expressas como $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$, em relação ao padrão PDB e N_2 atmosférico respectivamente.

4.3. Resultados

Um total de 410 amostras foram coletadas. Algumas características dos lagos estudados estão apresentadas na Tabela 4. Apesar da marcante separação espacial e variação climática entre os grupos de lagos, os componentes das cadeias tróficas não apresentaram nenhum padrão de variação na composição isotópica relacionado ao gradiente latitudinal (Figura 9).

Uma distribuição de freqüências de valores de $\delta^{13}\text{C}$ mostra a formação de dois grupos de macrófitas (Figura 10a). O primeiro grupo foi composto por plantas mais pesadas, cujos $\delta^{13}\text{C}$ variaram de -17,7 a -9,7‰, enquanto o segundo, contendo 79% das amostras foi composto por macrófitas leves, variando de -33,3 a -22,2. Amostras de perifíton foram ^{13}C -enriquecidas em relação aos demais produtores primários. Apesar de poucas amostras de perifíton e fitoplâncton terem sido coletadas, o histograma evidencia grande variação no $\delta^{13}\text{C}$ destas comunidades (Figura 10a).

Uma vez que a composição isotópica das fontes primárias de energia é dependente das características do ambiente em que se encontram, a estrutura trófica de cada lago deve ser avaliada separadamente (Figura 11). Todos os lagos, com exceção de um, apresentaram consumidores basicamente ^{13}C -empobrecidos ($\delta^{13}\text{C} < -22,2\text{‰}$), mesmo na presença de alguns autótrofos ^{13}C -enriquecidos. Um lago (AR 21), localizado no norte da Argentina apresentou cadeia alimentar notadamente rica em ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}$ médio de -16,2‰), na qual ocorreram tanto produtores primários quanto consumidores ^{13}C -enriquecidos. Apenas uma macrófita emergente amostrada neste lago apresentou carbono leve (-27,3‰), além do sedimento, também leve em relação à cadeia trófica em geral (Figura 11).

Sobreposições no $\delta^{13}\text{C}$ de autótrofos foram altamente freqüentes no conjunto de dados. Desta forma, os valores de $\delta^{15}\text{N}$ ajudaram a elucidar as relações tróficas e identificar as potenciais fontes primárias de energia. No entanto, ainda assim ocorreram muitas sobreposições, especialmente entre macrófitas e fitoplâncton (Figura 11).

A Figura 10b mostra que existem 2 padrões de distribuição dos consumidores em relação às suas composições isotópicas: vertical e horizontal. Estes padrões estão relacionados à amplitude da variação dos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ dentre os consumidores de cada lago. A variação no $\delta^{13}\text{C}$ de macroinvertebrados por lago foi frequentemente maior do que a variação em peixes (Figura 11).

4.4. Discussão

Não foi possível identificar a importância relativa de cada fonte energética para as cadeias tróficas devido à limitação imposta pela elevada frequência de sobreposições nas assinaturas dos autótrofos. No entanto foram observados alguns padrões relacionados às fontes primárias de energia e a transferência de energia para os demais níveis das cadeias. Tais padrões, assim como suas potenciais explicações estão exibidos nesta sessão.

Gradiente latitudinal – Goericke & Fry (1994) encontraram a composição isotópica do plâncton oceânico variando de alguma maneira como uma função da latitude e da temperatura da água. Os lagos amostrados neste estudo estão espalhados ao longo de um largo gradiente latitudinal (de 5,38°S a 54,63°S), incluindo diversos climas, no entanto nenhum padrão claro relacionado com a latitude foi observado (Figura 5) a partir dos dados apresentados neste trabalho. Este resultado indica que os fluxos energéticos em cadeias alimentares são mais dependentes das características particulares dos lagos do que do clima ou posição geográfica. A ausência de tais padrões pode ser justificada pela grande complexidade de lagos rasos (Scheffer 1998).

Agrupamento das macrófitas – Com base na assinatura isotópica do carbono foi possível identificar dois grupos distintos de macrófitas, como já mostrado no histograma da Figura 10a. Duas principais potenciais explicações para este padrão podem ser apontadas: (1) vias fotossintéticas determinam a assinatura isotópica de macrófitas ou (2) suas assinaturas são dependentes do $\delta^{13}\text{C}$ do carbono inorgânico assimilado. Autótrofos contêm menos ^{13}C que a fonte inorgânica de carbono devido a processos físicos e enzimáticos, que causam discriminação em favor do isótopo mais leve (Lajtha & Marshall 1994). No caso de plantas terrestres, já que a fonte de carbono

inorgânico (a atmosfera) é constante, o principal fator afetando o $\delta^{13}\text{C}$ da biomassa é o fracionamento isotópico que acompanha a assimilação de CO_2 . Este fracionamento depende das características fisiológicas das plantas e pode ser usado para determinar o grupo fotossintético a que pertencem. Plantas do tipo C_3 apresentam um grande fracionamento durante a assimilação de CO_2 , enquanto para plantas C_4 o fracionamento é pequeno. Deste modo, as primeiras são sempre mais ^{13}C -empobrecidas em relação ao CO_2 (O'Leary *et al.* 1992). Este mesmo padrão é aplicável a plantas aquáticas que assimilam CO_2 atmosférico, i.e. emergentes e aquelas que possuem folhas flutuantes. Consequentemente, para estas plantas aquáticas, a primeira explicação para a separação em grupos é a mais correta. As vias fotossintéticas C_3 e C_4 estão presentes também em plantas submersas. Foi documentado, no entanto, que a diferenciação destas vias através de isótopos de carbono não é possível para plantas que assimilam carbono inorgânico dissolvido no ambiente aquático, uma vez que se trata de uma fonte de carbono heterogênea (LaZerte & Szalados 1982; Keeley & Sandquist 1992). O $\delta^{13}\text{C}$ do HCO_3^- é 7-11‰ menos negativo que o CO_2 (Mook *et al.* 1974) e determinadas macrófitas podem usar ambas as formas como fonte de carbono (Maberly & Spence 1983). Desta maneira, a proporção de HCO_3^- assimilada em adição ao CO_2 afeta o $\delta^{13}\text{C}$ da biomassa vegetal.

Keeley & Sandquist (1992) compilaram dados de estudos prévios e mostraram que a composição isotópica não distingue macrófitas C_3 de C_4 , uma vez que algumas macrófitas C_3 são muito menos negativas do que as terrestres, caindo no intervalo de valores observado em plantas C_4 . O conjunto de dados aqui apresentado, por outro lado, traz algumas evidências em favor da diferenciação entre vias fotossintéticas através da composição isotópica mesmo para macrófitas submersas, no caso dos sistemas amostrados. (a) A forte bimodalidade encontrada no histograma de $\delta^{13}\text{C}$ de macrófitas (Figura 10a) mostra que os grupos são claramente distintos, não apresentando valores intermediários. Um histograma muito semelhante foi apresentado por O'Leary (1988), para plantas terrestres. Considerando que a fonte de

carbono inorgânico influencia fortemente a composição isotópica de plantas submersas e que o estoque de carbono inorgânico no ambiente aquático é muito heterogêneo, alguns valores intermediários de $\delta^{13}\text{C}$ seriam esperados. (b) uma vez que os lagos amostrados são pequenos, o “pool” de carbono inorgânico não deve variar espacialmente. Desta forma, é razoável concluir que todas as plantas de um lago estão submetidas à mesma fonte de carbono. Então diferenças fisiológicas (via fotossintética) explicariam a existência de plantas submersas de ambos os grupos em alguns dos lagos, e.g. BR36, BR10 e UY 17. Por outro lado, a assimilação preferencial de HCO_3^- por macrófitas (Marbely & Spence 1983; Osmond *et al.* 1981), assim como a incapacidade de assimilar esta forma de carbono (Marbely & Spence 1983) é bem documentada na literatura. Isto pode justificar alguma diferença entre valores de $\delta^{13}\text{C}$, mas apenas uma diferença máxima de 9‰, correspondente ao quanto o HCO_3^- é menos negativo que o CO_2 . (c) Algumas espécies de plantas foram coletadas em lagos com altas e baixas concentrações de HCO_3^- , apresentando assinatura isotópica similar em ambas as situações. Isto é um indicativo de que o fracionamento correspondente à via fotossintética que utiliza determina a composição isotópica, sem que haja influência da fonte de carbono.

Acreditamos que a variação na fonte de carbono para uma dada espécie é responsável por oscilações na sua composição isotópica em torno do intervalo correspondente à sua via fotossintética.

Uma cadeia trófica ^{13}C -enriquecida – O lago AR 21 mostrou um padrão peculiar, não observado em outros lagos: não apenas as macrófitas submersas mas toda a cadeia alimentar, incluindo perifíton e fitoplâncton, apresentaram assinatura isotópica típica de plantas C_4 (Figura 10a). Apesar de a taxa de decomposição de macrófitas C_4 poder ser até mesmo maior que a de plantas C_3 (Clapcott & Bunn 2003), alguns estudos demonstraram que muito pouco do carbono proveniente de plantas C_4 é incorporado por consumidores (Bunn *et al.* 1997; Hamilton *et al.* 1992; Forsberg *et al.*

1993; Clapcott & Bunn 2003). Herbivoria seletiva ou assimilação preferencial de matéria orgânica ^{13}C -empobrecida das plantas C_3 são explicações razoáveis para tal padrão (Forsberg *et al.* 1993; Clapcott & Bunn 2003). Acreditamos que ocorra uma combinação de ambas as explicações. No entanto, uma vez que a vegetação submersa cobre 100% do sedimento do lago AR 21 (Tabela 4), é possível que plantas C_4 constituam a principal fonte de carbono para o sistema devido à dominância sobre outras fontes. Elevadas taxas de respiração de macrófitas são esperadas neste sistema; e assim sendo, o carbono inorgânico seria basicamente de origem biogênica, com uma menor contribuição do CO_2 derivado de trocas com a atmosfera. O CO_2 biogênico deve ter $\delta^{13}\text{C}$ de aproximadamente -12‰ (correspondente ao valor médio das macrófitas), que é baixo em relação ao CO_2 atmosférico (aproximadamente -8‰). Desta forma, considerando o fracionamento isotópico durante a fotossíntese, os demais produtores primários (i.e. perífiton e fitoplâncton) seriam provavelmente ainda mais leves (pobres em ^{13}C) do que aqueles amostrados em lagos com baixa cobertura por macrófitas. O pH e a concentração de $\text{CO}_3^{=}$ neste lago, no entanto, são extremamente altas (Tabela 4), o que sugere que a concentração de CO_2 dissolvido represente uma fração bem pequena do estoque de carbono inorgânico. Uma vez que o $\delta^{13}\text{C}$ do $\text{CO}_3^{=}$ é de aproximadamente 0‰ , os autótrofos que não possuem restrições em relação ao tipo de fonte de carbono estariam assimilando carbono pesado. Isto explica os elevados $\delta^{13}\text{C}$ dos produtores primários neste lago.

Uma condição peculiar dos ecossistemas aquáticos é a possibilidade de limitação por carbono, causando redução no fracionamento isotópico durante a fotossíntese (Smith & Walker 1980). Autótrofos que requerem CO_2 para fotossíntese, no lago AR 21, teriam $\delta^{13}\text{C}$ variando próximo de -14‰ , pois assimilariam CO_2 biogênico, disponível em concentrações reduzidas e desta forma apresentariam fracionamento próximo de zero. Quanto todo o carbono disponível é fixado, o $\delta^{13}\text{C}$ do produto recém formado é o mesmo da fonte de carbono, i.e. o fracionamento isotópico

é zero. Isto foi confirmado experimentalmente por Berry & Troughton 1974, usando plantas em ambientes fechados.

A elevada concentração de $\text{CO}_3^{=}$ no lago AR 21 pode ser um efeito da densa cobertura por macrófitas, com intensa taxa fotossintética causando aumento no pH e, por consequência, deslocamento das reações de equilíbrio do DIC em favor da especiação como $\text{CO}_3^{=}$.

Empecilhos na determinação das bases energéticas – Macrófitas aquáticas são importantes componentes estruturais e metabólicos de lagos tropicais da América do Sul, podendo representar até 95% da biomassa total e proporcionando a formação de cadeias tróficas baseadas em detritos. Todavia, o plâncton tem sido tradicionalmente considerado a base de cadeias alimentares, com o zooplâncton agindo como via de passagem de energia entre fitoplâncton e peixes (Sierszen *et al.* 2003). A superior importância do plâncton sobre macrófitas é bem documentada na literatura pertinente (Keough *et al.* 1996; Weis 2005; France 2005b; Bode *et al.* 2006). Uma compilação de dados publicados sugere que é muito improvável que macrófitas assumam um papel exclusivo e direto em cadeias alimentares (France 2005b). Os nossos resultados não trazem indicativos de baixa transferência de carbono de macrófitas para consumidores. O grande número de sobreposições nas assinaturas complica as análises uma vez que vão de encontro com o princípio básico da aplicabilidade de isótopos estáveis em estudos ambientais, i.e. existência de diferença isotópica entre as fontes. Considerando as estruturas tróficas delineadas nos gráficos da Figura 11, macrófitas e fitoplâncton frequentemente apresentaram a mesma importância como fonte primária de energia. O perifiton foi em geral ^{13}C -enriquecido em relação aos demais produtores primários, então, na maioria dos lagos, poucos consumidores pareciam tê-los como fonte alimentar. Perifiton e outros organismos formadores de biofilme tendem a ser enriquecidos em relação ao seu correspondente planctônico devido à discriminação em oposição ao ^{13}C na camada limite (Keeley & Sandquist

1992). Por outro lado, esta camada também apresenta uma região de acúmulo de carbonatos e desta forma o $\delta^{13}\text{C}$ do perifíton poderia estar sendo superestimada em lagos com elevadas concentrações de $\text{CO}_3^{=}$.

O carbono orgânico terrestre, que é basicamente derivado de plantas do tipo C_3 , apresenta um $\delta^{13}\text{C}$ bastante homogêneo, que varia de -26 a -28‰ (Deucett *et al.* 1996). Uma vez que aproximadamente 25% dos produtores primários apresentaram $\delta^{13}\text{C}$ variando dentro deste intervalo, a estimativa da contribuição terrestre na dieta dos consumidores seria dificilmente estimada. No entanto, é possível afirmar que 90% do carbono dos consumidores foi fixado pela via C_3 (valores entre -30 e -18).

Implicação do grau de variação em $\delta^{13}\text{C}$ de consumidores – Assim como uma grande biomassa não indica importância de uma dada fonte energética (Haines & Montague 1979), o número de produtores primários em um lago não é um indicativo da variabilidade de bases na cadeia trófica. Quanto maior a variabilidade de autótrofos, maior a chance de um não ser utilizado como alimento. O $\delta^{13}\text{C}$ de consumidores é uma função das fontes alimentares que são de fato assimiladas. Presume-se então que a variabilidade do $\delta^{13}\text{C}$ de consumidores reflete a variabilidade de fontes de alimentos realmente úteis. Uma ampla faixa de valores de $\delta^{13}\text{C}$ para consumidores, como pode ser observado no lago BR 56, indica que a cadeia trófica apresenta pelo menos duas bases energéticas, i.e. uma em cada extremo da variação e possivelmente outras de valores intermediários. Uma estreita faixa de valores, como ocorreu no lago AR 32, por sua vez, não é um indicativo de apenas uma fonte energética. As sobreposições isotópicas reportadas na literatura (Forsberg *et al.* 1993) e encontradas neste trabalho suportam a suposição de que neste caso as fontes podem ser muitas, mas apresentando composição isotópica muito semelhante.

Como o $\delta^{13}\text{C}$ de consumidores é relacionado às suas fontes primárias de energia, a ausência de correlação entre as variações de $\delta^{13}\text{C}$ de macroinvertebrados e de peixes indica que estes grupos podem estar fazendo parte de diferentes vias de

transferência de energia. Já que a variação nas assinaturas de peixes é em geral menor do que a variação de macroinvertebrados, os peixes parecem ter uma alimentação mais seletiva. A variedade de fontes energéticas tem é inversamente proporcional à vulnerabilidade dos sistemas às mudanças climáticas.

Tabela 4. Características físicas, químicas e referentes à cobertura por macrófitas para os lagos amostrados para isótopos estáveis. Os sistemas estão apresentados em ordem crescente de latitude.

Código do Lago	Turbidez (NTU)	pH	Carbonato (mgCO ₃ ⁼ L ⁻¹)	Bicarbonato (mgHCO ₃ ⁻ L ⁻¹)	Cobertura por macrófitas		
					Flutuantes (%)	Emergentes (%)	Submersas (%)
BR 59	0,7	5,7	0	6,1	0	5	1
BR 70	7,8	7,7	0	119,0	2	10	0,1
BR 56	0,9	6,6	0	24,4	0,1	30	0
BR 68	26,0	8,5	15	481,9	0	0	0
BR 49	5,0	6,3	0	9,2	0	15	15
BR 46	12,6	6,7	0	45,8	0	20	50
BR 36	sem dado	8,2	0	393,5	2	10	75
BR 34	0,9	4,1		sem dado	2	15	30
BR 10	1,9	7,0	0	12,2	3	45	5
BR 05	5,1	7,0	0	15,3	0	10	0
UY 17	2,5	7,5	0	38,1	1	10	25
AR 20	44,6	9,2	75	513,9	0	7	10
AR 21	1,0	9,6	93	297,4	0	15	100
AR 32	40,9	9,0	45	347,7	0	20	0
AR 30	20,7	8,6	21	326,4	1	10	0
AR 80	2,4	8,5	12	527,7	0	5	90
AR 79	303,4	8,7	63	1091,9	0	5	5
AR 71	2,2	7,2	0	128,1	0	0	85
AR 72	0,9	7,5	0	15,3	0	0	40

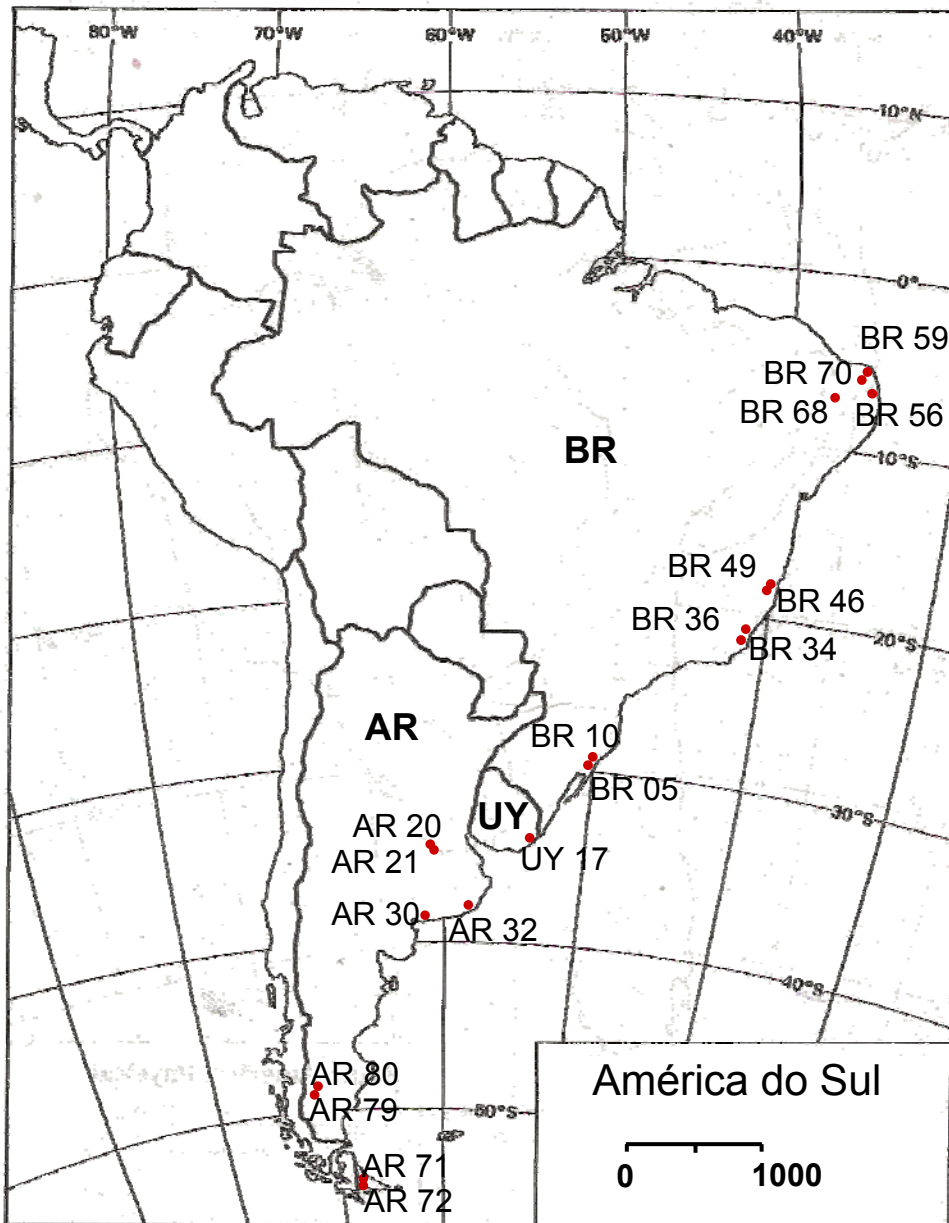


Figura 8. Localização dos lagos amostrados no território Sul Americano.

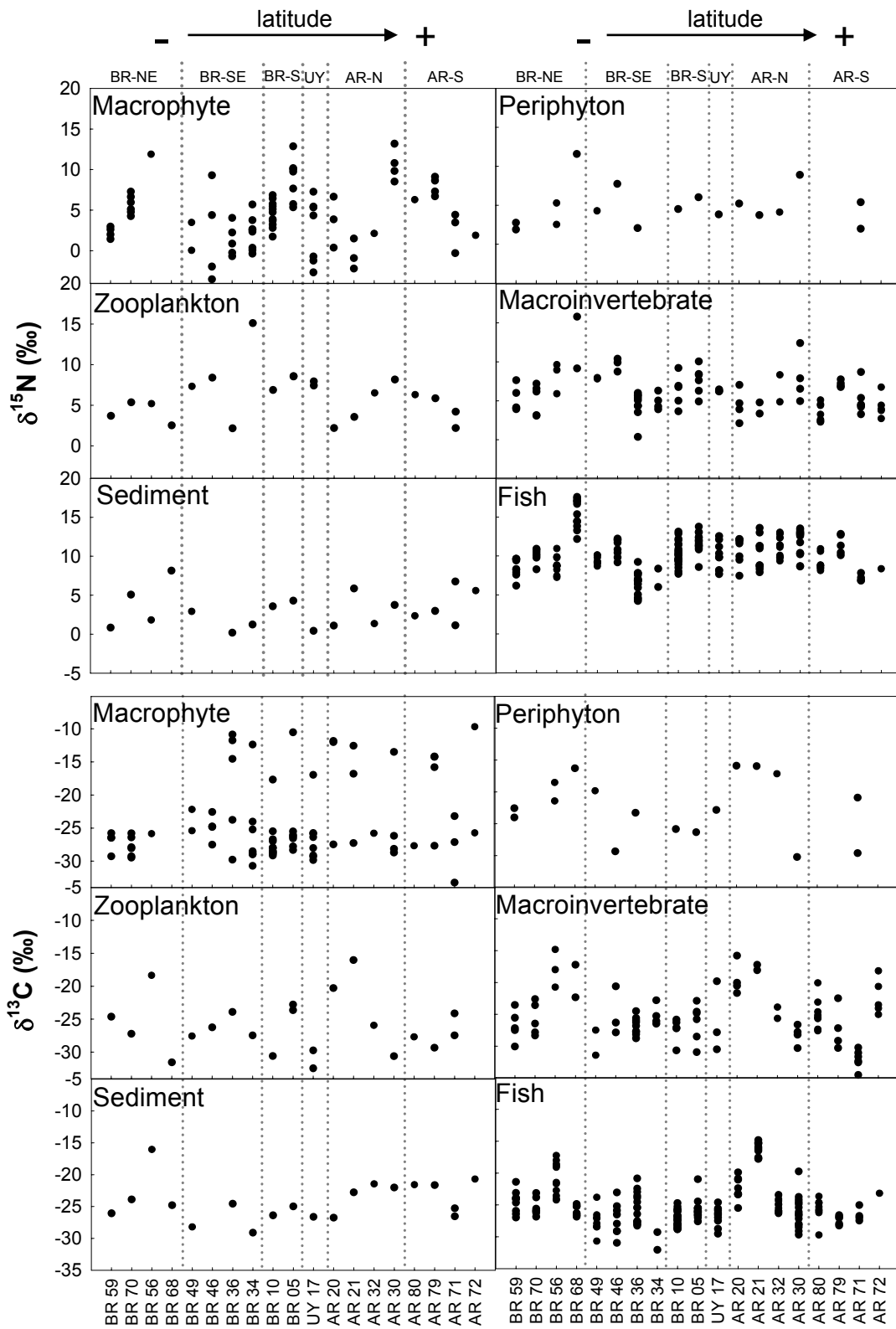


Figura 9. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ (A) e $\delta^{13}\text{C}$ (B) de produtores primários e consumidores, dispostos em ordem de latitude dos lagos a que pertencem.

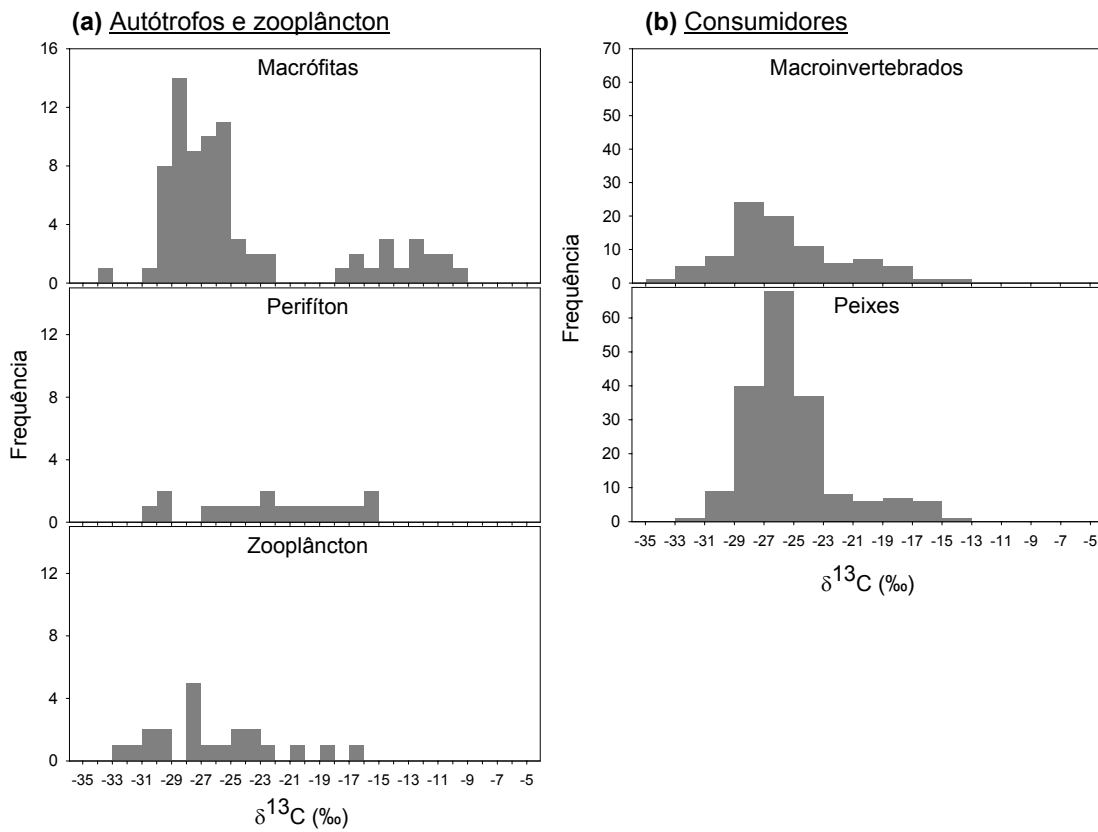


Figura 10. Distribuições de freqüência dos valores de $\delta^{13}\text{C}$ para autótrofos (a) e consumidores (b) em todos os lagos. Os dados referentes às amostras de zooplâncton foram considerados indicativos do $\delta^{13}\text{C}$ do fitoplâncton.

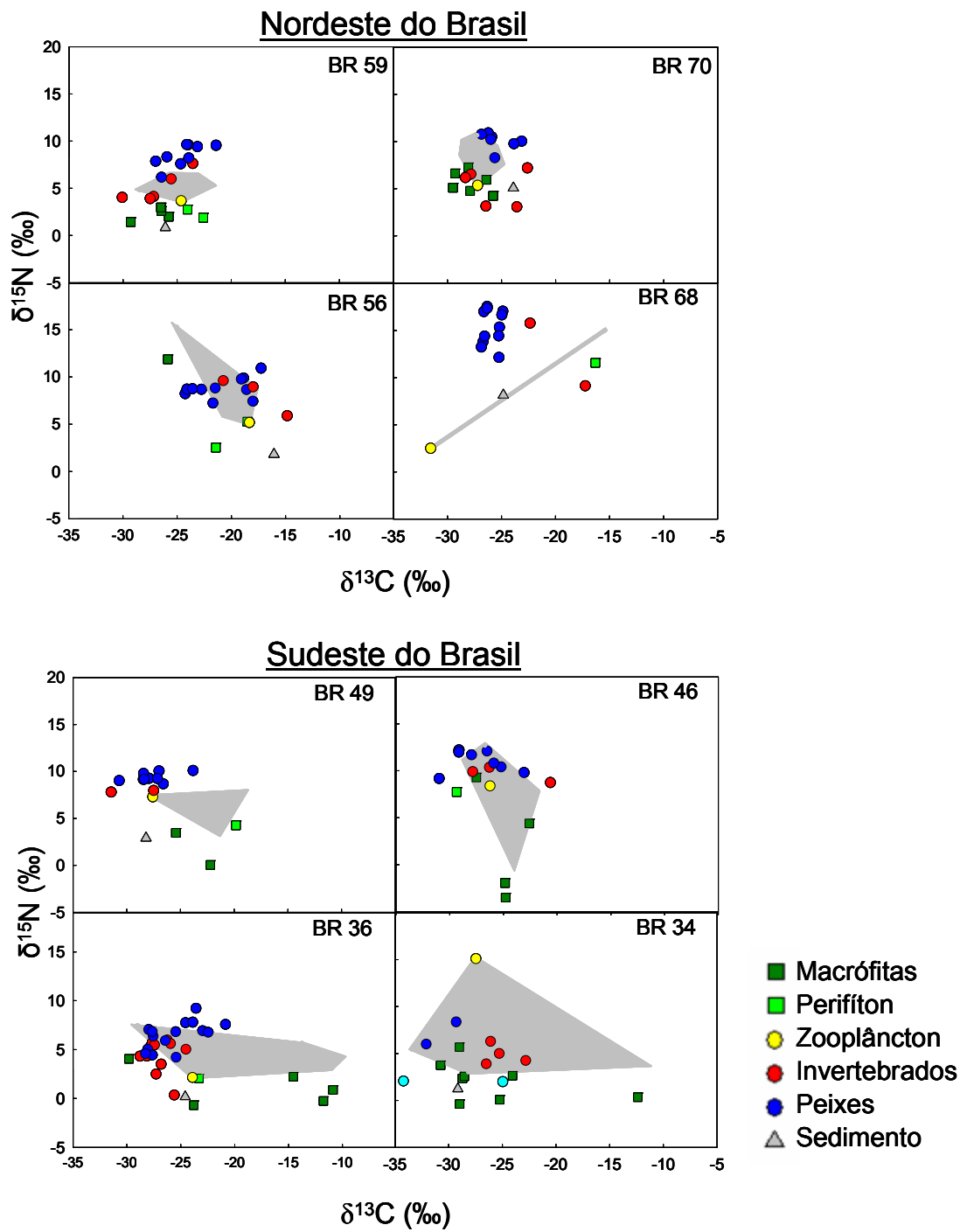


Figura 11. (A figura continua na próxima página)

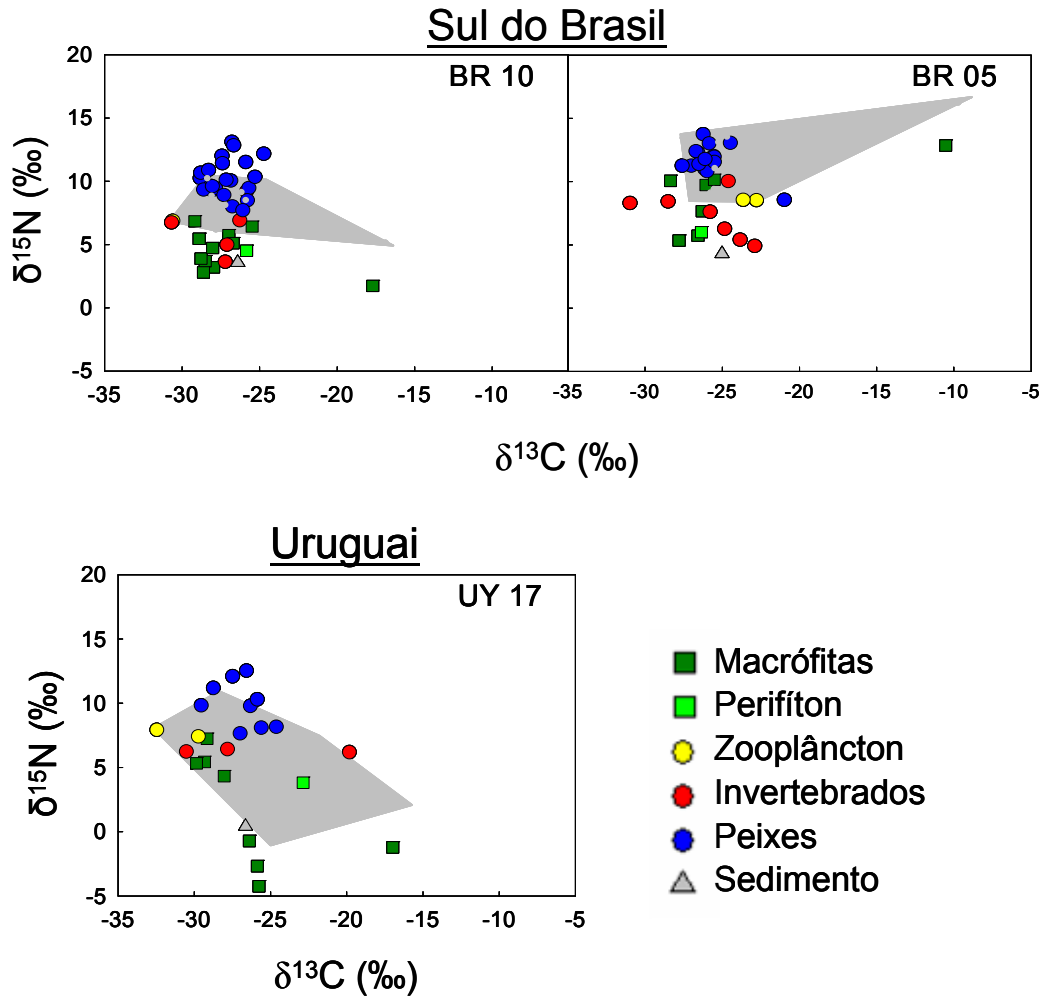


Figura 11. (Continuação) Estruturas tróficas dos lagos amostrados em cada região, ilustradas pela combinação das composições isotópicas de nitrogênio e carbono. As áreas em cinza representam regiões teóricas formadas pela união das fontes primárias de energia corrigidas para um nível trófico (fracionamento de 0,8 e 3,4‰ para $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ respectivamente). No interior desta área estariam localizados os consumidores primários, considerando que a totalidade dos produtores foram representadas. (A figura continua na próxima página)

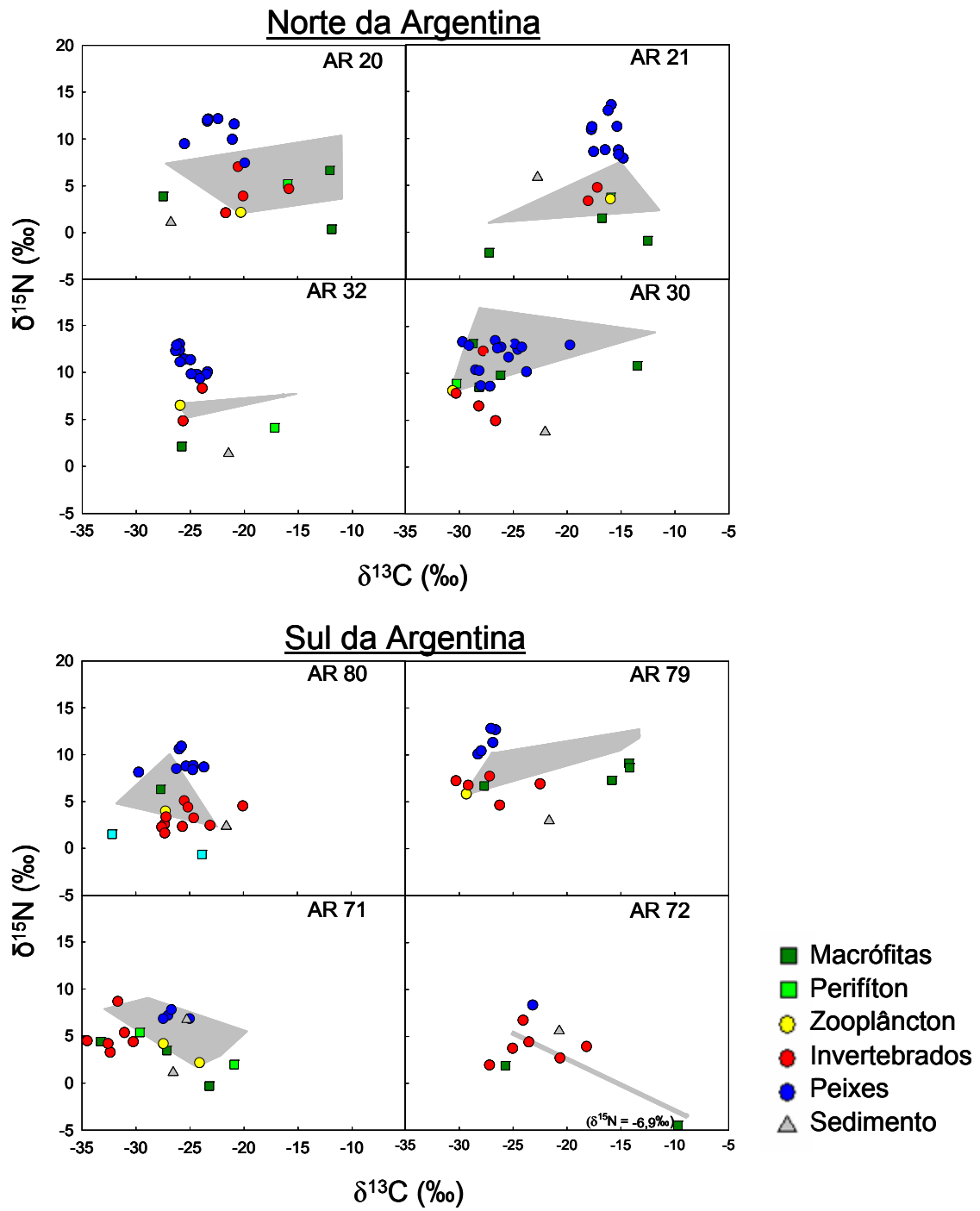


Figura 11. (Continuação)

5. DISCUSSÃO GERAL

A importância tanto de lagos naturais quanto artificiais para populações em todo o mundo é indiscutível. Na América do Sul, lagos rasos são muito numerosos e constituem recursos naturais de grande importância em inúmeras áreas densamente populosas. No Brasil, a grande maior parte do abastecimento em energia elétrica é oriundo da barragem de rios para construção de lagos artificiais, que vêm aumentando em número nos últimos anos. O estudo limnológico dos reservatórios de usinas hidrelétricas e de pequenos lagos, assim como da função que desempenham na bacia hidrográfica em que se inserem, é de extrema importância não apenas científica mas econômica e social. A importância de um lago para a população ao seu redor não é proporcional ao seu tamanho. Tanto pequenos lagos quanto grandes reservatórios potencialmente representam fontes de água para abastecimento, irrigação e recreação, de alimento, de empregos e etc. Além disso, desempenham um papel ecossistêmico de inquestionável importância, sustentando uma grande biodiversidade, regulando o fluxo de rios adjacentes e o funcionamento de ecossistemas terrestres, influenciando micloclimas e etc.

Traçando o ciclo de nutrientes no ambiente aquático é possível entender os processos ecológicos que regulam a dinâmica destes sistemas assim como suas funções ecossistêmicas. No primeiro capítulo desta dissertação foi abordada a origem do carbono orgânico que é metabolizado em reservatórios artificiais construídos para a geração de energia elétrica. O fluxo deste elemento através dos organismos aquáticos, da base ao topo das cadeias tróficas, foi abordado no segundo capítulo, tendo lagos rasos como ambientes de estudo. Lagos naturais e artificiais diferem em inúmeras características morfométricas, que levam a distinção nas características físicas, químicas e biológicas, assim como no funcionamento dos mesmos. Em termos de fonte de carbono, reservatórios tendem sofrer maior influência alóctone, enquanto

em lagos naturais o carbono é principalmente autóctone. A entrada de carbono terrestre em reservatórios ocorre principalmente devido ao recebimento direto de afluentes dos rios que lhes deram origem. No entanto, uma vez que se trata de ecossistemas novos em relação a lagos naturais, levantamos, ainda, como uma outra possível via de entrada de carbono terrestre, a decomposição do material terrestre inundado quando do barramento do curso original do rio.

A zonação de reservatórios artificiais, com formação de gradientes longitudinais é bem reportada na literatura (James *et al.* 1987; Leite 1998; Nogueira *et al.* 1999; Reis 2002). No entanto, vale ressaltar que no caso de reservatórios que apresentam múltiplos eixos longitudinais, tais como os sistemas estudados neste trabalho, a divisão em zonas deve ser bastante cautelosa. O caráter dendrítico de muitos dos grandes reservatórios, fortemente presente em Itumbiara por exemplo (Figura 3), faz com que haja mais de uma área de influência de rios. Deste modo, em cada eixo (rio-barragem) existem as regiões fluvial e lacustre, podendo no entanto a região de transição receber influência de outros eixos e, desta maneira, apresentar características amplamente variadas e imprevisíveis. No primeiro capítulo a questão dos multi-eixos em grandes reservatórios não foi abordada e para efeito de simplificar as análises e os valores referentes a uma mesma zona foram considerados como réplicas. Esta abordagem foi considerada plausível no âmbito deste trabalho uma vez que as variáveis estudadas satisfizeram os padrões de zonação esperados.

O carbono terrestre não foi considerado uma das fontes de energia para os lagos estudados no segundo capítulo desta dissertação pois a análise isotópica das amostras de material em suspensão não foram realizadas, por problemas técnicos, até o momento do depósito deste documento. Estes resultados serão devidamente incluídos no artigo a ser submetido para publicação, provavelmente tornando mais claros alguns dos padrões observados.

Os capítulos apresentados nesta dissertação contribuirão para responder às perguntas que fundamentam os projetos em que estão inseridos. O Projeto Balanço de Carbono nos Reservatórios de FURNAS Centrais Elétricas S.A. tem como objetivo determinar o potencial de reservatórios destinados à geração de energia elétrica como emissores de gases do efeito estufa. Segundo Cole (2000), a heterotrofia é altamente persistente em lagos, ou seja, a respiração (produção de CO₂) é frequentemente maior que a produção primária (fixação de CO₂). Se este balanço favorece o consumo de matéria orgânica, a manutenção da vida nos ecossistemas aquáticos heterotróficos depende de uma fonte alternativa de carbono orgânico. Esta fonte encontra-se no ambiente terrestre. Já que o ambiente aquático não é constituído por sistemas fechados, mas por sistemas em constante troca de energia com o meio externo, é muito importante que estudos limnológicos tenham como preocupação a avaliação desta relação inter-sistemas.

O projeto *South American Lake Gradient Analysis* (SALGA) busca verificar a ação de mudanças climáticas e de eventos climáticos extremos sobre a dinâmica de lagos rasos. Acredita-se que lagos rasos sejam sensíveis a variações do clima, tornando-se túrbidos quando submetidos a condições adversas (Scheffer *et al.* 2001). O estado túrbido corresponde a uma menor biodiversidade, e está associado a diversos problemas de qualidade de água. A determinação da variedade de bases energéticas através do método de isótopos estáveis está intimamente relacionada com a avaliação do grau de sensibilidade do ecossistema aquático à perda de biodiversidade. Quanto mais numerosas forem as potenciais fontes alimentares sustentando a biota em um lago, maiores serão as chances de este lago não sofrer grande perda em biodiversidade no caso de alguma espécie de produtor primário ser exterminada em consequência de mudanças climáticas.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adams, T.S. & Sterner, R.W. 2000. The effect of dietary nitrogen content on trophic level ^{15}N enrichment. *Limnology and Oceanography*. 45(3): 601-607.
- APHA. 1998. *Standard methods for the examination of water and Wastewater*. 19th ed. American Public Health Association. Washington, D.C.
- Araújo-Lima, C.A.R.M.; Forsberg, B.R.; Victória, R. & Martinelli, L. 1986. Energy sources for detritivorous fishes in the Amazon. *Science*. 234: 1256-1258.
- Berry, J.A. & Troughton, J.H. 1974. Carbon isotopic fractionation by C3 and C4 plants in 'closed' and 'open' atmospheres. *Carnegie Institution of Washington Year Book*. 73: 785-790.
- Beyruth, Z. 2000. Periodic disturbances, trophic gradient and phytoplankton characteristics related to cyanobacterial growth in Guarapiranga Reservoir, São Paulo State, Brazil. *Hydrobiologia*. 424: 51-65.
- Bode, A.; Alvarez-Ossorio, M.T. & Varela, M. 2006. Phytoplankton and macrophyte contributions to littoral food webs in the Galician upwelling estimated from stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series*. 318: 89-102.
- Bunn, S.E. & Boon, P.I. 1993. What sources of organic carbon drive food webs in billabongs ? A study based on stable isotope analysis. *Oecologia*. 96: 85-94.
- Bunn, S.E.; Davies, P.M. & Winning, M. 2003. Sources of organic carbon supporting the food web of an arid zone floodplain river. *Freshwater Biology*. 48: 619-635.
- Cai, D. L.; Tan, F. C. & Edmond, J. M. 1988 Sources and transport of particulate organic carbon in the Amazon river and estuary. *Estuarine Coastal and Shelf Science*. 26: 1-14.

- Clapcott, J.E. & Bunn, S.E. 2003. Can C₄ plants contribute to aquatic food webs of subtropical streams?. *Freshwater Biology*. 48: 1105-1116.
- Cole, J.J.; Caraco, N.F.; Kling, G.W. & Kratz, T.K. 1994. Carbon dioxide supersaturation in the surface water of lakes. *Science*. 265: 1568-1570.
- Cole, J.J.; Pace, M.L.; Carpenter, S.R. & Kitchell, J.F. 2000. Persistence of net heterotrophy in lakes during nutrient addition and food web manipulations. *Limnology and Oceanography*. 45(8): 1718-1730.
- Cole, J.J.; Carpenter, S.R.; Kitchell, J.F. & Pace, M.L. 2002. Pathways of organic carbon utilization in small lakes: Results from a whole-lake ¹³C addition and coupled model. *Limnology and Oceanography*. 47(6): 1664-1675.
- Deines, P. 1980. The isotopic composition of reduced organic carbon. In: Fritz, P.J. (Ed). *Handbook of Environmental Isotope Geochemistry*, Vol. I. Netherlands: Elsevier Sci. Publ. pp. 326-406.
- del Giorgio, P.A. & France, R.L. 1996. Ecosystem-Specific Patterns in the Relationship Between Zooplankton and POM or Microplankton $\delta^{13}\text{C}$. *Limnology and Oceanography*. 41(2): 359-365.
- del Giorgio, P.A.; Cole, J.J.; Caraco, N.K. & Peters R.H. 1999. Linking planktonic biomass structure to plankton metabolism and net gas flux in northern temperate lakes. *Ecology*. 80: 1422-1431.
- DeNiro, M.J. & Epstein, S. 1978. Influence of the diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 42: 495-506.
- Deucett, R.R.; Barton, D.R.; Guiguer, K.R.A.; Power, G. & Drimmie, R.J. 1996. Critical examination of stable isotope analysis as a means for tracing carbon pathways in

- stream ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 53: 1913-1915.
- Finlay, J.C.; Power, M. E. & Cabana, G. 1999. Effects of water velocity on algal carbon isotope ratios: implications for river food web studies. *Limnology and Oceanography*. 44: 1198–1203.
- Finlay, J.C. 2001. Stable-carbon-isotope ratios of river biota: implications for energy flow in lotic food webs. *Ecology*. 82(4): 1052-1064.
- Fontugne, M. R. & Jouanneau, J.-M. 1987 Modulation of the particulate organic carbon flux to the oceans by a macrotidal estuary: evidence from measurements of carbon isotopes in organic matter from the Gironde system. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 24: 377-387.
- Forsberg, B.R.; Araújo-Lima, C.A.R.M.; Martinelli, L.A.; Victoria, R.L. & Bonassi, J.A. 1993. Autotrophic carbon sources for fish of the Central Amazon. *Ecology*. 74(3): 643-652.
- France, R. 1995a. Critical examination of stable isotope analysis as a means for tracing carbon pathways in stream ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 52: 651-656.
- France, R.L. 1995b. Stable isotopic survey of the role of macrophytes in the carbon flow of aquatic foodwebs. *Vegetatio*. 124: 67-72.
- France, R. L. & Peters, R. H. 1997. Ecosystem differences in the trophic enrichment of ^{13}C in aquatic food webs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 54: 1255-1258.
- Grey, J.; Jones, R.J. & Sleep, D. 2000. Stable isotope analysis of the origins of zooplankton carbon in lakes of differing trophic state. *Oecologia*. 123: 232-240.

- Goericke, R.; Montoya, J.P. & Fry, B. 1994. Physiology of isotopic fractionation in algae and cyanobacteria. Em: Lajtha, K. & Michener, R.H. (Ed) *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, cap.9, p. 187-221.
- Gu, B.; Schelske, C.L. & Hoyer, M.V. 1996. Stable isotopes of carbon and nitrogen as indicators of diet and trophic structure of the fish community in a shallow hypereutrophic lake. *Journal of fish Biology*. 49: 1233-1243.
- Hamilton, S.K.; Lewis, W.M. & Sippel, S.J. 1992. Energy sources for aquatic animals in the Orinoco River floodplain: evidence from stable isotopes. *Oecologia*. 89: 324-330.
- Haines, E.B. & Montague, C.L. 1979. Food sources of estuarine invertebrates analysed using $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios. *Ecology*. 60 (1): 48-56.
- Harvey, C.J. & Kitchell, J.F. 1999. A stable isotope evaluation of the structure and spatial heterogeneity of a Lake Superior food web. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 57: 1395-1403.
- James, W.F.; Kennedy, R.H. & Montgomery, R.H. 1987. Seasonal and longitudinal variations in apparent deposition rates within an Arkansas reservoir. *Limnology and Oceanography*. 32(5): 1169-1176.
- Junger, M., and Planas, D. 1994. Quantitative use of stable carbon isotope analysis to determine the trophic base of invertebrate communities in a boreal forest lotic system. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 51: 52-61.
- Keeley, J.E. & Sandquist, D.R. 1992. Carbon: freshwater plants. *Plant, Cell and Environment*. 15: 1021-1035.

- Keough, J.R.; Sierzen, M.E. & Hagley, C.A. 1996. Analysis of a Lake Superior coastal food web with stable isotope technique. *Limnology and Oceanography*. 41(1): 136-146.
- Kiyashko, S.I.; Richard, P.; Chandler, T.; Kozlovad, T.A. & Williamse, D.F. 1998. Stable carbon isotope ratios differentiate autotrophs supporting animal diversity in Lake Baikal. *Académie des Sciences, Paris*. 321: 509-516.
- Lajtha, K. & Michener, R.H. (Ed). 1994. *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 315pp.
- Lajtha, J. & Marshall, J.D. 1994. Sources of variation in the stable isotopic composition of plants. Em: Lajtha, K. & Michener, R.H. (Ed) *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, cap.1, p. 1-21.
- LaZerte, B.D. & Szalados, J.E. 1982. Stable carbon isotope ratio of submerged freshwater macrophytes. *Limnology and Oceanography*. 27(3): 413-418.
- Leite, M.A. 1998. *Variação espacial e temporal da taxa de sedimentação no Reservatório de Salto Grande (Americana – SP) e sua influência sobre as características limnológicas do sistema*. Tese de D.Sc., Escola de Engenharia de São Carlos/USP, São Carlos, SP, Brasil.
- Maberly S.C. & Spence D.H.N. 1983. Photosynthetic inorganic carbon use by freshwater plants. *Journal of Ecology*. 71: 705-724.
- Meili, M. 1992. Sources, concentrations and characteristics of organic-matter in softwater lakes and streams of the Swedish forest region. *Hydrobiologia*. 299: 23-41.
- Michener, R.H. & Schell, D.M. 1994. Stable isotope ratio as tracers in marine aquatic food webs. Em: Lajtha, K. & Michener, R.H. (Ed). *Stable Isotopes in Ecology and*

Environmental Science. Oxford: Blackwell Scientific Publications, cap.7, p. 138-157.

Minagawa, M. & Wada, E. 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 48: 1135-1140.

Mook W.G., Bommerson J.C. & Staverman W.H. (1974) Carbon isotope fractionation between dissolved bicarbonate and gaseous carbon dioxide. *Earth and Planetary Science Letters*. 22: 169-176.

Nogueira, M.G.; Henry, R. & Maricatto, F.E. 1999. Spatial and temporal heterogeneity in the Jurumirim Reservoir, São Paulo, Brazil. *Lakes & Reservoirs: Research and Management*. 4: 107-120.

Odum, H.T. 1956. Primary production in flowing waters. *Limnology and Oceanography*. 1: 102-117.

O'Leary, M.H. 1988. Carbon isotopes in photosynthesis. *BioScience*. 38: 328-336.

O'Leary, M.H.; Madhavan, S. & Paneth, P. 1992. Physical and chemical basis of carbon isotope fractionation in plants. *Plant, Cell and Environment*. 15: 1099-1104.

O'Reilly, C.M.; Hecky, R.E.; Cohen, A.S. & Plisnier, P.D. 2002. Interpreting stable isotopes in food webs: Recognizing the role of time averaging at different trophic levels. *Limnology and Oceanography*. 47(1): 306-309.

Osmond, C.B.; Valaane, N.; Haslam, S.M.; Uotila, P. & Roksandic, Z. 1981. Comparisons of $\delta^{13}\text{C}$ Values in Leaves of Aquatic Macrophytes from Different Habitats in Britain and Finland; some Implications for Photosynthetic Processes in Aquatic Plants. *Oecologia*. 50: 117-124.

- Peng, T.-H. & Freyer, H. D. 1986. Revised estimates of atmospheric CO₂ variations based on the tree-ring ¹³C record. In: Trabalka, J. R. & Reichle, D.E. (Eds). *The Changing Carbon Cycle: A Global Analysis*. New York: Springer-Verlag. pp. 151-59.
- Peterson, B.J. & Fry, B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 18: 293-320.
- Pinnegar J.K. & Polunin N.V.C. 2000. Contributions of stable-isotope data to elucidating food webs of Mediterranean rocky littoral fishes. *Oecologia*. 122: 399–409.
- Polis, G.A.; Anderson, W.B. & Holt, R.D. 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review on Ecological Systems*. 28: 289–316.
- Post, D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*. 83: 703-718.
- Reis, R.S. 2002. *Qualidade da água, deposição de sedimentos e sensoriamento remoto: um estudo de caso nos reservatórios do Sub-Médio São Francisco*. Tese de D.Sc., Escola de Engenharia de São Carlos/USP, São Carlos, SP, Brasil.
- Rosenfeld, J.S. & Roff, J.C. 1992. Examination of the carbon base in southern Ontario streams using stable isotopes. *Journal of North American Benthological Society*. 11: 1-10.
- Salomons, W. & Mook, W. G. 1981. Field observations of the isotope composition of particulate organic carbon in the southern North Sea and adjacent estuaries. *Marine Geology*. 41: M11-M20.
- Scheffer, M. 1998. Ecology of shallow lakes. Chapman and Hall. London. 357pp.

- Scheffer, M.; Carpenter, J.A.; Folke, F.C. & Walker, B. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*. 413: 591-596.
- Schimmel, D.S. 1993. Theory and application of tracers. *Academic Press*, San Diego.
- Sierszen, M.E.; McDonald, M.E. & Jensen, D.A. 2003. Benthos as the basis for arctic lake food webs. *Aquatic Ecology*. 37: 437-445.
- Silva, C.A.; Train, S. & Rodrigues, L.C. 2005. Phytoplankton assemblages in a Brazilian subtropical cascading reservoir system. *Hydrobiologia*. 537: 99-109.
- Smith, F.A. & Walker, N.A. 1980. Photosynthesis by aquatic plants: Effects of unstirred layers in relation to assimilation of CO₂ and HCO₃⁻ and to carbon isotopic discrimination. *New Phytologist*. 86(3): 245-259.
- Strand, M. 2005. Trophic ecology of the Lake Superior wave zone: a stable isotope approach. *Hydrobiologia*. 544: 271-278.
- Thornton, K.W.; Kimmel, B.L. & Payne, F.E. (Ed). 1990. *Reservoir Limnology: Ecological Perspectives*. Wiley-Interscience Publication. United States of America. 246pp.
- Urey, H.C. 1947. The thermodynamic properties of isotopic substances. *Journal of the Chemical Society*. 15: 562-581.
- Vanden Zanden, M.J.; Casselman, J.M. & Rasmussen, J.B. 1999. Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes. *Nature*. 401: 464-467
- Vander Zanden, M.J. & Rasmussen, J.B. 1999. Primary consumers δ¹³C and δ¹⁵N and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology*. 80(4): 1395-1404.

- Vanni, M.J. & Headworth, J.L. 2004. Cross-habitat transport of nutrients by omnivorous fish along a productivity gradient: integrating watersheds and reservoir food webs. *In: Polis, G.A., Power, M.E. & Huxel, G.R. (Eds.). Food Webs at the Landscape Level.* University of Chicago Press, Chicago, IL, pp. 43–61.
- Velho, L.F.M.; Lansac-Tôha, F.A.; Bonecker, C.C.; Bini, L.M. & Rossa, D.C. 2001. The longitudinal distribution of copepods in Corumbá Reservoir, State of Goiás, Brazil. *Hydrobiologia.* 453/454: 385-391.
- Vuorio, K.; Meili, M. & Sarvala, J. 2006. Taxon-specific variation in the stable isotopic signatures ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of lake phytoplankton. *Freshwater Biology.* 51: 807-822.
- Wayland, M. & Hobson, K.A. 2001. Stable carbon, nitrogen, and sulphur isotope ratios in riparian food webs on rivers receiving sewage and pulp mill effluents. *Canadian Journal of Zoology.* 79: 5-15.
- Webster, J.R. & Meyer, J.L. 1999. Organic matter budgets for streams: a synthesis. *Journal of North America Benthological Society.* 16: 141–161.
- Weiss, J.S. 2005. Diet and food web support of the white perch, *Morone americana*, in the Hackensack Meadowlands of New Jersey. *Environmental Biology of Fishes.* 74: 109-113.
- Zanata, L.H. & Espíndola, E.L.G. 2002. Longitudinal processes in Salto Grande Reservoir (Americana, SP, Brazil) and its influence in the formation of compartment system. *Journal of Biology.* 62(2): 347-361.