

Metabolismo do plâncton e ciclo do carbono no rio Amazonas, seus tributários e águas de várzea, Peru - Brasil, maio - junho.

R. C. Wissmar (1); J. E. Richey (1); R. F. Stallard (2) e J. M. Edmond (2)

Resumo

Estudos planctônicos e químicos efetuados durante um cruzeiro sinótico do Amazonas, em maio-junho de 1977, indicam que substâncias inorgânicas e orgânicas de origem terrestre podem influenciar a atividade microbiana no canal principal, tributários e lagos de várzea. Os principais fatores limitantes da produção primária planctônica (PPR) foram a diluição da luz por altos níveis de matéria particulada em suspensão (SPM) no canal principal e tributários (média 69mg SPM litro⁻¹), e baixos níveis de nutrientes nas desembocaduras de rios nos lagos de várzea (média 0,12 μmole PO₄-P litro⁻¹ e 1,6 μmole NO₃-N litro⁻¹). Em sistemas fluviais PPR tem em média 4,04mg C m⁻³ hr⁻¹, e as medidas de respiração (R_e) por sistema de transporte de elétron têm em média 0,67 mg C m⁻³ hr⁻¹; e nas desembocaduras e lagos de várzea mais produtivos, PPR teve em média 26,37 mg C m⁻³ hr⁻¹, e a R_e teve em média 2,30 mg C m⁻³ hr⁻¹. As proporções PPR: R_e de 8 para os sistemas fluviais e 17 para as desembocaduras e lagos de várzea indicaram que a R_e não era tão limitante quanto o PPR nos rios. Densidades bacterianas, taxas constantes de ¹⁴C-acetado para assimilação, e partículas orgânicas C:N de 20, implicam que a microflora era influenciada pelo carbono terrestre. Trocas de componentes ΣCO_2 devidas a mais CO₂ livre e H₂CO₃ nas águas superficiais de alguns ambientes lacustres e de tributários foram sugeridos por altas pressões parciais de dióxido de carbono (~5.000 a ~15.000 x 10⁻⁶ atm). É sugerido que a supersaturação de dióxido de carbono de algumas das águas com relação à atmosfera era parcialmente devida à matéria alóctone em decomposição. Os cálculos concluem que a respiração equilibrada pela evasão é suficiente para explicar as altas pressões do vapor de dióxido de carbono.

INTRODUÇÃO

Os ciclos de carbono e nutrientes nas águas amazônicas podem ser influenciados não só pela produção primária lacustre mas também por partículas e substâncias dissolvidas alóctones (Howard-Williams & Junk, 1976;

Rai, 1978). Estas e outras observações sugerem que algumas partículas orgânicas nestas águas tropicais são importadas pelas águas da enchente do rio e drenadas de ambientes terrestres (Williams, 1968; Brinkmann & Santos, 1970; Sioli *et al.*, 1969; Fisher, 1978). Tais inputs poderiam aumentar o crescimento planctônico em águas da várzea (Schmidt, 1973, Fittkau *et al.*, 1975) que sustentam uma pescaria economicamente importante e biologicamente diversa (McIntyre, 1972; Sioli, 1975). Entretanto, informação sobre o ciclo do carbono existe principalmente para produção de fitoplâncton em somente uns poucos lagos de várzea (lagos de enchente) e desembocaduras do Amazonas central e baixo. Pouco se conhece do metabolismo do plâncton autotrófico e da concentração de substâncias em suspensão e dissolvidas nos variados ambientes aquáticos ao longo da extensa distância do rio Amazonas. O Amazonas é de particular interesse dado ser ele o maior rio do mundo e representa cerca de vinte por cento da descarga dos rios de todo mundo (Williams, 1968). Além disso, é necessária informação para ajudar a esclarecer o papel dos grandes rios no ciclo global do carbono.

Para avaliar as características biológicas e químicas dos diversos ambientes planctônicos da bacia amazônica, é necessário fazer amostras nas águas brancas, pretas e claras representantes do canal principal do rio Amazonas, tributários e lagos de várzeas durante diferentes estações e estágios de enchente do rio. Neste estudo, nosso objetivo de pesquisa foi fornecer estas medidas durante o período de enchente quando o rio inunda os lagos de várzea e habitats terrestres, e estimar alguns

(1) — Fisheries Research Institute, College of Fisheries, University of Washington, Seattle, Washington 98195

(2) — Department of Earth and Planetary Sciences, Massachusetts Institute of Technology, Cambridge, Massachusetts 02139.

dos mecanismos responsáveis pela produção dos padrões de metabolismo observados e o ciclo de carbono. Para examinar um amplo espectro de águas amazônicas, um cruzeiro sinótico de 25 dias foi efetuado a bordo do R.V. Alpha Helix, em maio-junho de 1977, de Iquitos, Peru (3.400 km rio acima), até Belém, Brasil, no estuário do rio Amazonas (Fig. 1). Comparamos taxas de oxidação bioquímica e redução de matéria orgânica pela medição da produção primária do plâncton e respiração. Medidas simultâneas incluiram índices de "standing stocks" do plâncton e atividade heterotrófica e medidas de carbono inorgânico, partículas de carbono orgânico e nitrogênio, partículas de matéria em suspensão e nutrientes primários.

MÉTODOS

A produção primária do plâncton (PPR) foi determinada em amostras com repetição pelo método [^{14}C] NaHCO_3 (Goldman, 1963). Assimilação heterotrófica do 2- ^{14}C -acetato foi medida em amostras com repetição, segundo Paerl & Goldman (1972). A estimativa das constantes para assimilação K_i do ^{14}C -acetato foram medidas como:

$$K_i = \frac{(\Delta \text{ 2-}^{14}\text{C-acetato}) \Delta t}{\text{2-}^{14}\text{C-acetato total}} \quad (1)$$

onde 2- ^{14}C -acetato é a assimilação pelo plâncton, corrigido para adsorção, e Δt é o intervalo de incubação (Richey, s/d). As águas para

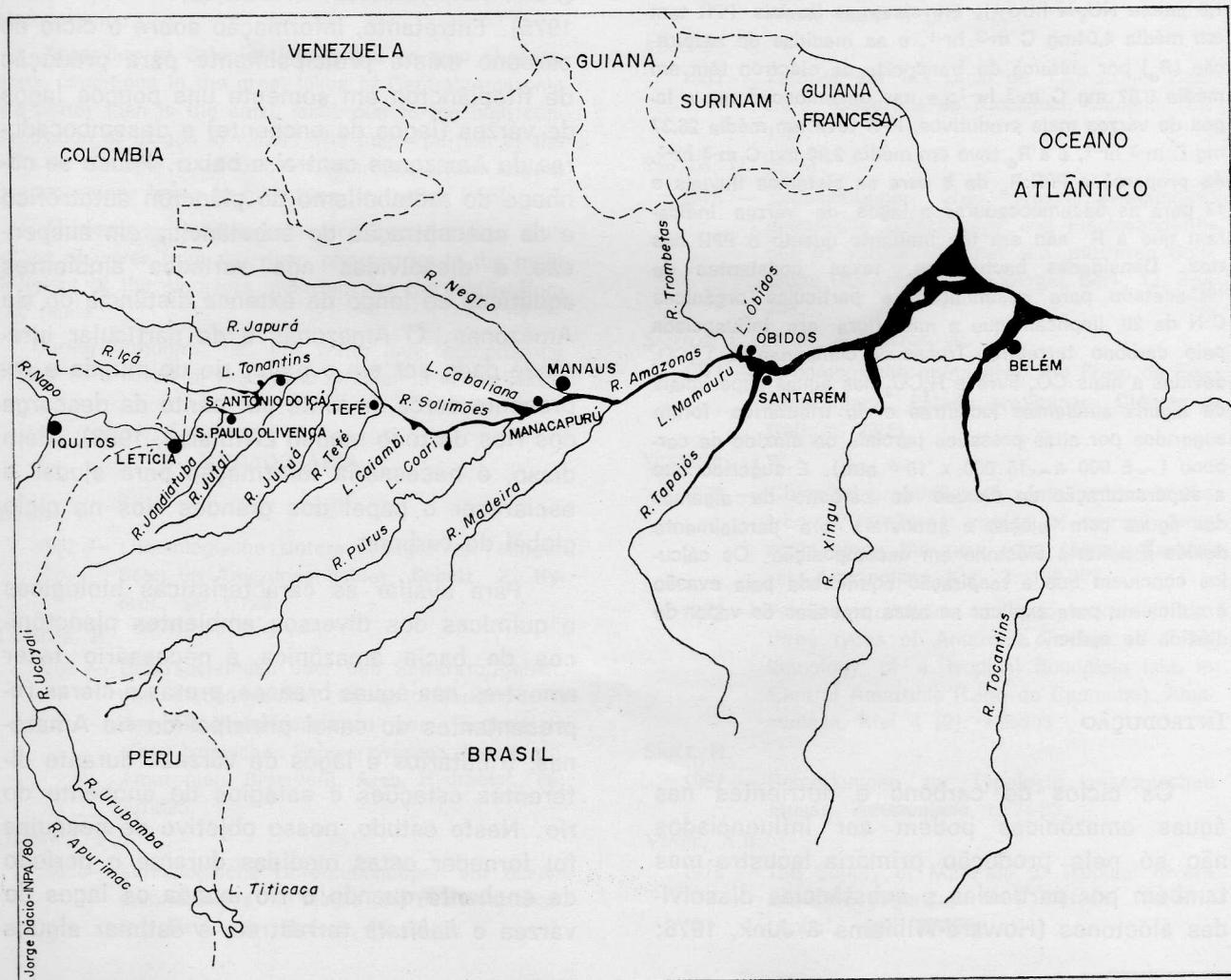


Fig. 1 — Região geográfica para o canal principal do rio Amazonas, rios tributários e águas da várzea coletadas pelo R.V. Alpha Helix durante maio e junho de 1977.

medidas isotópicas foram filtradas através de um filtro de membrana de 0,45- μm (H.A. Millipore) e contado com um contador de cintilação Beckman LS-100. As taxas de respiração do plâncton (R_e) foram estimadas de medições da atividade do sistema respiratório de transporte de elétrons (Devol & Packard, 1978). Na conversão do consumo de oxigênio para oxidação do carbono, quocientes de respiração de valor 1,0 foram supostos para o plâncton (Ibid.).

Os números de células e volumes do fitoplâncton foram determinados com um microscópio invertido Leitz equipado com uma placa quadriculada e micrômetro ocular. Os procedimentos de tratamento da amostra, contagem e medidas de volume ocorreram segundo Olson (1960), Lovegrove (1960), Emery (1972) e Willen (1976). Os números de bactérias foram estimados pelo procedimento epifluorescente de Hobbie *et al.* (1977), no qual amostras fixadas com formol foram coloridas com "acridine orange" e filtradas em filtros Nucleopore de 0,2- μm . Um microscópio fluorescente Zeiss com uma lâmpada de halogênio foi usado.

A matéria particulada em suspensão foi filtrada em filtros de fibra de vidro pré-pesados e combustados (Gelman Type A-E). As medições químicas de partículas de carbono orgânico (POC) e nitrogênio (PON) foram feitas em um analisador de elementos Perkin-Elmer Model 240. As amostras eram secadas a bordo do barco a 60°C e novamente a 115°C por 24 horas antes das análises. As amostras secas eram pesadas em uma eletrobalança Cahn e analisadas no analisador de elementos calibrado com acetanilida. Os pesos da matéria particulada em suspensão (SPM) total foram filtrados e pesados como acima. As medições de ATP foram posteriores a Holm-Hansen & Booth (1966) e clorofila segundo Strickland & Parsons (1968).

As amostras analisadas para concentração de nutrientes dissolvidos (Stallard, 1979) foram pré-filtradas através de filtros de membrana lavados com ácido de 0,45 μm (H.A. Millipore). Fósforo reativo solúvel foi determinado pelo método do ácido ascórbico-azul de metíleno (Strickland & Parsons (1968); nitro-

gênio do nitrato por redução cadmium-cobre (Wood *et al.*, 1967). O carbono inorgânico total (ΣCO_2) foi calculado a partir de dados obtidos no cruzeiro (Stallard, 1977: com. pessoal), segundo Strickland & Parsons (1968) e Edmond (1970). As estimativas de Pco_2 foram segundo Stallard (1979) modificada posteriormente por Park *et al.* (1969) e Park (1969). Todas as amostras de água foram obtidas da superfície para o rio principal acima da confluência com tributários, dos tributários principais (rio acima, >20 km) e em desembocaduras representativas e lagos de várzea (Fig. 1). Os dados hidrológicos foram medidos neste cruzeiro por Meade *et al.* s/d, e compilados por C.F. Nordin de dados não publicados por Hidrologia S.A. e Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais (C.F. Nordin, U.S. Dept. Int. Geol. Survey, Box 25046, Denver, Colorado 80225).

RESULTADOS

HIDROLOGIA E QUÍMICA DA ÁGUA

As estações de coleta características hidrológicas, químico-inorgânicas, e parâmetros biológicos estão apresentados na Tabela 1. As águas estão agrupadas como se segue: (1) canal principal do rio Amazonas, (a) rio Solimões ou rio principal acima da confluência do rio Negro, (b) rio Amazonas abaixo da confluência; (2) rios tributários; (3) desembocaduras (grandes massas d'água parecidas com lagos formados na confluência dos rios tributários como o rio principal; e (4) lagos de várzea.

O principal período de enchentes é de março até julho como é mostrado pela descarga média mensal durante 1975, no canal principal do rio Amazonas das estações de medições em Óbidos (abaixo do rio Negro) e Manacapuru e Santo Antônio do Içá (rio Solimões) no Brasil (Fig. 2). Aumentos na descarga do rio principal (calha do Amazonas) rio abaixo foram principalmente devidos aos dois rios tributários principais, o rio Negro e o rio Madeira. Durante o cruzeiro, as descargas representativas foram $50.000 \text{ m}^3 \text{ sec}^{-1}$ para o rio Negro, $40.000 \text{ m}^3 \text{ sec}^{-1}$ para o rio Madeira, e $230.000 \text{ m}^3 \text{ sec}^{-1}$ em Óbidos (Tabela 1). Flu-

Cruise stations	Sta. #;	Date	Water	~ Km from mouth	Water discharge $\times 10^3$	SPM	POC	PON	PO ₄ -P	NO ₃ -N	ECO ₂	Prim. prod.	ETS						
	water color	1977	mg l ⁻¹	mg l ⁻¹	mg l ⁻¹	μg l ⁻¹	μg l ⁻¹	mg l ⁻¹	μmol l ⁻¹	μmol l ⁻¹	μMole l ⁻¹	mg Cm ⁻³ hr ⁻¹	ATP	Chloro.	Phyto. volume density $\times 10^6$ m ⁻¹	Bacteria density $\times 10^6$ m ⁻¹	¹⁴ C acetate kx10 ⁻⁴ min ⁻¹		
1) Amazon mainstem																			
a) Rio Solimões	303W	5-20	3,489	48	172.5	3.71	0.19	0.78	8.4	1.40	7.32	26.2	1.91	0.55	73	1.00	3,124	1.69	3.63
Rio Negro ^a	306W	5-21	2,971	112.4	1.65	0.09	0.63	8.3	1.25	7.25	26.2	1.20	0.60	24	1.37	9	3.19	3.21	
Leticia	311W	5-23	2,588	80	97.9	2.01	0.12	0.53	9.5	1.16	7.14	26.2	0.48	57	0.80	4,962	4.09	2.58	
Santo Antônio da Içá ^a	311W	5-23	2,479	74.8	1.95	0.10	0.55	9.5	1.16	7.14	26.5	0.63	93	3.00	4,962	4.09	6.41		
Touantins Channel ^a	314W	5-24	2,423	64.7	1.30	0.05	0.45	8.3	1.04	7.08	26.5	0.58	71	0.53	4,962	4.09	3.86		
Rio Jutai ^a	316W	5-24	2,209	71.3	2.01	0.10	0.41	6.8	0.96	6.93	26.5	3.69	68	0.71	4,962	4.09	4.79		
Rio Jurua ^a	316W	5-26	1,744	20.3	0.97	0.07	0.40	0.87	6.85	27.0	0.65	11.19	2.67	2,621	0.93	1.21			
Itapeua (Coari) ^a	323W	5-26	1,594	37.0	2.49	0.07	0.43	5.8	0.79	6.83	27.0	3.78	0.57	181	6.41	4,425	2.78	3.68	
Rio Purus ^a	326W	5-28	1,403	130	38.0	1.46	0.09	0.43	0.74	6.65	28.3	2.82	0.43	192	2.94	4,162	1.19	1.54	
b) Rio Amazonas	1-330W	6-2	870	230	48.7	2.05	0.11	0.32	5.8	0.57	6.66	27.0	2.39	0.59	30	8.90	1.06	2.62	
Obidos ^a	1-335W	6-4	768	32.7	1.59	0.06	0.31	6.5	0.55	6.66	28.0	1.88	0.55	71	4.27	11,730	0.90	2.40	
Rio Tapajós ^a	1-337W	6-5	438	46.9	1.69	0.07	0.33	6.5	0.48	6.80	28.2	0.68	0.44	47	2.67	6,271	2.77	1.59	
Rio Xingu ^a																			
2) Tributaries																			
Rio Napo	304W	5-20	3,464	309.4	3.24	0.18	0.37	15.2	0.53	6.94	26.5	2.43	0.82	16	0.50	89	1.36	1.07	
Rio Ica ^a	313W	5-23	2,664	23.7	1.34	0.04	0.23	5.95	26.5	26.5	26.5	7.22	0.37	89	1.36	26,874	2.83	3.49	
Rio Jutai ^a	315W	5-24	2,463	7.0 ^c	1.54	0.06	0.10	1.4	0.31	5.18	26.5	0.93	126	2.37	126	2.37	8.06		
Rio Jurua	317W	5-24	2,321	26.5	1.37	0.06	0.34	4.7	0.84	6.51	26.8	2.70	0.75	79	1.42	289	3.20	5.24	
Rio Japura ^a	318W	5-25	2,184	39.8	1.04	0.07	0.28	3.5	0.76	6.59	27.0	1.50	1.63	77	204	4.81	10,331	3.96	
Rio Purus	324W	5-26	2,118	23.0 ^c	0.91	0.05	0.29	8.1	0.55	5.99	28.0	3.89	0.48	77	4.27	20,381	2.81	1.55	
Rio Negro	327W	5-28	1,868	50	10.0	1.30	0.06	0.11	5.3	0.54	4.95	29.0	20.08	1.10	1.10	2.09	2.09	1.74	
Rio Madeira	328W	6-1	1,435	40	113.15	2.04	0.14	0.27	8.1	0.43	6.71	27.0	0.85	18	1.10	43.79	24,176,280	3.19	
3) Mouthbays																			
Rio Trombetas	332WC	6-3	1,035	1.5	1.07	0.05	0.01	0.26	5.87	27.0	22.50	0.72	51	3.74	335,575	3.16	3.00		
Rio Tapajós	2-335WC	6-4	927	21	3.0 ^c	1.78	0.08	0.03	1.5	0.15	6.72	28.0	14.39	201	5.43	564,137	1.78	0.45	
Rio Xingu	2-337WC	6-5	5.0 ^c	1.26	0.05	0.06	2.6	0.34	6.44	29.5	31.01	0.95	200	8.01	129,670	2.43	1.76		
Rio Tocantins	338WC	6-6	216	13.6	1.97	0.16	0.33	7.39	29.0	43.01	8.30	1867	43.79	24,176,280	3.19	1.12			
4) Varzea Lakes																			
L. Canaíán (São Paulo)	308B	5-22	2,732	6.0 ^c	1.37	0.04	0.29	2.1	0.49	6.94	26.2	0.06	0.94	56	3.20	35,763	3.58	14.8	
Lago Tonantins	2-312W	5-23	2,479	86.2	1.82	0.09	0.46	7.5	1.06	6.87	26.5	8.66	0.58	66	1.37	1.67	2.34		
Lago Tefé ^a	319WC	5-25	1,943	7.1	0.94	0.09	0.07	0.5	0.24	5.75	29.5	82.66	2.54	284	19.76	159,948	4.35	2.69	
Lago Calambe	320WC	5-25	2,044	1.9	0.93	0.04	0.06	0.4	0.34	5.91	27.0	14.54	0.62	656	21.63	260,364	3.40	0.56	
Lago Coati	322WC	5-26	1,744	1.9	0.91	0.07	0.06	0.1	0.15	6.01	29.5	22.45	3.64	443	19.22	465,976	6.86	0.76	
Lago Caballana	325WC	5-27	1,689	4.5	1.20	0.07	0.14	0.2	0.81	6.56	30.0	24.16	2.51	251	5.34	1,169,437	11.05	7.19	
Lago Mamaura	3-330WC	6-2	870	3.7	1.70	0.04	0.13	0.1	0.50	6.58	30.5	20.40	1.31	139	6.14	311,282	7.65	3.08	
Lago Obidos	2-330WC	6-2	865	4.8	2.13	0.11	0.05	1.1	0.76	6.26	30.2	32.64	4.78	293	6.87	561,143	6.43	3.14	

^a Samples in Amazon mainstem upstream from confluences with tributaries.

^b W = white, B = black, C = clear.

^c SPM measured by Meads, et al. (1979, in press).

xos mais elevados em porções inferiores do rio principal evidentemente diluiram os níveis de matéria particulada em suspensão (SPM) (Tabela 1). Todos os lagos e tributários tinham SPM menores que o rio principal exceto rio Napo e rio Madeira (309 e 113 mg de SPM litro⁻¹, respectivamente). Rios que se originavam em regiões montanhosas e corriam através de ambientes tropicais tinham níveis variando de 24 a 309 mg de SPM litro⁻¹ (rios Napo, Içá, Japurá e Madeira). Rios que se originavam na selva tropical tinham concentrações variando de 3 a 24 mg de SPM litro⁻¹ (rios Jutaí, Juruá, Purus, Negro, Tapajós e Xingu).

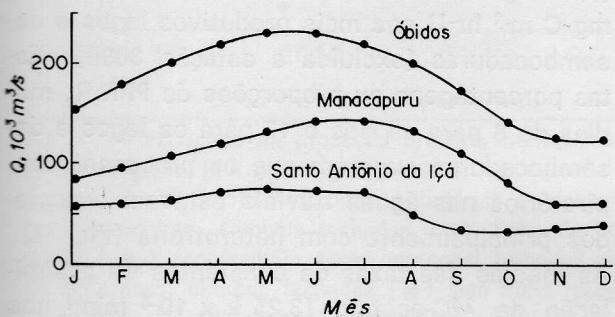


Fig. 2 — Descarga média mensal no canal principal do Amazonas para seções transversais em Óbidos, Manacapuru e Santo Antônio do Içá, durante 1975 (C. F. Nordin, com. pess.).

Concentrações médias de carbono orgânico particulado (POC) foram maiores no rio principal e tributários (1,78 mg POC litro⁻¹) do que nos lagos e desembocaduras (1,42 mg de POC litro⁻¹) (Tabela 1). Os níveis de POC no rio apresentaram pequenos decréscimos rio abaixo com a diluição pelos tributários. O efeito de diluição cessou com as maiores descargas dos rios Madeira, Tapajós e Tocantins que serviam para manter os níveis de POC relativamente uniformes no rio principal. As concentrações médias de nitrogênio orgânico particulado nos valores de 0,09 mg de PON litro⁻¹ no rio principal e tributários e de 0,07 mg de PON litro⁻¹ para os lagos e desembocaduras seguiram os mesmos padrões gerais do POC.

As mais elevadas concentrações de fosfatos (0,40 a 0,78 μmole de PO₄-P litro⁻¹) e dióxido de carbono total (0,74 a 1,40 mmole de

CO₂ litro⁻¹) foram no rio Solimões e diminuía rio abaixo no rio principal (rio Amazonas) (Tabela 1). Os menores valores de fosfato foram observados nas desembocaduras e lagos (0,01 a 0,46 μmole de PO₄-P litro⁻¹) e concentrações maiores nos tributários (0,10 a 0,37 μmole de PO₄-P litro⁻¹). Padrões semelhantes foram observados para nitratos com níveis altos ocorrendo no rio Solimões (5,8 a 9,5 μmole de NO₃-N litro⁻¹). Os mais baixos níveis para fosfato, nitrato, e CO₂ usualmente ocorreram em regiões de maior produção primária de plâncton. Os valores de pH variaram de 4,95 a 7,32 com os valores maiores ocorrendo nas estações a montante do rio principal e os valores menores nas águas pretas (rios Negro e Içá) e rios tributários da selva. As temperaturas de todas as águas mostraram pouca variação, variando de 26,2°C a 30,5°C (Tabela 1).

EQUILÍBRIOS DO DIÓXIDO DE CARBONO

Para examinar a associação do dióxido de carbono total nestas águas usamos Pco₂ com um indicador de mudanças nos componentes descritos como alcalinidade do carbonato ([HCO₃⁻] + [CO₃⁼]) e na forma de H₂CO₃ e CO₂ livre. Os resultados de nossos cálculos estão apresentados como as relações entre Pco₂ e pH (Fig. 3). Os menores níveis de Pco₂ e maiores valores de pH para a maioria das águas indicam que a maior parte do dióxido de carbono total estava geralmente presente como alcalinidade de carbonato. Isto foi evidente para o rio principal onde os valores de pH mostraram só ligeiro decréscimo rio abaixo (Tabela 1) e a Pco₂ aumenta de 5.000 para 7.000 × 10⁻⁶ atm. Em geral, os relativamente constantes valores de pH para o rio principal refletem a influência dos produtos de erosão das montanhas dos Andes. Em contraste, para alguns dos tributários, lagos e desembocaduras, os valores de pH eram menores (5,75 — 6,94) e os níveis do Pco₂ eram maiores (5.000 — 15.000 × 10⁻⁶ atm), indicando que o dióxido de carbono total incluía mais dióxido de carbono livre. Valores maiores da Pco₂ e menores de pH sugerem que o sistema do CO₂ era influenciado por fatores como oxidação

bioquímica na coluna d'água e *habitats* marginais alagados, e influências químicas de matéria orgânica terrestre lixiviada sobre a troca iônica.

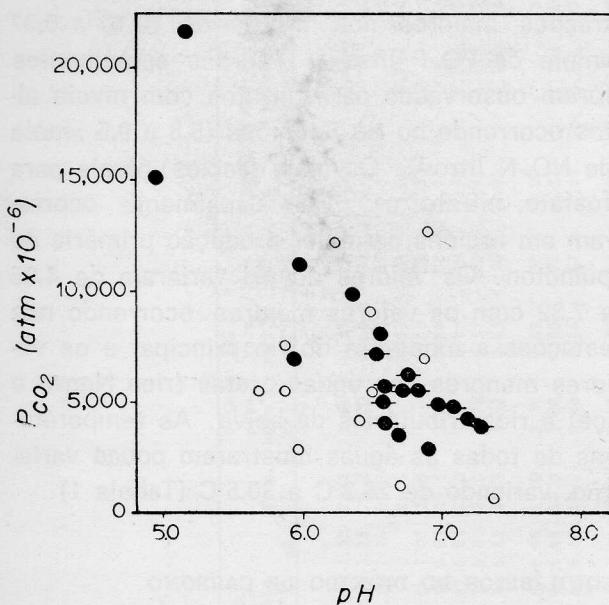


Fig. 3 — Mudanças nas pressões parciais do dióxido de carbono (P_{CO_2}) e distribuição de pH para o canal principal do Amazonas, tributários, lagos e desembocaduras. Círculos cheios com linha de conexão (-●-) representam as concentrações no canal principal do rio Amazonas; os círculos sólidos (●) sem linha representam os rios tributários, e círculos abertos (○) são os lagos de várzea e desembocaduras. Estimativas da P_{CO_2} segundo Stallard (1979) modificadas após Park et al., (1969), e Park (1969).

ÍNDICES DA ATIVIDADE METABÓLICA E BIOMASSA

Os menores níveis de produção primária de plâncton (PPR) foram observados no rio principal e tributários ($0,7$ a $7,2$ mg C m $^{-3}$ hr $^{-1}$) excluindo um alto valor no rio Negro ($20,1$ mg C m $^{-3}$ hr $^{-1}$) (Tabela 1). O menor valor de PPR para todas as águas foi no densamente sombreado lago Canatiã de água preta ($0,1$ mg C $^{-3}$ hr $^{-1}$). Os máximos níveis de PPR foram no lago Tefé ($83,7$ mg C m $^{-3}$ hr $^{-1}$) e na desembocadura do rio Tocantins ($43,0$ mg C m $^{-3}$ hr $^{-1}$). As menores taxas de PPR para as águas do rio principal e tributários e maiores valores para os lagos e desembocaduras corresponderam aos seguintes índices de biomassa planctônica-

ca: média dos volumes de células fitoplancônicas de $9,85 \times 10^3 \mu\text{m}^3 \text{ ml}^{-1}$ para os lagos e desembocaduras; média dos níveis de ATP de 96 ng litro $^{-1}$ para os lagos e desembocaduras; e concentrações médias de clorofila *a* de $3 \mu\text{g}$ litro $^{-1}$ nos rios e $12 \mu\text{g}$ litro $^{-1}$ para os lagos e desembocaduras (Tabela 1).

A respiração do plâncton (R_e) seguiu o mesmo padrão da produção primária com uma taxa média no rio principal e tributários de $0,67$ mg C m $^{-3}$ hr $^{-1}$ e nos lagos e desembocaduras de $2,30$ mg C m $^{-3}$ hr $^{-1}$. As taxas médias de R_e em todos os ambientes fluviais foram 30% das taxas médias do PPR nas águas dos rios ($4,04$ mg C m $^{-3}$ hr $^{-1}$) e 9% do PPR média ($26,37$ mg C m $^{-3}$ hr $^{-1}$) nos mais produtivos lagos e desembocaduras (excluída a estação 308B). Estas porcentagens ou proporções de PPR: R_e médias de 8 para os rios e 17 para os lagos e desembocaduras sugerem que os processos respiratórios nas águas fluviais estavam associados principalmente com heterotrofia (Fig. 4). As médias das taxas de constantes de assimilação de ^{14}C -acetato ($3,25 \times 10^{-4}$ min $^{-1}$ nos rios e $3,41 \times 10^{-4}$ min $^{-1}$ nos lagos e desembocaduras) e relativamente altas densidades médias bacterianas ($2,34 \times 10^6$ ml $^{-1}$ nos rios e $4,63 \times 10^6$ ml $^{-1}$ nos lagos e desembocaduras) foram também indicativos da heterotrofia potencial em todas estas águas (Tabela 1).

DISCUSSÃO

FATORES QUE INFLUENCIAM A PRODUTIVIDADE PRIMÁRIA

Os principais fatores reguladores da produção primária (PPR) nestas águas do Amazonas foram atenuação da luz por altas concentrações de SPM no rio principal e tributários, e limitação de nutriente nos lagos e desembocaduras. As condições de PPR, SPM e nutrientes que observamos podem ser descritas por uma expressão exponencial que relaciona a produção específica-SPM ao fosfato.

$$\text{PPR.SPM}^{-1} \text{ hr}^{-1} = 7.17e^{-11.66[\text{PO}_4-\text{P}]} \\ r = 0.85, df = 23, P < 0.01 \quad (2)$$

onde PPR.SPM.hr $^{-1}$ é a produção primária normalizada para SPM ($\mu\text{g C mg SPM}^{-1} \text{ hr}^{-1}$) e

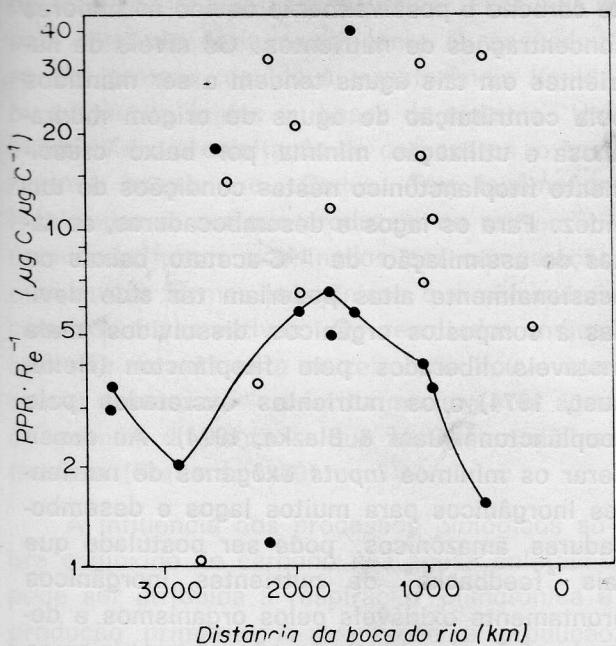


Fig. 4 — Variações na produção primária normalizada para respiração, $PPR \cdot R_e^{-1}$ ($\mu\text{g C} \mu\text{g C}^{-1}$), nas águas do canal principal do rio Amazonas, tributários e lagos e desembocaduras. Círculos fechados com linha de conexão (-●-) representam taxas no canal principal do rio Amazonas; círculos fechados (●) sem linha representam os rios tributários, e círculos abertos (○) são os lagos de várzea e desembocaduras.

$\text{PO}_4\text{-P}$ é o fosfato ($\mu\text{mole litro}^{-1}$). Uma relação exponencial semelhante de produção primária com $\text{NO}_3\text{-N}$ tem um menor coeficiente de correlação de $r = 0,77$. A conveniência da equação 2 como uma expressão do efeito da concentração de fosfato sobre a produção específica de SPM é demonstrada comparando-se as taxas da produção primária prevista e observada do canal principal do Amazonas, lagos e desembocaduras para seus locais específicos (Fig. 5). A expressão exponencial parece simular mais consistentemente as maiores taxas de PPR para lagos e desembocaduras em menores níveis de $\text{PO}_4\text{-P}$ e SPM. As piores adaptações parecem ser para o canal principal do Amazonas que tem menor PPR e maiores concentrações de $\text{PO}_4\text{-P}$ e SPM.

FATORES QUE INFLUENCIAM A HETEROTROFIA

A importância da heterotrofia no canal principal do Amazonas e maioria dos tributários foi sugerida pelas altas taxas de respi-

ção (R_e) em proporção a PPR. A maior porcentagem de respiração da PPR nos rios coincidiu com a presença de mais células bacterianas em proporção ao volume do fitoplâncton (μ^3), enquanto que o contrário ocorreu nos lagos e desembocaduras. Um ajuste da curva de influência da relação da porcentagem de respiração do PPR com as densidades de microplâncton foi

$$\% R_e = 0,38 (\infty/\phi) 0,81 \\ r = 0,85, df = 16, P < 0,01 \quad (3)$$

onde $\% R_e$ da PPR é a respiração integrada para a coluna d'água (ver discussão do dióxido de carbono) ∞ é o número de células bacterianas (10^6 ml^{-1}); e ϕ é o volume do fitoplâncton ($\mu^3 \text{ ml}^{-1}$) (Fig. 6). Os cálculos, na Fig. 6, mostram que os valores de $\% R_e$ variam de ~98% de $\text{PPR} < 5\%$ nos lagos e desembocaduras e de 20% até ~100% PPR nos sistemas fluviais, sugerindo considerável oxidação de matéria orgânica na coluna d'água. Uma possível explicação para estes valores de $\% R_e$ e a aparente predominância da heterotrofia sobre a autotrofia nas águas fluviais poderia ser

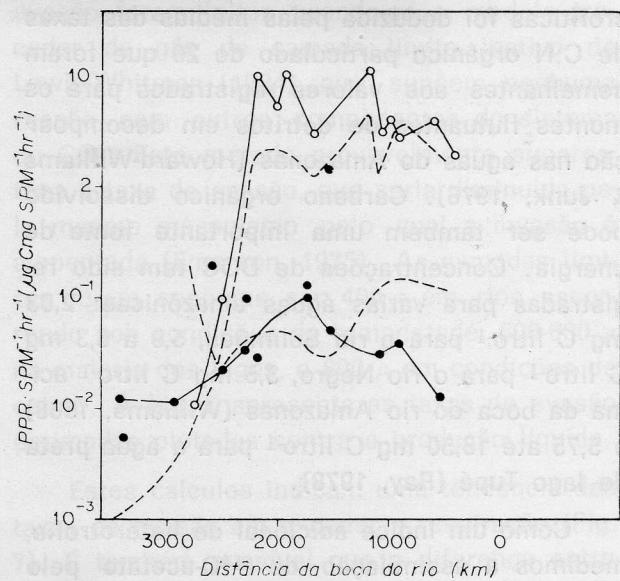


Fig. 5 — As variações na produção primária normalizadas para matéria particulada em suspensão ($\mu\text{g C mg SPM}^{-1} \text{ hr}^{-1}$) nas águas do canal principal do rio Amazonas (-●-), tributários (●) e lagos e desembocaduras (-○-). As linhas interrompidas representam os $PPR \cdot SPM^{-1} \text{ hr}^{-1}$, previstas pela relação com fosfato como representada pela equação 3 onde $PPR \cdot SPM^{-1} \text{ hr}^{-1} = 7,17 e^{11,66[\text{PO}_4-\text{P}]}$, $r = 0,85$, $df = 23$, $P = 0,01$.

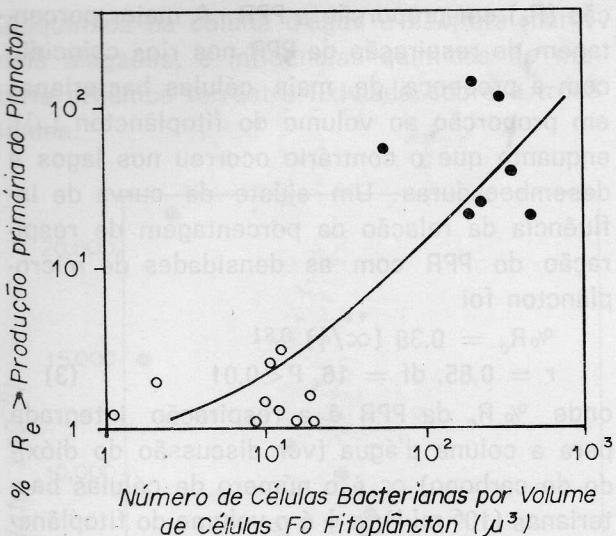


Fig. 6 — Percentagem da respiração de produção como uma função do número de células bacterianas normalizada para volume de células fitoplancônicas (μm^3). Linha ajustada pela equação 4 que não inclui águas pretas. Canal principal do Amazonas e tributários simbolizados por ● e lagos e desembocaduras por ○.

o carbono alóctone conforme está implícito pelos maiores níveis de POC. Evidência de excesso de fontes de carbono terrestre e macrofíticas foi deduzida pelas médias das taxas de C:N orgânico particulado de 20 que foram semelhantes aos valores registrados para os montes flutuantes de detritos em decomposição nas águas do Amazonas (Howard-Williams & Junk, 1976). Carbono orgânico dissolvido pode ser também uma importante fonte de energia. Concentrações de DOC tem sido registradas para várias águas amazônicas: 2,03 mg C litro⁻¹ para o rio Solimões, 5,9 a 6,3 mg C litro⁻¹ para o rio Negro, 3,5 mg C litro⁻¹ acima da boca do rio Amazonas (Williams, 1968) e 5,75 até 16,50 mg C litro⁻¹ para a água preta do lago Tupé (Ray, 1978).

Como um índice adicional de heterotrofia, medimos a assimilação de ^{14}C -acetato pelo plâncton. Os resultados mostram que as águas fluviais geralmente tinham taxas de assimilação de ^{14}C -acetato iguais ou maiores do que a maioria dos lagos e desembocaduras. Isto foi especialmente evidente nos rios do curso superior onde taxas de assimilação relativamente altas implicam em acentuado crescimento heterotrófico devido ao excesso de recursos

de carbono e possivelmente devido às maiores concentrações de nutrientes. Os níveis de nutrientes em tais águas tendem a ser mantidos pela contribuição de águas de origem montanhosa e utilização mínima por baixo crescimento fitoplancônico nestas condições de turbidez. Para os lagos e desembocaduras, as taxas de assimilação de ^{14}C -acetato baixas ou ocasionalmente altas poderiam ter sido devidas a compostos orgânicos dissolvidos mais instáveis liberados pelo fitoplâncton (Hellebust, 1974) e os nutrientes excretados pelo zooplâncton (Ganf & Blazka, 1974). Ao considerar os mínimos *inputs* exógenos de nutrientes inorgânicos para muitos lagos e desembocaduras amazônicos, pode ser postulado que tais "feedbacks" de nutrientes inorgânicos prontamente oxidáveis pelos organismos e decomposição da vegetação são os mecanismos principais de ciclos de elementos fortemente ligados que internamente mantêm a produtividade aquática (Fittkau, 1973; Viner, 1975; Howard-Williams & Junk, 1976; Fisher s/d; Rai, 1978).

INFLUÊNCIAS ABIÓTICAS E BIÓTICAS NO DIÓXIDO DE CARBONO

Conhecidas nossas observações sobre a química da água, autotrofia e heterotrofia nas águas amazônicas, todas as reações químicas como as biológicas têm números e completos efeitos interagindo sobre o carbono inorgânico. Antes de discutir as influências bióticas, consideraremos primeiro alguns aspectos físico-químicos, uma vez que os equilíbrios do dióxido de carbono nas águas envolvem principalmente a relação entre a alcalinidade e o dióxido de carbono total. Para as águas coletadas neste cruzeiro, a alcalinidade medida foi essencialmente alcalinidade do bicarbonato ($\text{HCO}_3^- + 2\text{CO}_3^{2-} + \text{OH}^- - \text{H}^+$), e HCO_3^- foi a forma dominante em todas as amostras exceto as amostras mais ácidas (Stallard, 1979). O bicarbonato representa a mistura de HCO_3^- de desagregação de rochas de bicarbonato e HCO_3^- derivado do ácido carbônico que serviu com fonte de próton durante as reações de desagregação. Uma vez deixado o local das reações de desagregação, a alcalinida-

de total tende a ser conservativa. Exceções a esta condição seriam uma fonte ou escoadouro de prótons devido à transferência líquida ou adição de ácidos ou bases do sistema. Um exemplo é a precipitação de carbonatos, o qual remove bases, i.e., Ca^{++} . Tais fenômenos localizados *in situ* que produzem ou retiram alcalinidade foram examinados por comparação com outras formas inorgânicas que são quimicamente conservativas. Os resultados indicaram que durante este cruzeiro não houve aparentes processos — além da mistura com água de química diferente — que afetassem a alcalinidade (Stallard, 1979).

A influência dos processos biológicos sobre o dióxido de carbono nas águas coletadas pode ser atribuída à respiração planctônica e produção primária. A respiração e produção podem atingir a alcalinidade e os níveis de CO_2 através da assimilação e liberação de diversos ácidos e bases, tanto inorgânico como orgânico. De igual ou talvez maior importância seria a liberação de CO_2 e ácidos orgânicos da decomposição, vegetação inundada, e solos. Estes processos têm sido observados produzir águas muito ácidas em partes da bacia amazônica (Klinge & Ohle, 1964; Klinge, 1967; Sioli, 1967 e 1968). A liberação de lixiviados orgânicos e reações associadas de trocas de íons podem reduzir a alcalinidade de águas interagindo com a vegetação e solos e por isso aumentar a Pco_2 . Aumentos na Pco_2 de águas poderiam também estar associados a altas taxas de difusão de CO_2 fora dos solos tropicais (Johnson, et al., 1975). Contudo, se nós supomos condições quase constantes e que a difusão é um processo de fase gasosa (Schwartzkopf, 1978) a alta Pco_2 nos solos tropicais implicaria em baixas dispersividades. Por exemplo, a submersão de solos pela enchente e a substituição da fase gasosa por água provavelmente reduziria a dispersividade de 3 a 4 ordens de magnitude. O suprimento de oxigênio diminuiria em tais ambientes face aos processos de decomposição. Conseqüentemente, a Pco_2 de tais solos teriam que aumentar 3 a 4 ordens de magnitude para produzir fluxos comparáveis aos fluxos das subáreas, uma condição que seria muito improvável com um res-

trito suprimento de oxigênio. Tais condições implicam que a difusão fora de solos temporariamente submersos seria baixa.

FLUXOS DE DIÓXIDO DE CARBONO

Para avaliar a importância destas complexas interações biológicas e químicas, a seguinte abordagem conceitual pode ser tomada. Das possíveis fontes e escoadouros de CO_2 só podemos fazer tentativas de comparações das seguintes: Produção primária do plâncton, respiração do plâncton e evasão. Estes processos podem ser expressos como fluxos para dentro e para fora de um metro quadrado da superfície da água ($\text{mmole m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$). Supomos que os fluxos líquidos laterais para dentro e para fora de uma coluna d'água vertical era desprezível. A produção foi calculada para meio dia supondo uma camada fótica de 0,25 m nas águas brancas (turbida), 2m nas águas claras, 1m na maioria das águas pretas, exceto 0,5 m no rio Negro. A respiração ocorreu dia e noite e supõe-se ocorrer por toda a coluna d'água. As aproximações das taxas de evasão foram feitas usando-se o modelo trocador de gás de camada limite inativo de Lewis-Whitman (1924) que supõem nenhuma reação com outros componentes do sistema do CO_2 . Este método provavelmente superestima a taxa de evasão, que seria diminuída pelo mesmo mecanismo pelo qual a invasão é aumentada (Emerson, 1975). As camadas limites foram supostas ser $400\ \mu$ em rios escorrendo sob condições de tempestade, $500-600\ \mu$ na maioria dos lagos, e $800\ \mu$ em condições de calma. A Fig. 7 apresenta as taxas de evasão estimadas plotadas contra a produção líquida.

Estes cálculos indicam uma tendência das taxas de evasão em exceder a respiração (Fig. 7). É também possível que a diferença entre respiração e evasão reflita as suposições do modelo. Outra alternativa é que as reações que tendem a diminuir o pH de alguns dos lagos de várzea e tributários, tais como respiração e troca de íons, poderiam ser mais rápidos do que o processo de troca de CO_2 entre a água e a atmosfera. Por exemplo, a maior variação de uma condição equilibrada ocorre nos

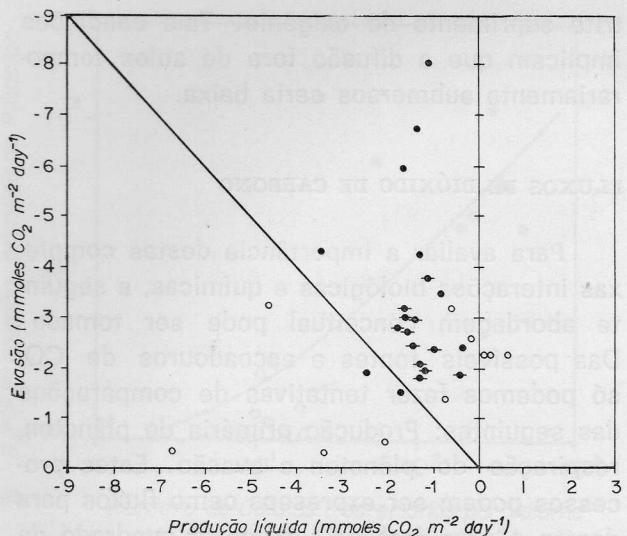


Fig. 7 — Relação da evasão de dióxido de carbono com a produção primária do plâncton líquida para as águas do Amazonas ($\text{mmole CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$). Canal principal do Amazonas simbolizado por -●-, tributários por ○, e lagos e desembocaduras por ○.

vários lagos e nos rios de água preta, os quais têm as mais complicadas fontes abióticas e bióticas de carbono. Por isso, tais variações podem ser devidas a outras fontes não incluídas nos cálculos, tais como decomposição, lixiviação associadas com solos e vegetação flutuante. No geral, estes dados são completamente compatíveis com a hipótese de que a respiração equilibrada pela evasão é suficiente para explicar a alta pressão do vapor de dióxido de carbono no Amazonas.

Este estudo de atividade fotossintética e respiratória da comunidade planctônica na água de superfície do Amazonas indica que eventos de grande escala, tais como enches-tes, podem ter um impacto principal sobre a ciclagem de carbono e nutrientes entre ecosistemas terrestres e aquáticos. Durante a época de enchente, os principais fatores limitantes da produção primária parecem ser os altos níveis de matéria em suspensão de origem andina no canal principal do Amazonas e baixas concentrações de nutrientes nas desemboca-duras e lagos de várzea. A importância da ma-téria orgânica terrestre na atividade metabó-líca nas águas foi deduzida por altas taxas de carbono particulado e nitrogênio de 20, densi-dades bacterianas, índices de heterotrofia e ativi-dade respiratória. A supersaturação das

águas amazônicas pelo dióxido de carbono coincidiu com as observações para outros rios do mundo (Garrels & Mackenzie, 1971) e impli-ca fontes alóctonas de carbono. A principal fonte biológica de CO_2 é muito provavelmente a matéria orgânica em decomposição, uma vez que o suprimento químico nestas águas de baixo pH é provavelmente servido por ions de hidrogênio livre. A reatividade do CO_2 com H_2O durante estas condições de enchente po-de ser suposta não importante uma vez que o pH estava quase sempre abaixo de 7,0. Os re-sultados deste cruzeiro e de um cruzeiro ante-rior do R.V. Alpha Helix ao rio Amazonas (Richéy et al., s/d) durante a estação de eleva-ção da água sugerem a importância mas negli-genciada dos rios principais como principais mecanismos de processamento e transporte no ciclo total do carbono. Estudos estacionais subseqüentes das águas amazônicas e outros grandes rios são necessários para indicar o destino da química da matéria orgânica de ori-gem terrestre e sua oxidação biológica na água, e de fatores que controlam a supersatu-ração e troca de CO_2 com a atmosfera.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos a F. Curren e A. Devol do Fisheries Research Institute, University of Washington, Seatle, e T. Forhan do Scripps Institution of Oceanography, La Jolla, pelo apoio logístico; e a B. Grant do Massachusetts Institute of Technology, Cambridge, e R. Meade, C. Nordin, e W. Curtis do U.S. Geological Survey, Denver, pela assistência científica, du-rante a expedição amazônica Alpha Helix VIII. Esta é a contribuição do College of Fisheries, University of Washington. Conforme acordo com o governo brasileiro, partes destes ma-nuscritos serão impressos em português. Es-ta pesquisa foi patrocinada pela subvenção DEB-7682631 da National Science Foundation.

SUMMARY

Plankton and chemical studies conducted during a synoptic cruise of the Amazon in May-June 1977 indicate that inorganic and organic substances of terrestrial origin could influence the microbial activity in the mainstem, tributaries, and varzea (floodplain) lakes.

The major limiting factors to plankton primary production (PPR) were light attenuation by high levels of suspended particulate matter (SPM) in the mainstem and tributaries (average 69 mg SPM liter⁻¹), and low nutrient levels in river mouthbays and varzea lakes (average 0.12 μ mole PO₄P liter⁻¹ and 1.6 μ mole NO₃N liter⁻¹). In riverine systems, PPR averaged 4.04 mg C m⁻³ hr⁻¹, and electron transport system measures of respiration (R_e) averaged 0.67 mg C m⁻³ hr⁻¹; and in the more productive mouthbays and varzea lakes, PPR averaged 26.37 mg C m⁻³ hr⁻¹, and R_e averaged 2.30 mg C m⁻³ hr⁻¹. PPR: R_e ratios of 8 for the riverine systems and 17 for the mouthbays and varzea lakes indicated that R_e was not as limited as PPR in the rivers. Bacterial densities, ¹⁴C-acetate rate constants for uptake, and particulate organic C:N of 20, implied that microflora was influenced by terrestrial carbon. Shifts of Σ CO₂ components due to more free CO₂ and H₂CO₃ in surface waters of some lacustrine environments and tributaries were suggested by high partial pressures of carbon dioxide (\sim 5,000 to \sim 15,000 \times 10⁻⁶ atm). It is suggested that carbon dioxide oversaturation of some of the water with respect to the atmosphere was partly due to decomposing allochthonous matter. Calculations imply that respiration balanced by evasion is sufficient to explain the high carbon dioxide vapor pressures.

BIBLIOGRAFIA

BRINKMANN, W.L.F. & SANTOS, U. DE M.

1970 — Natural waters in Amazonia. III. Ammonium molybdate-reactive silica. *Amazoniana*, 2 : 443-448.

DEVOL, A.H. & PACKARD, T.T.

1978 — Seasonal changes in respiratory enzyme activity and productivity in Lake Washington microplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 23: 104-111.

EDMOND, J.M.

1970 — High precision determination of titration alkalinity and total carbon dioxide of sea water potentiometric titration. *Deep Sea Res.*, 17 : 737-750.

EMERSON, S.

1975 — Chemically enhanced CO₂ gas exchange in a eutrophic lake: A general model. *Limnol. Oceanogr.*, 20:743-753.

EMERY, R.M.

1972 — Initial response of phytoplankton and related factors in Lake Sammamish following nutrient diversion. Ph.D. thesis, Univ. Washington, Seattle, 222 p.

FISHER, T.R.

(s.d.) — Plankton and primary production in aquatic systems of the Central Amazon Basin. IN: Riggs, A., ed., Collected papers of the Amazon. IV. ALPHA HELIX expedition. *J. Comp. Biochem. Physiol.* (no prelo).

FITTKAU, E.J.

1973 — Crocodiles and the nutrient metabolism of Amazonian waters. *Amazoniana*, 4(1): 102-133.

FITTKAU, E.J.; IRMLER, U.; JUNK, W.J.; REISS, F. & SCHMIDT, G.W.

1975 — Production, biomass, and population dynamics in Amazonian water bodies. IN: Golley, F.B. & Medina, E. eds., *Tropical ecological systems: Trends in terrestrial and aquatic research*. Springer Verlag, N.Y. p. 289-311.

GANF, G.C. & BLAZKA, P.

1974 — Oxygen uptake, ammonia, and phosphate excretion by zooplankton of a shallow equatorial lake (Lake George, Uganda). *Limnol. Oceanogr.*, 19 : 313-325.

GARRELS, R.M. & MACKENZIE, F.T.

1971 — *Evolution of sedimentary rocks*. W.W. Norton and Company, Inc., N.Y., 397 p.

GOLDMAN, C.R.

1963 — The measurement of primary production and limiting factors in freshwater with carbon-14. IN: Doty, M.S. ed. *Primary productivity measurement, marine and freshwater*. Proc. Conf. U.S. AEC TID-7633. p. 103-113.

HELLEBUST, J.A.

1974 — Extracellular products. IN: Stewart, W.D.P. ed. *Algal physiology and biochemistry*. Univ. California Press, Berkeley. p. 839-863.

HOBBIE, J.E.; DALEY, R.T. & JASPER, S.

1977 — Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescent microscopy. *Appl. Environ. Microbiol.*, 33 : 1225-1228.

HOLM-HANSEN, O. & BOOTH, R.C.

1966 — The measurement of adenosine triphosphate in the ocean and its ecological significance. *Limnol. Oceanogr.*, 11: 510-519

HOWARD-WILLIAMS, C. & JUNK, W.J.

1976 — The decomposition of aquatic macrophytes in the floating meadows of a central Amazonian varzea lake. *Biogeographica*, 7 : 115-123.

JOHNSON, D. COLE, D.W. & GESSEL, S.P.

1975 — Processes of nutrient transfer in a tropical rain forest. *Biotrophica*, 7 : 208-215.

KLINGE, H.

1967 — Podzol soils: A source of black-water rivers in Amazonia. *Atas Symp. Biota Amazonica*, 3 (Limnologia). 117-125.

KLINGE, H. & OHLE, W.

1964 — Chemical properties of rivers in the Amazonian area in relation to soil conditions. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 15 : 1067-1075.

- LEWIS, W.K. & WHITMAN, W.C.
1924 — Principles of gas absorption. *Industrial Eng. Chemistry*, 17 : 215-220.
- LOVEGROVE, T.
1960 — An improved form of sedimentation apparatus for use with an inverted microscope. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 25 : 279-284.
- MCINTYRE, L.
1972 — Amazon: The river sea. *Nat. Geographic*, 142 : 456-495.
- MEADE, R.H.; NORDIN, C.F.; CURTIS, W.F.; MAHONEY, H.A. & DELANEY, B.M.
1979 — Suspended sediment and velocity data; Amazon River and its tributaries, June-July 1976 and May-June 1977. U.S. Dept. Int. Geological Survey. Open File Report 79-515, Denver, Colorado 80225. 42 p.
- MEADE, R.H.; NORDIN JR., C.F.; CURTIS, W.F.; RODRIGUES, F.M. COSTA; VALE, C.M. DO & EDMOND, J.M.
s.d. — Sediment loads in the Amazon River: *Nature*. (no prelo).
- OLSON, F.C.W.
1950 — Quantitative estimates of filamentous algae. *Trans. Amer. Micro. Soc.*, 69 : 272-279.
- PAERL, H.W. & GOLDMAN, C.R.
1972 — Heterotrophic assays in the detection of water masses at Lake Tahoe, California. *Limnol. Oceanogr.*, 17 : 145-148.
- PARK, P.K.
1969 — Oceanic CO₂ system: An evaluation of ten methods of investigation. *Limnol. Oceanogr.*, 14 : 179-186.
- PARK, P.K.; WEBSTER, G.R. & YAMAMOTO, R.
1969 — Alkalinity budget of the Columbia River. *Limnol. Oceanogr.*, 14 : 559-567.
- PARK, P.K.; GORDON, L.I.; HAGER, S.W. & GISELL, M.C.
1969 — Carbon dioxide partial pressure in the Columbia River. *Science*, 166 : 967-968.
- RAI, H.
1978 — Distribution of carbon, chlorophyll a and phaeo-pigments in the black water lake ecosystem of Central Amazon region. *Arch. Hydrobiol.*, 82 : 74-87.
- RICHEY, J.E.
s.d. — Phosphate uptake, intracellular phosphorus transformations, and ¹⁴C primary production in lakes Washington and Findley. *Limnol. Oceanogr.* (no prelo).
- RICHEY, J.E.; WISSMAR, R.C.; NAIMAN, R.J. & BROOK, J.
s.d. — Organic carbon in the Amazon River: Its transport and processing. *Science*, (no prelo).
- SCHMIDT, G.W.
1973 — Primary production of phytoplankton in the three types of Amazonian waters. III. Primary production of phytoplankton in a tropical flood-plain lake of central Amazonia, lago do Castanho, Amazonas, Brazil. *Amazoniana*, 4 : 379-404.
- SCHWARTZKOPF, S.H.
1978 — An open chamber technique for the measurement of carbon dioxide evolution from soils. *Ecology*, 59(5) : 1062-1068.
- SIOLI, H.
1967 — Studies in Amazonian waters. *Atas Symp. Biota Amazonica*, 3 (*Limnologia*) : 9-50.
1968 — Hydrochemistry and geology in the Brazilian Amazon region. *Amazoniana*, 1 : 267-277.
1975 — Tropical river: The Amazon. IN: Witten, B. A., ed., *River Ecology*. Blackwell Scientific, Oxford.
- SIOLI, H.; SCHWABE, G.H. & KLINGE, H.
1969 — Limnological outlooks on landscape ecology in Latin America. *Tropical Ecology*, 10 : 72-82.
- STALLARD, R.F.
1979 — *Geochemistry of rivers within the Amazon River basin*. Ph.D. Thesis, Massachusetts Institute of Technology — W.H.O.I. Joint Program in Chemical Oceanography, M.I.T., Boston.
- STRICKLAND, J.D.H. & PARSONS, T.R.
1968 — A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Board Can.*, 167.
- VINER, A.B.
1975 — The supply of minerals to tropical rivers and lakes (Uganda). In: Hasler, A.D. ed. *Coupling of land and water systems*. Springer Verlag, N.Y. p. 227-61.
- WILLEN, E.
1976 — A simplified method of phytoplankton counting. *Naturvardsverkets Limnologiska Undersökning. N.L.V. Information*, 7, 27 p.
- WILLIAMS, P.M.
1968 — Organic and constituents of the Amazon River. *Nature*, 218 : 937-938.
- WOOD, E.D.; ARMSTRONG, F.A.J. & RICHARDS, F.A.
1967 — Determination of nitrate in sea water by cadmium-copper reduction. *J. Mar. Biol. Assoc.*, U.K., 47 : 23-31.

(Aceito para publicação em 9/10/79)