

MUSEUM NATIONAL



D'HISTOIRE NATURELLE

Ecole Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme – ED 227

Année 2011

N°attribué par la bibliothèque

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialité : Biogéochimie et limnologie

Présentée et soutenue publiquement par

Jean-Michel MORTILLARO

**Caractérisation et dynamique de la matière organique du
fleuve et des plaines d'inondation du bassin central
Amazonien**

Sous la direction de : Docteur Meziane, Tarik, HDR

JURY :

Dr. Abril Gwenaël	Université Bordeaux 1, Talence	Président du Jury
Pr. Benedetti Marc	Université paris Diderot 7, Paris	Rapporteur
Pr. Richoux Nicole	Rhodes University, Grahamstown, South Africa	Rapporteur
Pr. Keith Philippe	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris	Examinateur
Dr. Riera Pascal	Station biologique de Roscoff, Roscoff	Examinateur
Dr. Meziane Tarik	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris	Directeur de Thèse

REMERCIEMENTS

Cette thèse a été réalisée au sein de l'équipe structure, modélisation et fonctionnement des RESeaux trophiques AQUAtiques (**RESAQUA, UMR MNHN-CNRS-UMPC-IRD BOREA 7208**).

Elle a été financée par l'Agence Nationale de la Recherche (ANR) et s'inscrit dans le cadre du programme blanc CARBAMA (**CARBon biogeochemistry and atmospheric exchanges in the AMAzon river system**).

C'est à Nice, au sein du laboratoire LEML, que j'ai découvert la recherche en océanographie. Associé à ma passion pour la plongée sous-marine, c'est naturellement que je me suis ensuite dirigé vers les Master d'océanographie de Marseille puis Paris. Depuis mon Master 2 jusqu'à la fin de ma thèse, ces quatre années au MNHN m'ont beaucoup apportées, tant au niveau professionnel que personnel. Je souhaite donc remercier ici toutes les personnes qui m'ont accompagnées et qui ont contribuées à l'accomplissement de cette thèse.

Tout d'abord, je souhaite remercier **Tarik Meziane**, mon directeur de thèse, qui a su me donner ma chance lors d'une première rencontre fortuite en Master 1, alors que je recherchais un laboratoire pour effectuer un stage facultatif. Je le remercie pour sa patience, sa gentillesse et ses précieux conseils aussi bien scientifiques que personnels, mais également pour tous les bons moments passés ensemble, les Sucos (jus de fruit) à Rio, le match au Maracanã et puis toutes les opportunités de voyages scientifiques en Australie, en Algérie et bien entendu au Brésil.

Je tiens également à remercier **Nicole Richoux** pour avoir accepté d'être rapporteur de ma thèse malgré les nombreuses parties en Français, mais également d'avoir fait le

déplacement d'Afrique du Sud pour assister à ma soutenance. I wish we will keep in touch and will have the opportunity to work together.

Je remercie le Professeur **Marc Benedetti**, pour avoir accepté d'être rapporteur de ma thèse en cette période de fêtes de Noël. Je le remercie également pour les conseils apportés en début de thèse pour les missions au Brésil, puis pour les caipirinha et la picanha partagées en Amazonie.

Le directeur de recherche **Gwenaël Abril**, pour sa part a accepté de présider mon jury de thèse. Il demeure un membre indispensable de l'accomplissement de ma thèse, porteur du projet CARBAMA, chef de mission en Amazonie, il a également participé à de nombreuses discussions scientifiques, il m'a prodigué toute sa culture Amazonienne et ses connaissances en limnologie et a participé à la rédaction de mes articles scientifiques. Pour toutes ces raisons, et pour tous les moments passés ensemble au fin fond de l'Amazonie, je tiens à lui exprimer mes profonds remerciements.

Le professeur **Philippe Keith et Pascal Riera** ont accepté de faire partie du jury de ma thèse. Leurs conseils et les discussions que nous avons eues ensemble lors de ma soutenance et précédemment lors de mon passage en Master à la station biologique de Roscoff ont été très enrichissants. Je tiens à les remercier tous les deux.

Cette thèse effectuée dans le projet CARBAMA, m'a permis de rencontrer et de collaborer avec de nombreuses personnes avec lesquelles j'ai eu d'excellents rapports. Je tiens à les remercier pour leur aide (technique et/ou scientifique) sur le fleuve Amazone ou lors des nombreuses réunions et conférences, mais également pour les bons moments passés ensemble et la découverte de la culture Brésilienne. Parmi ces personnes, je remercie **Patricia Moreira-Turcq, Marcelo Bernardes et Marcela Perez**, pour leur connaissances sur la géochimie du

bassin Amazonien, leur accueil et leur gentillesse, également **Jean-Michel Martinez**, **Marie-Paule Bonnet** et **Patrick Seyler**, les collègues Français de l'IRD à Brasilia, **Felipe Artigas**, musicien à ses heures, **Sonia Brugel**, toujours de bon conseil et toujours disponible pour me remettre les pieds sur terre, **Naziano Filizola**, pour sa patience et son aide lors du transfert du lyophilisateur vers le Brésil, **Patrick Albéric** et **Nicolas Savoye**, amateurs de Tambaqui grillé sur la plage, **Rodrigo Sobrinho**, **Cristina Arantes** (Forró Team), **Luciana Vidal**, **Giana Marcia**, **Beatriz Lamback**, **Raul** et **Claudia Zell** mes homologues thésards, ainsi que **Elena Marin** et **Guilherme** pour leur bonne humeur et leur singeries. N'oublions pas le Bateau **Yane José IV** et son équipage, **José** le capitaine, **Juan** toujours prêt à sortir sa voadeira pour assouvir nos caprices d'échantillonnage, et bien entendu **Dona Graça**, ma maman adoptive Brésilienne, cuisinière le jour et danseuse de Forró la nuit. Je remercie également le support technique fournit sur place par la CPRM, en particulier **Bosco** et **Manuel**. Enfin, je remercie également **Fábio Roland**, **Jessica Chicheportiche**, **Pierre Polsenaere**, **Frédéric Guérin**, **Pascal Fraizy**, **Marcio Sousa**, **Carla**, **Kim**, **Simone**... Muito obrigado para a tripulação.

Cette thèse doit aussi énormément à toute l'équipe RESAQUA, dont j'ai fait partie pendant mes trois années de thèses et mon année de Master. Je remercie donc profondément **Tarik Meziane**, mon directeur de thèse, **Cédric Hubas**, pour sa rigueur, ses conseils et sa bonne humeur bien qu'un tantinet bougon, **Hervé Rybarczyk** et **François Rigal**, as des statistiques, avec un bon humour de benthologue et dont les idées, toutes plus farfelues les unes que les autres, ont été au final bien plus qu'utiles, **Marc Pouilly**, toujours prêt à poser son filet de pêche en Amazonie et bon compagnon sur le terrain, **Anne-Laure Janson**, au sourire éclatant, **Frédéric Olivier**, **François-Marie Gibon** et **Xavier Lazzaro**, souvent en missions aux quatre coins de la planète, **Dominique Lamy**, avec de nouvelles perspectives pour l'équipe, **Najet Thiney**, la fée également connue sous le nom de Falbala, **Rachid**, toujours prêt à alimenter le débat, et bien entendu **Nathalie Molnar** et **Claire Passarelli**, mes

homologues thésard, pour les tablettes de chocolat, les siestes dans le hamac mais également pour leur gentillesse les missions à Chausey et le soutien mutuel. Le personnel administratif fut également d'une aide précieuse, à ce titre je souhaite remercier **Isabelle Hascoet** et **Simone Sorel** pour leur patience et leur disponibilité.

Je remercie également l'ensemble des stagiaires et étudiants de passage dans le laboratoire pendant ces années de thèse. En particulier **Véronique Perez**, qui malgré ses questions incessantes, a toujours été d'une bonne humeur transmissible, ainsi qu'une très bonne partenaire de débauche avec la complicité d'**Adélaïde Aschenbroich**, partenaire du trio gagnant, je remercie également **Fanny Leroy**, **Moana Gothland**, **Caroline Nérot**, **Miliani**, **Maxime Suroy**,... pour leurs passages remarquable au labo et très appréciés. J'ai eu d'autre part la possibilité d'encadrer et recevoir l'aide de nombreux stagiaires, en particulier **Marie Wach** mais également **Samyra Kherbouche** et **Florian Claeys** que je remercie profondément.

Pour finir, je souhaite remercier tous ceux qui de près ou de loin ont contribué à l'accomplissement de ce travail. Ma mère et ma sœur pour leur soutien à toute épreuve et que je ne saurais remercier à leur juste valeur, également mon frère et mon père, Seb, le beau-frère toujours soucieux (ça t'a plu ?), les poto Guy, Tony, Flo et Titi, séparés par des kilomètres mais toujours aussi proches, les poulets Simon alias sisi le mélomane et Julien dit le bulbe ainsi que les coloc à sisi, qui m'ont supporté à la maison plus d'une fois, les potes récifalistes monomaniac, aquaman, fifine et babas pour nos conversations de passionnés et les nombreux échanges de boutures, Anis du facanec, fournisseur officiel de bières du trio gagnant, les futures belle-sœur dont la fameuse princesse Hania que je ne peux me permettre d'oublier sous peine de représailles... et tous ceux que j'aurais malheureusement oublié de citer.

Enfin, à Linda ma future épouse, sans elle je n'aurais probablement pas continué ma licence de biologie à Nice et je ne serais probablement pas en train de rédiger ces dernières lignes. Malgré la distance nous séparant ces derniers mois de rédactions, tu m'as toujours soutenue, nous avons traversé des périodes difficiles d'éloignement entre mes missions en Australie et au Brésil et ta mutation au sud de la France, mais ces épreuves auront eu le mérite de nous renforcer. Pour ces raisons, je souhaite te dédier cette thèse.

SOMMAIRE

INTRODUCTION.....	1
1 Introduction générale.....	1
2 Le bassin amazonien	5
3 Objectifs de cette thèse.....	12
CHAPITRE I: CARACTERISATION DE LA MATIERE ORGANIQUE DANS LE BASSIN AMAZONIEN	15
1 Contexte général et résumé	15
2 Abstract.....	17
3 Introduction	19
4 Material and methods	21
<i>4.1 Study area.....</i>	21
<i>4.2 Sample collection and preparation</i>	22
<i>4.3 FA extraction and analysis.....</i>	24
<i>4.4 Stable isotopes</i>	25
<i>4.5 Data analysis</i>	25
5. Results	26
<i>5.1 FAs in macrophytes</i>	26
<i>5.2 FAs in plankton from Várzea (i.e. 63 µm and 20 µm).....</i>	27
<i>5.3 FAs in Várzea sediments</i>	28
<i>5.4 FAs in Amazonian soil.....</i>	29
<i>5.5 FAs in SPOM from Várzea</i>	29
<i>5.6 Stable isotope signature of OM in Várzea.....</i>	30
<i>5.7 FAs in SPOM from rivers</i>	31
<i>5.8 Stable isotopes in SPOM from rivers</i>	31
6 Discussion	33
<i>6.1 OM sources.....</i>	33
<i>6.2 Seasonal contrasts</i>	37
<i>6.3 Connectivity between Várzea and the Amazon River</i>	39
7 Acknowledgements.....	40

CHAPITRE II : VARIATION SPATIALE ET TEMPORELLE DE LA QUALITE DE LA MATIERE ORGANIQUE	43
PARTIE 1 : Distribution de la matière organique le long du bassin central de l'Amazone	43
1 Contexte général et résumé	43
2 Abstract	45
3 Introduction	47
4 Material and methods	49
<i>4.1 Study area</i>	49
<i>4.2 Sample collection and preparation</i>	51
<i>4.3 Ancillary variables</i>	51
<i>4.4 Statistical analysis</i>	52
5 Results	55
<i>5.1 Spatial distribution of FA variables</i>	55
<i>5.2 Environmental contribution to FA variables</i>	56
<i>5.3 Variation partitioning</i>	59
6 Discussion	61
<i>6.1 SPOM quality and distribution</i>	61
<i>6.2 SPOM transfer and validation of aquatic ecology concepts</i>	63
7 Acknowledgments	66
PARTIE 2 : Hétérogénéité spatiale et saisonnière dans les plaines d'inondation du fleuve d'Amazone (Brésil) : Caractérisation biochimique de la qualité de la matière organique	67
1 Contexte général et résumé	67
2 Abstract	69
3 Introduction	71
4 Material and methods	72
<i>4.1 Study area</i>	72
<i>4.2 Sample preparation and collection</i>	73
<i>4.3 Data analysis</i>	74
5 Results	75
<i>5.1 Tributaries</i>	75
<i>5.2 Spatial gradient</i>	76

5.3 Seasonal variability.....	82
6 Discussion	84
7 Acknowledgments.....	88
CHAPITRE III : DYNAMIQUE DE DEGRADATION DE DEUX MACROPHYTES DES PLAINES D'INONDATION EN AMAZONIE (<i>Paspalum repens</i> et <i>Salvinia auriculata</i>)....	91
1 Introduction	91
2 Matériel et Méthodes.....	93
2.1 Échantillonnage.....	93
2.2 Dispositif expérimental.....	94
2.3 Analyse des échantillons	96
2.4 Paramètres biochimiques	97
2.5 Analyse des données	100
3 Résultats	102
3.1 Acides gras	102
3.2 Isotopes stables.....	104
3.3 Paramètres biochimiques	107
4 Discussion	112
CHAPITRE IV : UTILISATION DE LA MATIERE ORGANIQUE DES PLAINES D'INONDATION (VÁRZEAS DE CABALIANA ET JANAUACÁ, AMAZONIE, BRESIL) DANS LE REGIME TROPHIQUE DE NEUFS ESPECES DE POISSONS	119
1 Introduction	119
2 Matériel et Méthodes.....	121
2.1 Sites d'étude	121
2.2 Echantillonnage.....	122
2.3 Analyse des échantillons	127
2.4 Analyse des données	127
3 Résultats	128
3.1 Composition en acides gras	128
3.1.1 Variabilités taxonomiques et trophiques	128
3.1.2 Variabilités spatiales et saisonnières	129
3.2 Composition isotopique.....	131

3.2.1 Sources	131
3.2.2 Consommateurs	132
4 Discussion	134
<i>4.1 Régime trophique</i>	<i>134</i>
<i>4.2 Utilisation des sources de nourriture : variabilités spatiale et saisonnière.....</i>	<i>138</i>
5 Conclusion	141
DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES	143
1 Várzea role in the organic matter production	144
2 Flow of OM between rivers and Várzea.....	146
3 Prospect for future work	147
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	151
ANNEXES	171

INTRODUCTION

1 Introduction générale

La consommation d'énergies fossiles est responsable de la forte augmentation de la teneur en dioxyde de carbone (CO_2) dans l'atmosphère. De ce fait, comprendre les processus qui retirent du CO_2 de l'atmosphère et le fixent de manière durable sur les continents ou les océans est essentiel (Batjes and Sombroek 1997). Les systèmes fluviaux jouent un rôle prépondérant dans les processus qui contrôlent la fixation de CO_2 atmosphériques (Raymond 2005, Cole et al. 2007). En effet, ils peuvent constituer un piège de carbone pour la biosphère terrestre dans les sédiments (Degens et al. 1991, Cole et al. 2007). Ils permettent également le transport du carbone organique et inorganique vers les océans ($0,9 \text{ Pg C an}^{-1}$; Meybeck 1993, Cole et al. 2007) et participent au transport de CO_2 vers l'atmosphère ($0,8 \text{ Pg C an}^{-1}$; Cole et al. 1994, Cole et al. 2007).

Le transport du carbone vers les océans est bien documenté (Ludwig et al. 1996, Cole et al. 2007) et les sources de carbone organique (CO) incluent aussi bien les apports terrigènes que la production par les organismes hétérotrophes et autotrophes (Barth and Veizer 1999, Duarte and Prairie 2005). Toutefois, leurs contributions relatives dans la dynamique du carbone des grands écosystèmes fluviaux sont difficiles à évaluer, du fait de fortes variabilités spatiales et temporelles des sources de matière organique (Bianchi and Allison 2009).

De nombreux écosystèmes d'eau douce sont définis comme hétérotrophiques, sur la base d'une forte pression partielle en CO_2 (Raymond et al. 1997, Caraco and Cole 2004). Cette hétérotrophie résulte d'une respiration bactérienne supérieure à la production primaire. Dans ces écosystèmes, la biomasse de phytoplancton ne permettrait de maintenir que 20 % de la production bactérienne (Kalff 2002), ce qui met en évidence le rôle des sources de CO allochtones dans le maintien du réseau trophique des écosystèmes aquatiques (Wetzel 1995).

Ces sources de carbone dans les rivières seraient principalement issues de débris de plantes vasculaires très dégradés provenant des sols (Fiebig et al. 1990, Kaplan and Newbold 1993, Meyer et al. 1998). Toutefois, de récentes études ont montré que le carbone organique dissous (DOC) potentiellement utilisable par les bactéries, correspondrait à une matière organique (MO) beaucoup plus labile (Mayorga et al. 2005). Il est donc peu probable qu'elle puisse avoir majoritairement dérivé d'une source de CO terrestre (Raymond and Bauer 2001, Mayorga et al. 2005).

Parmi ces grands écosystèmes aquatiques, le fleuve Amazone est le premier au monde par son débit ($170000 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$), par la surface de son bassin versant ($6,15 \cdot 10^6 \text{ km}^2$) et par sa longueur qui est supérieure à 7000 km entre ses sources Andines et l'embouchure sur l'Atlantique (Molinier et al. 1996, Guyot et al. 1998, Callede et al. 2004). Il apporte entre 14 et 20 % de l'eau douce à l'océan mondial (Goulding et al. 2003, Callede et al. 2004) et 6 % des sédiments déposés (Milliman 1991). Cependant, il existe toujours des incertitudes sur les flux de carbone dans le bassin Amazonien, en particulier l'impact de la déforestation et la productivité associé aux changements climatiques (Houghton et al. 2000, Malhi et al. 2008). En effet, pour ces forêts qui fixent entre 0,5 et 3,0 Pg C an^{-1} sur l'ensemble du bassin (Saleska et al. 2003), une déforestation pourrait avoir des effets contrasté : augmentation des température et diminution des précipitations (Costa and Foley 2000, Foley et al. 2002) ou augmentation du ruissellement et du débit des rivières (Foley et al. 2005). Toutefois, ces deux scénarios auraient pour conséquence une augmentation de la libération de carbone par la forêt. En effet, une augmentation de la sécheresse pourrait entraîner une libération de CO₂ tel qu'observé lors de précédents épisodes El Niño (1925/1926 et 1997/1998, Prentice and Lloyd 1998, Foley et al. 2002) et l'augmentation du ruissellement contribue au transport de carbone (principalement du DOC) vers les rivières (Waterloo et al. 2006). Par ailleurs, la productivité

de la forêt, qui constitue un puits de carbone (Baker et al. 2004, Stephens et al. 2007), peut être améliorée par l'augmentation de CO₂ atmosphérique (Lewis et al. 2004).

Le dégazage de CO₂ dans le système fluvial de l'Amazone a été estimé à près de 0,47 Pg C an⁻¹ (Richey et al. 2002), ce qui représenterait près de la moitié des estimations pour le transport fluvial de Meybeck (1993) à l'échelle de l'ensemble des fleuves sur Terre. Par ailleurs, dans le cours central du fleuve Amazone et dans ses origines Andines, la matière organique particulaire en suspension (SPOM) aurait une origine détritique très ancienne (100-1000 ans, Mayorga et al. 2005), principalement dérivée d'apports terrestres, tel que caractérisé par la composition en lignine, acides aminés et isotopes stables du carbone (Hedges et al. 1986, Hedges et al. 1994, Aufdenkampe et al. 2007). Alors que les cours d'eaux Amazoniens sont considérés comme hétérotrophes (Richey et al. 2002), les plaines d'inondation (localement appelées Várzea), dont la surface totale représente près de 500000 km² et dont le fonctionnement dépend des caractéristiques locales incluant la morphologie, les précipitations, ainsi que des apports en nutriments, présentent une production autotrophe considérable. Cette dernière est estimée à 110 t de poids sec ha⁻¹ an⁻¹, dont 52-64 % est attribué aux macrophytes, 28-32 % aux arbres de la forêt inondée, 5-8 % au périphyton et 2-8 % au phytoplancton (Junk 1985c, Melack et al. 1999). Cette productivité résulterait de la fertilité des sédiments des Várzea, enrichis en cations majeurs indispensables au développement du phytoplancton et autres espèces végétales, qui est plus élevée que celle des sols forestiers adjacents (localement appelés Terra firme ; Victoria et al. 1989).

Le devenir de la MO des Várzea, de par l'ensemble des processus biologiques et physico-chimiques qui la contrôlent, dépendrait beaucoup de l'alternance des périodes de hautes (HW) et basses eaux (LW) telle que proposée sous le terme de "flood pulse concept" par Junk (1989, 1997). Ce concept décrit les Várzea et les fleuves amazoniens comme une

unité indivisible et étroitement liée par leurs échanges hydrologiques et sédimentaires. Cette liaison est sans discontinuité temporelle car même dans les Várzea isolées en LW les processus affectant la qualité et la quantité de la MO sont conditionnées par les échanges antérieurs avec le fleuve pendant HW. En effet, le renouvellement des eaux dans ce milieu en HW apporte de nouvelles ressources en nutriments (Furch and Junk 1993), conduisant à une productivité remarquable autant pour les macrophytes (Piedade et al. 1991) que pour les communautés phytoplanctoniques lors de la décrue (Forsberg et al. 1991, Ibanez 1998). Le carbone ainsi produit dans les Várzea est alors potentiellement disponible pour être exporté vers le fleuve en fonction de la vitesse de renouvellement de l'eau dans celle-ci (Junk 1985a, Junk et al. 1989).

Cette forte production primaire est disponible pour les nombreux consommateurs des eaux Amazoniennes, en particulier pour les poissons (Araujo-Lima et al. 1986, Forsberg et al. 1993). En conséquence, la caractérisation des relations trophiques et l'identification des sources et puits de MO constituent des points déterminants dans la compréhension de la dynamique de écosystèmes aquatiques (Pimm et al. 1991). En effet, le réseau trophique dans ces écosystèmes est basé sur une série de transformations du carbone organique (CO), qui commence par la fixation de CO₂ par les plantes et le phytoplancton (Forsberg et al. 1993). Ce carbone ainsi produit via la photosynthèse par les organismes autotrophes est ensuite transféré vers les niveaux supérieurs du réseau trophique, dont les poissons qui constituent une ressource alimentaire primordiale pour les populations locales (Cowx et al. 1998, Inhamuns et al. 2009).

Dans de nombreux écosystèmes aquatiques dominés par les macrophytes comme les plaines d'inondation tropicales, des études suggèrent que la production phytoplanctonique est la source majeure de carbone dans le réseau trophique (Hamilton et al. 1992, Lewis et al.

2000, Pettit et al. 2011). En Amazonie, la composition isotopique du carbone des macrophytes, dont la forte biomasse est représentée principalement par des C₄ (i.e. qui fixent quatre carbones lors du cycle de calvin ; Junk and Piedade 1993a) indique une faible contribution à l'alimentation de base des poissons (Araujo-Lima et al. 1986, Forsberg et al. 1993, Oliveira et al. 2006). Au contraire, les macrophytes en C₃ (i.e. qui fixent trois carbones lors du cycle de Calvin) auraient une contribution majoritaire (Oliveira et al. 2006), bien que la composition isotopique de ces dernières ne soit pas dissociable de celle du phytoplancton.

Selon certaines estimations, près de 30 % des eaux du fleuve Amazone dérivent directement d'eau stockées dans les Várzea ou ayant traversé ces dernières (Richey et al. 1989). De plus, près de 40 % du carbone organique dissous (DOC) dans le fleuve aurait pour origine les Várzea, résultant de la dégradation de macrophytes aquatiques utilisant un mécanisme de fixation du carbone de type C₄ (Quay et al. 1992). D'autres études ont également mis en évidence des transferts latéraux d'une MO labile provenant des Várzea, d'après la composition en carbone et azote des fractions particulaire et dissoute de la MO (Moreira-Turcq et al. 2003a, Moreira-Turcq et al. 2005). Par conséquent, une incertitude reste à lever quant à la l'origine du dégazage de CO₂ dans le fleuve, vraisemblablement issue d'une MO terrestre, et une forte production autotrophique aquatique provenant des Várzea.

2 Le bassin amazonien

L'ensemble du bassin Amazonien est situé entre les latitudes 4°N et 20°S et les longitudes 50°W et 78°W. Le bassin s'étend à l'ouest de la cordillère des Andes et s'incline vers les plaines centrales et le lit du fleuve Amazone jusqu'à son embouchure au niveau de l'océan Atlantique (Fig. 1). Une majeure partie du bassin est recouverte par la plus grande forêt tropicale du monde ($5,5 \cdot 10^{-6} \text{ km}^2$), abritant une richesse floristique et faunistique très diversifiée et en grande partie endémique (Wittmann et al. 2006, Junk et al. 2010).

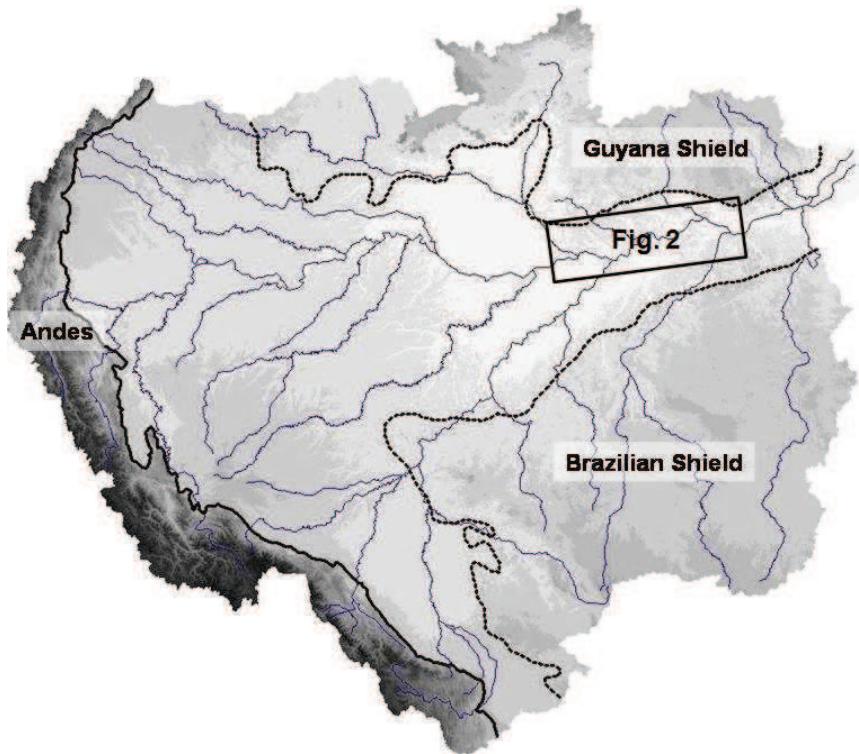


Fig. 1. Unités géomorphologiques et réseau hydrographique simplifié du bassin Amazonien (Barroux 2006). La zone encadrée correspond à la zone d'étude.

Fig. 1. Geomorphological units and simplified hydrographic network of the Amazonian basin (Barroux 2006). Framed area corresponds to the study area.

Ce bassin situé en zone de convergence intertropicale, est caractérisé par un climat chaud, humide et une pluviosité élevée qui atteint une moyenne annuelle de 2000 mm (Matsui et al. 1983). Toutefois, le flux d'eau exporté par le fleuve qui est de l'ordre de $170000 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, équivaut à un peu plus de 1000 mm an^{-1} . Cette différence de 1000 mm entre pluviosité et flux d'eau est due au recyclage partiel des précipitations à l'intérieur même du bassin par évapotranspiration de la végétation, des sols et des eaux libres (Gat and Matsui 1991). La chaîne de montagne à l'ouest du bassin est également à l'origine des maximums pluviométriques sur les premiers reliefs du bassin du Negro et à proximité des piémonts Andins (Salati et al. 1978), qui peuvent atteindre dans des cas extrêmes jusqu'à 6000 mm an^{-1} sur le Negro. En Amazonie centrale, au niveau de la zone d'étude (Fig. 2), la saison des pluies a lieu de février à avril avec une précipitation moyenne annuelle de 1820 mm à la station de Óbidos. Cette station est la dernière station de jaugeage du fleuve Amazone avant l'estuaire,

située à 01°56'S et 55°30'W en amont de la Várzea de Curuaï, ~900 km en amont de l'embouchure avec l'océan Atlantique.

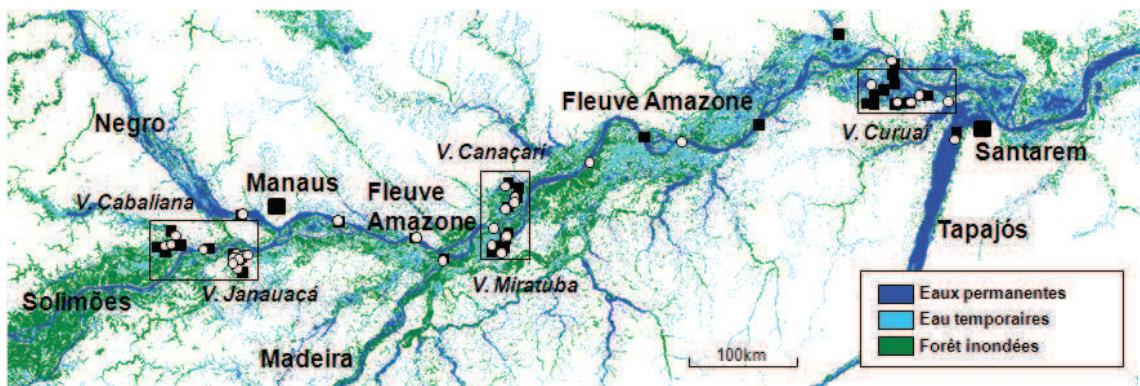


Fig. 2. Sites de prélèvement sur le bassin amazonien (Brésil). Les zones encadrées correspondent aux différentes Várzea. Pour chaque station, les carrés noirs sont pour les HW et les cercles blancs pour les LW. Basé sur Martinez et Le Toan (2007).

Fig. 2. Sampling sites on the Amazonian Basin (Brazil). Framed areas highlight the different Várzea. For each station, black squares are for HW and white circles for LW. Based on Martinez and Le Toan (2007).

Le fleuve Amazone se forme à la hauteur de Manaus (Fig. 2, Amazonie, Brésil), par la confluence du Solimões dont l'origine est principalement Andine et du Negro dont la source se situe en Colombie et qui draine le bouclier Guyanais (Figs. 1 et 2). Ces deux fleuves présentent respectivement, aux stations de Manacapuru et Manaus, des débits moyens de $103000 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ et $28000 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (Guyot et al. 1993, Molinier et al. 1996, Callede et al. 2004). En aval, on compte quatre autres affluents de l'Amazone : le Madeira (Callede et al. 2004) dont la source est Andine, le Trombetas qui provient du bouclier Guyanais , le Tapajós qui rejoint l'Amazone au niveau de Santarém et qui provient des plateaux du Mato Grosso et enfin le Xingú qui provient de la partie orientale du bouclier Brésilien. L'ouverture sur l'océan Atlantique se fait par un estuaire dont la largeur excède 25 kilomètres. Ces diverses origines sont à la base des trois grandes classes d'eaux distinguées par Sioli (1984) :

- 1) Les eaux blanches, originaires des Andes sont très chargées en matière en suspension, fortement minéralisées et présentent de très faibles concentrations en carbone organique et un pH neutre ; c'est le cas du Madeira et du Solimões (Fig. 3).
- 2) Les eaux noires, drainent généralement des bassins forestiers et podzoliques, elles sont riches en matière organique dégradée de type acides humiques (pH 4-5), elles sont faiblement minéralisées et très peu chargées en matière en suspension ; c'est le cas du Negro (Fig. 3).
- 3) Les eaux claires, issues des boucliers Brésilien et Guyanais, sont pauvres en matières en suspension et présentent des blooms phytoplanctoniques réguliers ; c'est le cas du Xingú, du Tapajós et du Trombetas.



Fig. 3. Front de mélange entre eaux noires (à gauche) et blanches (à droite) à la confluence entre le Negro et le Solimões (Manaus, Brésil).

Fig. 3. Mixing between black (left side) and white (right side) water at the junction between the Negro and Solimões Rivers (Manaus, Brazil).

L'hydrologie de l'Amazone est principalement régie par celle de ses trois affluents majeurs (le Solimões, le Negro et le Madeira) dont les crues sont légèrement décalées dans le temps (Fig. 3, Sioli 1968, Molinier et al. 1996, Callede et al. 2004). En effet, au sud du bassin, la pluviométrie maximale est mesurée entre les mois de janvier et de mars, alors qu'au nord, les précipitations maximales sont observées entre les mois de mai et juillet. Les pics de crue

sont décalés par rapport aux maximums de pluviométrie, avec pour le Madeira et le Solimões un pic de crue qui se situe avant le mois de juin (Fig. 4), alors que le Negro entre en période de crue systématiquement à partir du mois de juin (Fig. 4). Une singularité du bassin Amazonien est qu'il présente un dénivelé de 60 mètres sur une distance de 3100 km avant son embouchure, ce qui explique ainsi l'étendue des plaines d'inondation le long du chenal principal, et la distance sur laquelle se mesure l'effet de l'onde de marée en amont de l'estuaire, soit près de 900 km en LW. Le marnage entre HW et LW au cours du cycle hydrologique de l'Amazone varie de 10 m à Manaus à 7 m à l'embouchure. Lors des crues, l'Amazone déborde inondant ainsi de larges surfaces de prairies et de forêts constituant les plaines d'inondation.

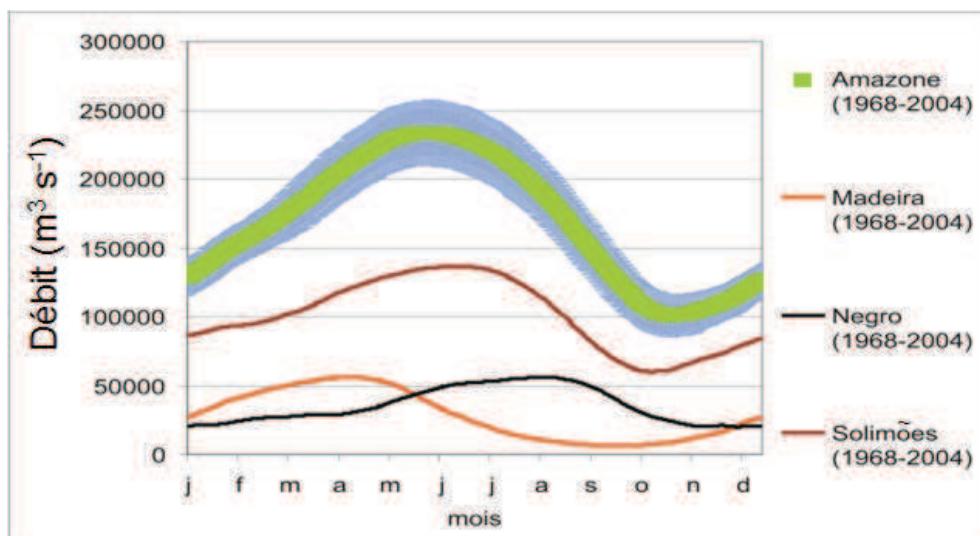


Fig. 4. Hydrogramme moyen (1968-2004, ANA, Brésil) de l'Amazone à Óbidos, du Madeira à Porto Velho, du Negro à Manaus et du Solimões à Manacapuru (Barroux 2006). La bande bleue représente l'écart à la moyenne des débits de l'Amazone.

Fig. 4. Averaged hydrograph (1968-2004, ANA, Brazil) of the Amazon at the gauging station of Óbidos, Madeira at Porto Velho, Negro at Manaus and Solimões at Manacapuru (Barroux 2006). The blue line highlights the average discharge variation of the Amazon River.

Les Várzea constituent une mosaïque de zones d'eau libres, de forêts inondées et de chenaux interconnectés en permanence ou de manière saisonnière (Figs. 5-7). Approximativement 6500 lacs de formes et dimensions variées ont été recensés (Melack

1984, Sippel et al. 1992), représentant une surface estimée entre 200000 et 500000 km² soit environ 5 % de la surface du bassin (Hess et al. 2003, Martinez and Le Toan 2007).



Fig. 5. Localisation des Várzea de Cabaliana et Janauacá dans l'état d'Amazonie, Brésil. Images issues de "Google earth".

Fig. 5. Localization of Cabaliana and Janauacá Várzea in the state of Amazonia, Brazil. Images from "Google earth".

Cette étude a été réalisée sur cinq Várzea du bassin Amazonien le long d'un gradient amont-aval (Fig. 2) entre les villes de Manacapurú (Amazonie, Brésil) et de Santarém (Pará, Brésil) et sont nommées : Cabaliana, Janauacá, Miratuba, Canaçarí et enfin Curuaï. L'ensemble de ces Várzea sont connectées au fleuve Amazone ou au Solimões leur conférant une caractéristique d'eau blanche. Toutefois, ces Várzea reçoivent également d'autres sources localement, qui participent à leur remplissage tel que la pluie directe, les apports souterrains et les eaux de ruissellement sur le bassin versant. C'est le cas en particulier des Várzea de Cabaliana (Fig. 5) et Canaçarí (Fig. 6) qui présentent les plus grandes surfaces de bassin versant (13400 et 12700 km², respectivement) et sont saisonnièrement connectées à des rivières d'eau noires qui drainent leur bassin versant. Ces cinq Várzea présentent également en HW, des surfaces inondées maximums très variables, où certaines d'entre elles comme celle de Curuaï ont la plus grande surface inondable de la zone d'étude (2500 km², Fig. 7). Le type

de végétation est également variable, avec en amont une prédominance de la forêt inondée et en aval, une végétation de type macrophytes flottantes (Hess et al. 2003, Martinez and Le Toan 2007).



Fig. 6. Localisation des Várzea de Miratuba et de Canaçari dans l'état d'Amazonie, Brésil. Images issues de "Google earth".

Fig. 6. Localization of Miratuba and Canaçari Várzea in the state of Amazonia, Brazil. Images from "Google earth".

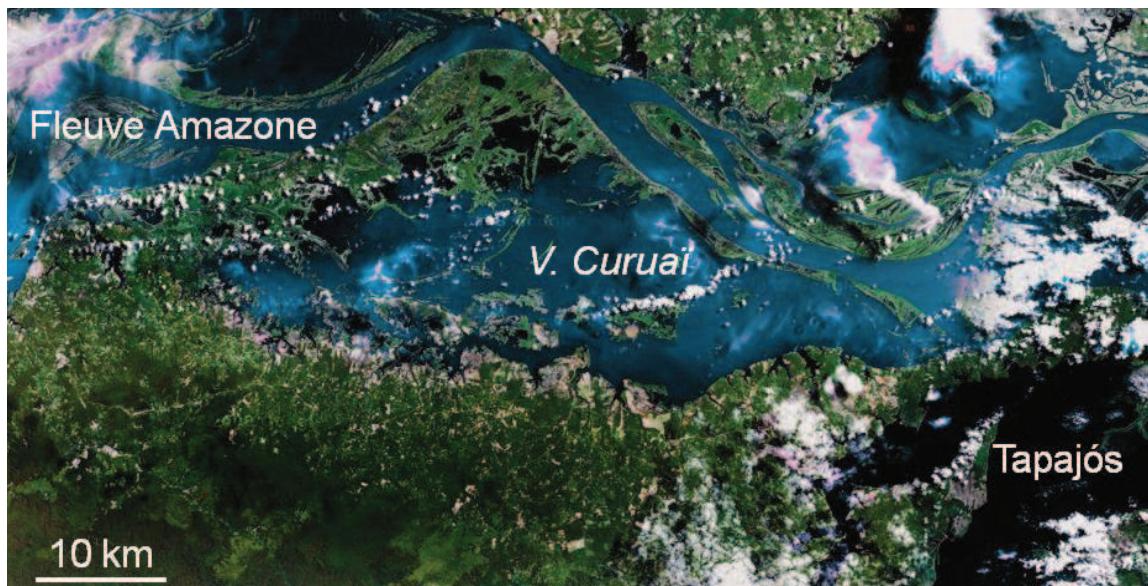


Fig. 7. Localisation de la Várzea de Curuaï dans l'état du Pará, Brésil. Images issues de "Google earth".

Fig. 7. Localization of Curuaï Várzea in the state of Pará, Brazil. Images from "Google earth".

3 Objectifs de cette thèse

Ce travail s'intègre dans un plus large projet (ANR CARBAMA) initié en 2009 dont l'objectif principal était de proposer une estimation robuste du budget en carbone du système fluviale de l'Amazone, intégrant les processus et flux de carbone au niveau du fleuve, des Várzea et de l'estuaire. Dans ce contexte, cette thèse s'est orientée sur la caractérisation des sources de MO dans les Várzea et dans les fleuves, des variations saisonnières et spatiales de la qualité de cette MO et des transferts entre les Várzea et le fleuve Amazone. Les principaux biomarqueurs mis en œuvre dans ce travail sont ceux de l'analyse de la composition en acides gras et le traçage isotopique naturel du carbone et de l'azote ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) des différents compartiments biotiques et abiotiques échantillonnés dans cet écosystème.

Le premier chapitre présente les résultats d'une caractérisation des sources de MO dans le milieu après analyse de la SPOM, du contenu de filets à plancton, de quatre espèces de macrophytes (*Eichornia* sp., *Paspalum repens*, *Pistia stratiotes* et *Salvinia auriculata*), des sédiments de surface et des sols de la forêt inondée. Ce chapitre a fait l'objet d'une publication dans la revue *Organic Geochemistry* (Mortillaro et al. 2011).

Le second chapitre est consacré à une caractérisation spatiale et temporelle de la qualité de la matière organique sur l'ensemble de la zone d'étude. Ce chapitre est divisé en deux parties, dont la première présente les résultats d'une analyse multivariée incluant des variables spatiales et environnementales afin de caractériser l'origine de cette MO à deux saisons. La deuxième partie se focalise sur la MO des Várzea pendant un cycle hydrologique afin de mettre en évidence la relation avec la morphologie des Várzea et leurs végétations. Ces deux parties, ont fait l'objet de la rédaction de deux articles tout deux récemment soumis.

Le troisième chapitre présente les résultats d'une expérience qui a pour objectif d'estimer la cinétique de transfert de composés organiques résultant de la dégradation bactérienne de deux espèces de macrophytes (*P. repens* et *S. auriculata*). Ce chapitre est basé sur une caractérisation multivariée incluant des marqueurs biochimiques et des mesures d'activité et production bactériennes.

L'implication des consommateurs dans le bilan en CO des eaux Amazoniennes est lui abordée lors du quatrième chapitre par l'analyse des régimes trophiques de neufs espèces de poissons pêchés dans deux plaines d'inondations (Cabaliana et Janauacá) du bassin central Amazonien.

Enfin, le manuscrit se termine par une conclusion générale synthétisant les principaux résultats de la thèse et des perspectives.

CHAPITRE I :
CARACTERISATION DE LA MATIERE ORGANIQUE
DANS LE BASSIN AMAZONIEN

Fatty acid and stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) signatures of particulate organic matter
in the lower Amazon River: Seasonal contrasts and connectivity between
floodplain lakes and the mainstem

J.M. Mortillaro, G. Abril, P. Moreira-Turcq, R.L. Sobrinho, M. Perez and
T. Meziane

Organic Geochemistry 42 (2011) 1159-1168

1 Contexte général et résumé

Le transport de carbone organique par les fleuves inclue généralement les sols et la production de matière organique (MO) par les organismes autotrophes et hétérotrophes (Barth and Veizer 1999, Duarte and Prairie 2005). Dans le fleuve Amazone, une caractérisation du transport de la MO indique une origine détritique provenant de ses affluents (Solimões et Madeira, Hedges et al. 1986, Aufdenkampe et al. 2007). Toutefois, une contribution latérale d'une MO labile depuis les plaines d'inondations (Várzea) a également été identifiée (Moreira-Turcq et al. 2003b).

Pour rendre compte de la qualité de la MO dans le bassin Amazonien et des transferts latéraux entre les Várzea et les fleuves, la composition en acides gras (AG) et signatures isotopiques du carbone et de l'azote ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) de différentes sources potentielles de MO ont été analysé. Ces sources de MO incluent, la matière organique particulaire en suspension (SPOM), le plancton, quatre espèces de macrophytes, les sédiments et les sols de la forêt inondée, qui ont été échantillonnés pendant les périodes de haute (HW) et basse (LW) eaux en 2009.

Une contribution importante de matériel autochtone provenant du phytoplancton et des macrophytes en C₃, qui utilisent le cycle de Calvin pour la fixation du carbone lors de la photosynthèse, a été mise en évidence dans la SPOM des Várzea. Pendant LW, une concentration croissante de l'AG 18:3ω3 a été enregistrée dans le SPOM des Várzea. Cet AG, abondant principalement dans les macrophytes de Várzea (jusqu'à 49 % du total d'AG), résulte de l'accumulation de leur détritus dans cet écosystème. Toutefois, la signature isotopique de la SPOM (-31,3 ± 3,2 ‰, $\delta^{13}\text{C}$; 3,6 ± 1,5 ‰, $\delta^{15}\text{N}$) indique une faible contribution des phanérogames aquatiques de type C₄ (-13,1 ± 0,5 ‰, $\delta^{13}\text{C}$; 4,1 ± 1,7 ‰, $\delta^{15}\text{N}$), bien que ces macrophytes soient les plus abondantes dans le Várzea.

Pendant LW, quand la connectivité avec le chenal principal du fleuve est réduite, une forte concentration de l'AG 16:1ω7, marqueur de cyanobactéries dans cet environnement, a également été mesurée dans la SPOM des Várzea (jusqu'à 21 % du total d'AG). La composition en AG de la SPOM du fleuve Amazone a également montré une plus forte concentration en 16:1ω7 et 18:3ω3 à cette saison. En considérant l'absence de production primaire dans ce fleuve, qui résulte d'une colonne d'eau très profonde, d'un mélange vertical intense et d'une faible zone euphotique (Sioli 1984), ces résultats suggèrent clairement une contribution saisonnière de matériel autochtone produit dans les Várzea, qui est transféré vers le fleuve Amazone.

Article 1: Fatty acid and stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) signatures of particulate organic matter in the lower Amazon River: Seasonal contrasts and connectivity between floodplain lakes and the mainstem

J.M. Mortillaro, G. Abril, P. Moreira-Turcq, R.L. Sobrinho, M. Perez, T. Meziane

2 Abstract

Fatty acid (FA) composition and stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) signatures of four aquatic plants, plankton, sediment, soil and suspended particulate organic matter (SPOM) collected from open floodplain lakes (Várzea) and rivers of the central Brazilian Amazon basin were gathered during high and low water stages in 2009. SPOM from Várzea had a major contribution of autochthonous material from phytoplankton and C₃ aquatic plants. As shown from stable isotope composition of SPOM ($\delta^{13}\text{C}$ -31.3 \pm 3.2‰; $\delta^{15}\text{N}$ 3.6 \pm 1.5‰), the C₄ aquatic phanerogam ($\delta^{13}\text{C}$ -13.1 \pm 0.5‰; $\delta^{15}\text{N}$ 4.1 \pm 1.7‰) contribution appeared to be weak, although these plants were the most abundant macrophyte in the Várzea. During low water season, increasing concentration of 18:3ω3 was recorded in the SPOM of lakes. This FA, abundant mainly in the Várzea plants (up to 49% of total FAs), was due to the accumulation of their detritus in the ecosystem. This dry season, when connectivity with the river mainstem was restricted, was also characterized by a high concentration in the SPOM of the cyanobacteria marker 16:1ω7 (up to 21% of total FAs). The FA compositions of SPOM from the Amazon River also exhibited significant seasonal differences, in particular a higher concentration of 16:1ω7 and 18:3ω3 during the dry season. This suggests a seasonal contribution of autochthonous material produced in Várzea to the Amazon River SPOM.

3 Introduction

The transport of carbon by rivers is an important and well documented component of the global carbon cycle (Ludwig et al. 1996, Cole et al. 2007). Distinction is generally made between the organic and inorganic species, which account for 40% and 60%, respectively, of the $0.9 \cdot 10^{15} \text{ g C y}^{-1}$ carried every year by the world's rivers (Meybeck 1993). Sources of organic carbon (OC) include input such as soil, production by heterotrophic organisms and assimilation by phytoplankton and periphyton (Barth and Veizer 1999, Duarte and Prairie 2005). However, their relative contributions to the total flux have not been fully evaluated (Bianchi and Allison 2009) and are needed to assess the lateral exchange of organic carbon between ecosystems (Bouillon and Connolly 2009). The Amazonian basin is the largest river system on Earth, draining $>6 \cdot 10^6 \text{ km}^2$, contributing to up to 20% of all river discharge to the oceans (Sioli 1984, Goulding et al. 2003). In the Amazon River system, CO₂ degassing has been estimated at $0.47 \cdot 10^{15} \text{ g C y}^{-1}$ (Richey et al. 2002), more than half Meybeck's (1993) calculations worldwide, and comparable with the estimated CO₂ released through deforestation and carbon sink by pristine forest in the Amazonian basin (Malhi et al. 2008). Characterization of inputs to the Amazon have identified transport of unreactive and highly degraded OM from upstream sources within the Solimões and Madeira rivers (Hedges et al. 1986, Aufdenkampe et al. 2007). However, Mayorga et al. (2005) analyzed ¹⁴C in the CO₂ from the Amazon and showed that most of it originated from rapid recycling of young OC.

Large parts of the Amazon River are subjected to periodical floods in the surrounding central Amazon area, due mainly to spatial and temporal distribution of rainfall in the headwaters (Junk 1997). This creates large temporary wetlands called Várzea, which account with rivers for a total area of ca. 350,000 km² (Melack and Hess 2010). A lateral contribution from Várzea of labile OM (Moreira-Turcq et al. 2003b) has also been identified, as suggested

by Martinelli et al. (2003), with large stretches of the river margin falling into the river during the flood period. This suggests, therefore, that the pool of OC produced in the Várzea is responsible for the large carbon flux from land to water and atmosphere in the Amazonian basin.

The fatty acid (FA) composition of OM has been successfully used to detail food web relationships (Dalsgaard et al. 2003, Hall et al. 2006, Nerot et al. 2009) and to differentiate (i) bacteria and fungi in soil (Frostegard and Baath 1996) and (ii) phytoplankton and macroalgae in sediments (Meziane et al. 1997, Hu et al. 2006) and (iii) allochthonous and autochthonous particulate OM (Xu and Jaffe 2007, Bechtel and Schubert 2009). The FA composition of suspended particulate organic matter (SPOM) in the Amazon River has revealed a contribution from an unreactive and highly degraded OM component (Saliot et al. 2001).

Other markers, such as the natural $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures, have been widely used to elucidate the source and fate of OM within aquatic environments (Gu et al. 1994, Kaiser et al. 2003, Hunsinger et al. 2010), to characterize nutrient utilization by autotrophs (Teranes and Bernasconi 2000) and to describe food web topology (Vander Zanden and Rasmussen 2001, Riera and Hubas 2003). Isotopic ratios of carbon and nitrogen can also be helpful in distinguishing between aquatic and terrestrial primary producers. However, their respective isotopic signals can be difficult to reveal in freshwater areas that receive varying contributions of OM from different photosynthetic sources such as phytoplankton or C₃ and C₄ terrestrial and aquatic plants from the Amazon basin (Hedges et al. 1986, Townsend-Small et al. 2005).

The aims of the present study were to (i) characterize OM in both Várzea and rivers by investigating FA composition and isotopic signatures in aquatic plants, soil, sediments, plankton samples and particulate OM, (ii) follow the seasonal flooding impact on the quality

of particulate OM and (iii) trace connectivity between lakes and rivers in the Amazon ecosystem.

4 Material and methods

4.1 Study area

Three types of water occur throughout the Amazon River basin: white water, black water and clear water (Sioli 1984). In the upper part of the basin, the Solimões and Madeira rivers, the main tributaries of the Amazon, are white water rivers with high dissolved and particulate concentrations as a result of the vast amount of nutrient-rich sediment carried from the Andes (Stallard and Edmond 1983, Sioli 1984). Rivers draining only the low relief and forested areas are either “black water” or “clear water” rivers, with low inorganic dissolved content and low suspended particle concentration (Gibbs 1967). The Negro River water is “black” and, originating in the lowest Amazonian terrain and wetlands generally dominated by podzol soil, is loaded with OM in colloidal suspension and intensely colored by humic matter (Stallard and Edmond 1983). The clear waters of the Tapajós River are relatively transparent and green colored, originating in the Precambrian Shields with a related catchment area that has no podzol, being neither turbid with detrital material nor colored by humic compounds (Sioli 1984, Konhauser et al. 1994).

Samples were collected on a ca. 800 km transect along the lower Amazon River basin from Manacapuru on the Solimões River, to Santarém at the mouth of the Tapajós River, located in a gradient of decreasing flooded forest area and increasing open lake area (Fig. I.1). The main channels of five rivers were selected (Solimões, Negro, Madeira, Amazon and Tapajós; Table I.1) as well as five Várzea (Cabaliana, Janauacá, Canaçarí, Miratuba and Curuaí; Table I.1).

Two cruises were conducted in June 2009 during the high water season (HW) and October 2009 one month before the lowest water stage, referred to here as the low water season (LW). In June, as the water level was the highest in the last century, the study area was extensively inundated, enhancing exchange and mixing between the river mainstem, the flooded forest and the open floodplain lakes. In October, the water level was minimal, allowing little interaction with the main channel. The difference in water level at Óbidos between HW and LW was 6 m; the amplitude is generally 3-4 m more upstream near Manaus (Sioli, 1984).

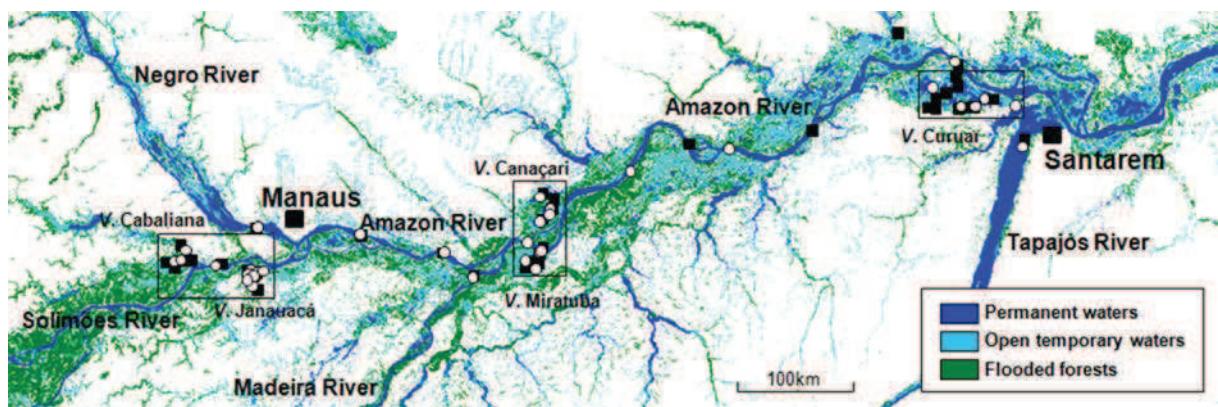


Fig. I.1. Sampling sites on the Amazonian Basin (Brazil). Framed areas highlight the different Várzea. For each station, black squares are for HW and white circles for LW. Based on Martinez and Le Toan (2007).

Fig. I.1. Sites de prélèvement sur le bassin amazonien (Brésil). Les zones encadrées correspondent aux différentes Várzea. Pour chaque station, les carrés noirs sont pour les HW et les cercles blancs pour les LW. Basé sur Martinez et Le Toan (2007).

4.2 Sample collection and preparation

Leaves and roots of four macrophyte species were collected in HW, whereas no macrophytes were found during LW, as observed by Junk (1985). The four species were *Eichornia* sp. (water hyacinth), *Paspalum repens* (water paspalum), *Pistia stratiotes* (water lettuce) and *Salvinia auriculata* (eared watermoss). The vegetation consists of floating grasses that form floating mats or “meadows” (Junk and Howard-Williams 1984). These species have been characterized as C₃ aquatic plants, except for *P. repens* which is a C₄ species.

Table I.1. Conductivity, depth and suspended particulate matter (SPM) of Várzea and rivers sampled during high waters (HW) and low waters (LW). Data are means (n) \pm S.D.

Tableau I.1. Conductivité, profondeur et matière particulaire en suspension (SPM) des Várzea et rivières échantillonnées pendant les hautes eaux (HW) et les basses eaux (LW). Les données sont des moyennes (n) \pm S.D.

	HW (June 2009)						LW (October 2009)					
	Stations (n)	Conductivity (μ S)	Depth (m)	SPM (mg l ⁻¹)	Stations (n)	Conductivity (μ S)	Depth (m)	SPM (mg l ⁻¹)				
Várzea												
Cabaliana	2	74	\pm 1	14.1 \pm 0.05	4.1 \pm 0.2	2	75	\pm 5	11 \pm 5.5	6.7 \pm 1.3		
Janauacá	3	42	\pm 2	13.1 \pm 1.2	7.1 \pm 0.5	3	59	\pm 12	4.6 \pm 1.7	9.4 \pm 4.2		
Miratuba	3	47	\pm 4	10.4 \pm 1.4	26.7 \pm 5.2	3	55	\pm 2	4.6 \pm 1.7	60.3 \pm 27.1		
Canaçarí	3	42	\pm 9	11.1 \pm 1.4	8.8 \pm 4.2	4	44	\pm 0	3.8 \pm 1.4	23.2 \pm 9.7		
Curuaï	6	45	\pm 2	8.3 \pm 1	15.7 \pm 5.1	3	45	\pm 5	2 \pm 0.2	53.4 \pm 25.1		
Rivers												
Negro	1	12	\pm 0		2.3 \pm 0.3	1	8	\pm 0		4.5 \pm 1.4		
Solimões	1	71	\pm 0		25.5 \pm 1.3	1	76	\pm 0		60.6 \pm 2.6		
Amazon	4	52	\pm 5		16.4 \pm 7	4	63	\pm 3		36.9 \pm 6.2		
Madeira	1	41	\pm 0		67.9 \pm 6.1	1	77	\pm 0		41.2 \pm 1.7		
Tapajós	1	18	\pm 0		3 \pm 0.6	1	18	\pm 0		2.8 \pm 0.4		

Plankton nets of 20 μ m and 63 μ m mesh size were used to collect particulate OM within the Várzea. The nets were dragged (10 min) from a small boat at 3 km h⁻¹ maximum speed. From the sediment collected from Várzea using a Van Veen grab of 1000 cm², only the first superficial 1 cm was sampled. Soils samples were collected in the non-flooded area using a gardening trowel. The first 2 cm were removed in order to eliminate dead leaves and other detrital material.

SPOM samples were collected using a Niskin bottle and filtered immediately through glass fiber filters (Whatman GF/F, porosity 0.7 μ m, 47 mm diam.) using a vacuum system, under low pressure. The filters were pre-combusted at 450 °C for 12 h and individually weighed. SPOM samples were also collected from the rivers' mainstem, with one station repeated in HW and LW seasons for the Negro, Solimões, Madeira and Tapajós rivers, and four stations along the Amazon mainstem in both seasons (Table 1). Three replicate were collected at each station and all samples were frozen (-20 °C) on the research vessel and transported frozen to France for lipid analysis.

4.3 FA extraction and analysis

Samples were processed following a slightly modified version of Bligh and Dyer (1959) as in Meziane et al. (2007). Lipids were extracted via ultrasonication for 20 min with distilled water:CHCl₃:MeOH (1:1:2, v:v:v). An internal standard (23:0 FA: 10 µg) was introduced to the samples before extraction. The addition of a distilled water:CHCl₃ mixture (1:1, v:v) formed a two layer system enhanced by way of centrifugation (3000 rpm, 5 min). The lower CHCl₃ phase containing the lipids was retained, concentrated under a N₂ flow, and the residue saponified under reflux (90 min, 90 °C) with 2 mol NaOH:MeOH (1:2, v:v). Saponification and methylation were according to Meziane and Tsuchiya (2002) in order to obtain the total lipids as methyl esters. The FAs were separated and quantified by way of gas chromatography (GC; Varian CP-3800 equipped with flame ionization detector). Separation was performed using a Supelco OMEGAWAX 320 column (30 m x 0.32 mm i.d., 0.25 µm film thickness) with H₂ as carrier gas. After injection of 1 µl of sample at 60 °C, the temperature was raised to 150 °C at 40 °C min⁻¹, then to 240 °C (held 14 min) at 3 °C min⁻¹. Most FA peaks were identified by comparing their retention times with those of authentic standards (SupelcoTM 37, PUFA-1 Marine Source, and Bacterial Mix; Supelco Inc., Bellefonte, PA, USA). For some samples, peaks of FAs were confirmed with GC-mass spectrometry (GC-MS; ThermoFinnigan TRACE DSQ). FAs are designated as X:Y ω Z, where X is the number of carbons, Y the number of double bonds and Z the position of the ultimate double bond from the terminal methyl.

The concentration of each FA (C_{FA} mg_{of FA}/g_{of dry weight}) was calculated according to Schomburg (1987):

$$C_{FA} = A_S/A_{IS} \times C_{IS}/W_S$$

where A_S is the peak area of the FA, A_{IS} the peak area of the internal standard, C_{IS} the concentration of the internal standard (mg) and W_S the dry weight of sample (g).

4.4 Stable isotopes

The isotopic ratio (R) values of dried samples ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ or $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) were determined at the UC Davis Stable Isotope Facility (Department of Plant Sciences, University of California at Davis, Davis, California) using a Europa Hydra 20/20 mass spectrometer equipped with a continuous flow isotope ratio monitoring (IRM) device and are reported in standard delta notation ($\delta^{13}\text{C}$ or $\delta^{15}\text{N}$), defined as parts per thousand (‰) deviation from a standard (Vienna PeeDee belemnite for $\delta^{13}\text{C}$ and atmospheric N₂ for $\delta^{15}\text{N}$) (Peterson and Fry 1987):

$$\delta^{13}\text{C} \text{ or } \delta^{15}\text{N} = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) - 1] \times 1000$$

The analytical precision (standard deviation for repeated measurements of the internal standards) for the measurement was 0.06‰ and 0.13‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, respectively.

4.5 Data analysis

The PRIMER 5 software was used for multivariate analysis (Clarke 1993). The data matrices (% of total FAs) were used to create triangular similarity matrices, based on Bray-Curtis similarity coefficient. All FAs were used in the analyses and no transformation was performed on the data. Differences in FA composition among factors were tested using separate one-way analysis of similarity (ANOSIM) and the statistic test was computed after 5000 permutations. Factors used for the analysis were tissue (two levels: leaves and roots) and species (four levels, *Eichornia* sp., *P. repens*, *P. stratiotes* and *S. auriculata*) for macrophyte

samples, and season (two levels: HW and LW) for plankton net, sediment and SPOM samples. The size of the mesh was used as another factor for plankton net samples (two levels: 63 and 20 µm). Where differences in FA composition were detected, similarity of percentage (SIMPER) tests, a module of PRIMER 5, were used to determine which FAs drove the differences between two sets of data. Temporal variation in FA composition of plankton samples, sediments and SPOM was displayed separately for each area using non-metric multi-dimensional scaling (MDS) plots based also on Bray-Curtis similarity measures.

Differences in concentration of selected individual FAs as well as $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ stable isotope signatures vs. season were tested using one-way analysis of variance (ANOVA) and the student t-test. The FAs selected for analysis of variance included those identified by way of SIMPER. Prior to ANOVA, all data were Box and Cox (1964) transformed and tested for homoscedasticity (Levene and Bartlett tests) and normal distribution of residuals (Shapiro-Wilk and Jarque-Bera tests). Tukey's HSD Post-hoc tests were then used to determine the differences between groups. ANOVAs were performed using the XLSTAT-Pro 2010 software and for all tests the probability α was set at 0.05.

5. Results

5.1 FAs in macrophytes

The FA composition of the macrophyte species is summarized in Table A1 in the Appendix. Up to 38 FAs were identified; 16:0, 16:1 ω 7, 18:2 ω 6 and 18:3 ω 3 contributed up to 73–84% of the total FA content of leaves of *P. repens*, *P. stratiotes* and *Eichornia* sp., whereas in roots, 14:0, 16:0, 16:1 ω 7 and 18:2 ω 6 contributed up to 67–71% of the total. ANOSIM analysis found significant differences between FA profiles (% of total FAs) for all species ($R = 0.16$, $p = 0.041$). Differences were found between *S. auriculata* and *P. repens*.

($R = 0.3$, $p = 0.032$), *P. stratiotes* ($R = 0.34$, $p = 0.026$) and *Eichornia* sp. ($R = 0.27$, $p = 0.05$), while, *P. repens*, *P. stratiotes* and *Eichornia* sp. were not statistically different ($R < 0.1$, $p > 0.1$). Significant differences were also found between leaves vs. root samples (ANOSIM; $R = 0.49$, $p < 0.001$). An average dissimilarity of ca. 35% (SIMPER analysis) was found between the profiles of leaf and root samples. The dissimilarity was mainly due to a greater contribution of 18:3 ω 3 and 18:2 ω 6 and a lower contribution of 14:0, 16:0, 16:1 ω 7 and 18:1 ω 9 to leaves than roots. Significant differences in concentration (mg g⁻¹ dry wt.) of 18:2 ω 6 and 18:3 ω 3 were recorded with a 2-way ANOVA (Tissue x Species; $F = 63.7$, $p < 0.0001$ and $F = 158.9$, $p < 0.0001$). This result in higher concentration of 18:2 ω 6 in leaves than roots of *P. repens* and *P. stratiotes* (Tukey's HSD; $p < 0.0001$ for both), while its concentration was higher in the roots of *S. auriculata* (Tukey's HSD; $p < 0.0001$), and no difference was found for *Eichornia* sp. (Tukey's HSD; $p = 0.9$). In addition, for 18:3 ω 3, a higher concentration was found in leaves of all species (Tukey's HSD; $p < 0.0001$) except *S. auriculata*, for which the higher concentration was in the roots (Tukey's HSD; $p = 0.001$). Amongst the species, the highest FA concentration was in the tissue of *S. auriculata* and *P. repens* (Table A1, Appendix).

5.2 FAs in plankton from Várzea (i.e. 63 µm and 20 µm)

The FA composition of 63 and 20 µm plankton net contents from Várzea are summarized in Table A2 in the Appendix. Up to 47 FAs were identified in both 63 and 20 µm samples; 14:0, 16:0, 16:1 ω 7, 18:0, 18:1 ω 7, 18:1 ω 9, 18:2 ω 6, 18:3 ω 3, 20:4 ω 6, 20:5 ω 3 and 22:6 ω 3 contributed from 78% to 79% of the total. A significant difference was found in the profiles (% of total FAs) of 63 and 20 µm between seasons (ANOSIM; $R = 0.19$, $p = 0.009$; Fig. I.2). Regardless of season, significant differences in FA content were recorded between the 63 and 20 µm samples (ANOSIM; $R = 0.36$, $p < 0.0001$). An average dissimilarity of

ca. 27% between HW and LW (SIMPER analysis) was found. This was due to higher contributions of 14:0, 16:1 ω 9, 18:0, 18:1 ω 7, 18:1 ω 9, 20:4 ω 6 and 22:6 ω 3 and lower contributions of 16:0, 16:1 ω 7, 18:2 ω 6 and 18:3 ω 3 from HW to LW. ANOVA was also used on the concentration and higher amounts (mg g⁻¹ dry wt.) of 16:0, 16:1 ω 7, 18:2 ω 6 and 18:3 ω 3 were recorded from HW to LW (ANOVA, Table I.2), whereas no significant differences were found in concentration between 63 and 20 μ m plankton.

Table I.2. Results of 2-way ANOVAs comparing concentrations of selected FA among seasons and mesh size in plankton samples.

Tableau I.2. Résultats d'ANOVA à deux facteurs comparant les concentrations d'AG entre les saisons et la taille des mailles des échantillons de plancton.

Plankton (63 and 20 μ m)	16:0	16:1 ω 7	18:2 ω 6	18:3 ω 3
Box-Cox (λ)	0.26	0.36	0.53	0.47
Levenne's test	0.64 ^{NS}	0.048*	0.37 ^{NS}	0.44 ^{NS}
Bartlett's test	0.37 ^{NS}	0.22 ^{NS}	0.78 ^{NS}	0.89 ^{NS}
	F	p	F	p
Season	5.94	0.020*	8.18	0.008*
Mesh Size	0.02	0.896	0.11	0.744
Season x Mesh Size	0.01	0.926	0.02	0.882
			F	p
			10.67	0.003*
			1.02	0.321
			0.10	0.754
			5.51	0.025*
			1.04	0.315
			0.48	0.493

F = Fisher, *p < 0.05, NS = Not Significant.

5.3 FAs in Várzea sediments

The composition of superficial Várzea sediments is summarized in Table A3 in the Appendix. Up to 48 FAs were identified; 14:0, iso15:0, anteiso15:0, 15:0, 16:0, 16:1 ω 7, 18:0, 18:1 ω 7, 18:1 ω 9, 22:0, 24:0, 26:0 and 28:0 together contributed from 71% to 66% of the total FA content during HW and LW, respectively. A significant difference was found in the profiles between HW and LW (ANOSIM; R = 0.25, p < 0.0001; Fig. I.2). An average dissimilarity of ca. 25% (SIMPER analysis) was found in FAs. This was due to higher contributions of 14:0, 15:0iso, 16:0, 16:1 ω 9, 18:0, 18:1 ω 9 and 18:2 ω 6 and lower contributions of 16:1 ω 7, 22:0, 22:1 ω 9, 24:0, 26:0 and 28:0 in HW than LW. From HW to LW, there was a significant increase of 16:1 ω 7 and 22:1 ω 9 (1-way ANOVA; F = 5.8, p = 0.019 and F = 83.2, p < 0.0001) and a significant decrease in 18:0 (1-way ANOVA; F = 17.7, p < 0.0001) concentrations in the samples.

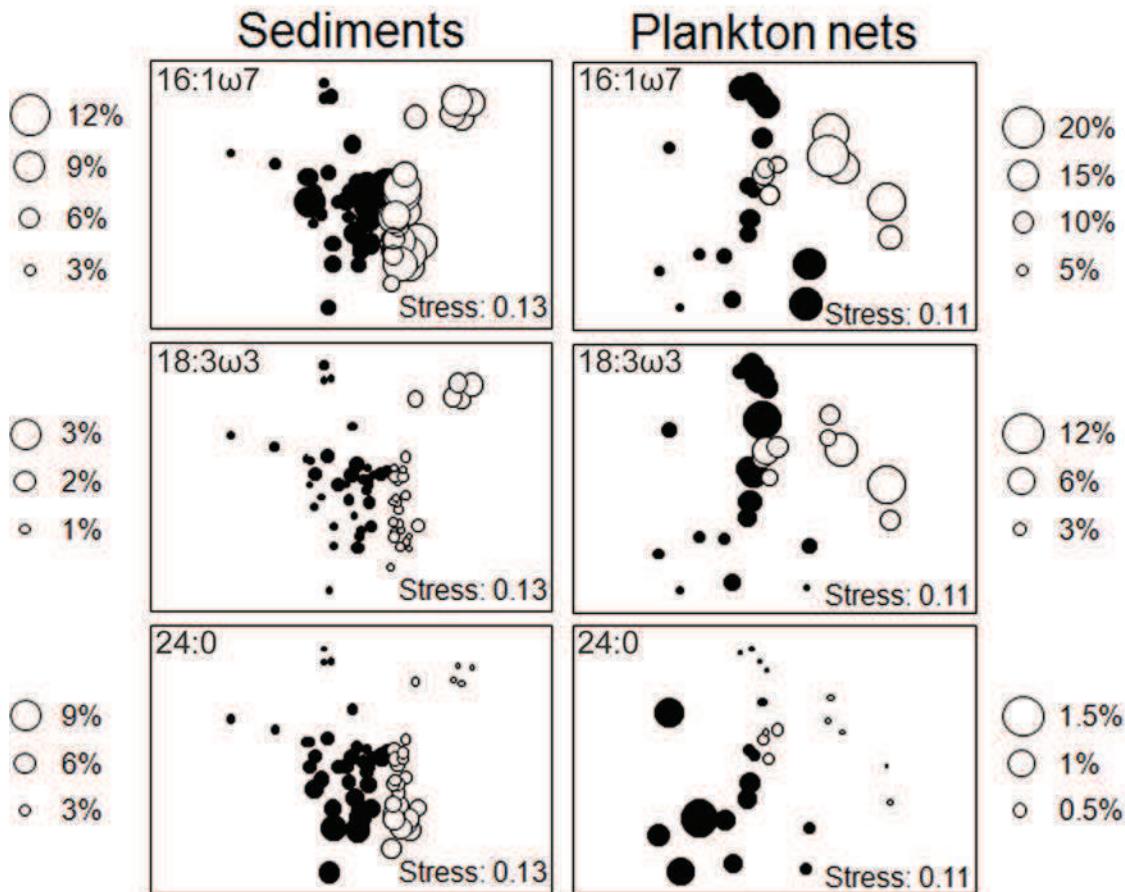


Fig. I.2. Non-metric MDS of FA proportions from total FAs (%), in Várzea sediments and plankton samples from HW (black circles) and LW (white circles).

Fig. I.2. nMDS de la proportion d'AG (%), dans les sédiments et échantillons de plancton des Várzea en HW (cercles noirs) et LW (cercles blanc).

5.4 FAs in Amazonian soil

The composition of soil sampled along the cruise in LW is summarized in Table A4 in the Appendix. Up to 46 FAs were identified. An average similarity of ca. 70% (SIMPER analysis) was found. In these samples, 14:0, iso15:0, iso16:0, 16:0, 18:0, 18:1ω9, 18:3ω3, 20:0, 22:0, 22:1ω9, 24:0, 26:0 and 28:0 contributed up to 82% of the total FA content.

5.5 FAs in SPOM from Várzea

The composition of SPOM from Várzea waters is summarized in Table A5 in the Appendix. Up to 44 FAs were identified; 14:0, iso15:0, 15:0, 16:0, 16:1ω7, 16:1ω9, 17:0, 18:0, 18:1ω7, 18:1ω9, 18:2ω6, 18:3ω3, 18:4ω3 and 20:5ω3 contributed up to 85% of the total

FA content during both HW and LW. Significant differences were found in the profiles between seasons (ANOSIM; $R = 0.61$, $p < 0.0001$; Fig. I.3). An average dissimilarity of ca. 29% (SIMPER analysis) was found between HW to LW. This was due to higher contributions of 15:0, 16:1 ω 9, 18:0, 18:1 ω 7 and 18:1 ω 9 and a lower contribution of 14:0, 16:0, 16:1 ω 7, 18:2 ω 6 and 18:3 ω 3 during HW than LW. From HW to LW, significant increases in 14:0, iso15:0, 15:0, 16:0, 16:1 ω 7, 17:0, 18:0, 18:1 ω 7, 18:3 ω 3, 18:4 ω 3 and 20:5 ω 3 concentration were recorded (1-way ANOVA; Table I.3).

5.6 Stable isotope signature of OM in Várzea

Aquatic plants showed $\delta^{13}\text{C}$ values typical of the C₃ photosynthetic pathway (up to -35‰) for *S. auriculata*, *P. stratiotes* and *Eichornia* sp. and a typical C₄ value for *P. repens* (-13‰), whereas $\delta^{15}\text{N}$ values showed a greater range of variation between species and tissue (2-5.6‰; Fig. I.4). OM from soil sampled in LW exhibited $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of -27‰ and 6‰ respectively. OM of superficial sediment samples from HW to LW showed no difference in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures. Within planktonic samples (63 µm) from HW to LW, the $\delta^{15}\text{N}$ signature was depleted of ca. -3‰ (1-way ANOVA; $F = 43.3$, $p < 0.0001$), whereas the $\delta^{13}\text{C}$ signature was enriched by ca. 4‰ (1-way ANOVA; $F = 7.8$, $p < 0.008$; Fig. I.4). Between HW and LW, SPOM samples showed no significant difference in $\delta^{13}\text{C}$ values (1-way ANOVA; $F = 3.5$, $p = 0.065$) due to a wider range of variation in $\delta^{13}\text{C}$ signature for LW, whereas a significant depletion was recorded for $\delta^{15}\text{N}$ (from 4.5‰ to 2.7‰ avg.; 1-way ANOVA; $F = 41.2$, $p < 0.0001$; Fig. I.4).

Table I.3. Results of 1-way ANOVAs comparing concentrations of selected fatty acids among seasons in SPOM from Várzea.

Tableau I.3. Résultats d'ANOVA à 1 facteur comparant les concentrations d'AG de la SPOM dans les Várzea entre les saisons.

SPOM	14:0	15:0iso		15:0		16:0		
Box-Cox (λ)	-0.09	-0.13		-0.34		0.11		
Levenne's test	0.26 ^{NS}	0.06 ^{NS}		0.05 ^{NS}		0.08 ^{NS}		
Bartlett's test	0.35 ^{NS}	0.16 ^{NS}		0.003*		0.19 ^{NS}		
Season	F 97.05	p $< 0,001^{**}$	F 205.57	p $< 0,001^{**}$	F 10.61	p 0.002*	F 140.72	p $< 0,001^{**}$
SPOM	16:1ω7	17:0		18:0		18:1ω7		
Box-Cox (λ)	-0.11	-0.10		-0.20		-0.03		
Levenne's test	0.11 ^{NS}	0.17 ^{NS}		0.41 ^{NS}		0.07 ^{NS}		
Bartlett's test	0.34 ^{NS}	0.11 ^{NS}		0.39 ^{NS}		0.08 ^{NS}		
Season	F 229.47	p $< 0,001^{**}$	F 8.90	p 0.004*	F 5.53	p 0.021*	F 58.14	p $< 0,001^{**}$
SPOM	18:3ω3	18:4ω3		20:5ω3				
Box-Cox (λ)	-0.01	-0.07		-0.18				
Levenne's test	0.001*	0.35 ^{NS}		0.19 ^{NS}				
Bartlett's test	0.24 ^{NS}	0.21 ^{NS}		0.24 ^{NS}				
Season	F 77.25	p $< 0,001^{**}$	F 5.83	p 0.018*	F 96.21	p $< 0,001^{**}$		

F = Fisher, * $p < 0.05$, ** $p < 0.001$, NS = Not Significant.

5.7 FAs in SPOM from rivers

The composition is summarized in Tables A6 and A7 in the Appendix. Between seasons, significant increases in different FAs were recorded (Table I.4). These result mainly from a concentration increase from HW to LW for the two aquatic plant FAs, 18:2ω6 and 18:3ω3, in the Amazon, Solimões, Madeira and Negro rivers and 18:2ω6 for the Tapajós River (Table I.4; Fig. I.3). Also, a concentration increase in phytoplanktonic FAs was recorded, such as 14:0 for the Madeira River and 16:1ω7 for the Amazon, Madeira and Tapajós rivers (Table I.4; Fig. I.3).

5.8 Stable isotopes in SPOM from rivers

The stable isotope composition of SPOM sampled in both seasons along the rivers is summarized in Fig. I.4. The $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values range from -34‰ to -27‰ and from 1.6‰

to 6.6‰, respectively. Differences between seasons for water samples from the different rivers were tested using the Student t-test and showed a significant $\delta^{13}\text{C}$ enrichment for the Tapajós River (-33.8‰ to -26.7‰; t-test, $p = 0.016$) during the LW stage. For the Solimões, Negro, Madeira and Amazon Rivers, no significant differences were recorded between seasons for both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ ($p < 0.05$).

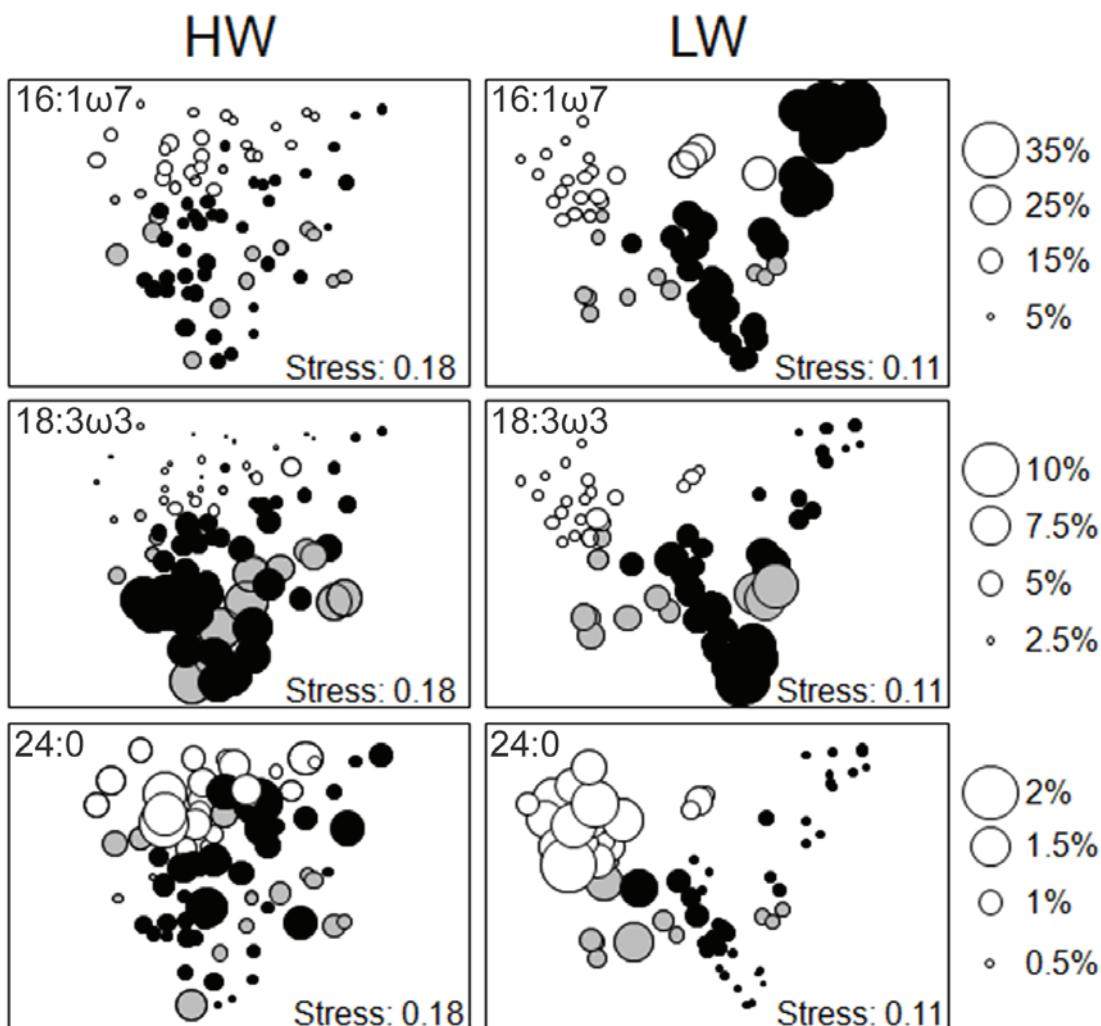


Fig. I.3. Non-metric MDS of FA proportions from total FAs (%), in SPOM from Várzea (black circles), rivers of white water (white circles) and rivers of clear/black waters (gray circles).

Fig. I.3. nMDS de la proportion d'AG (%), dans la SPOM des Várzea (cercles noirs), rivières d'eau blanche (cercles blanc) et d'eau claire/noire (cercles gris).

Table I.4. Results of 1-way ANOVAs comparing concentrations of selected FAs between seasons in SPOM from rivers.

Tableau I.4. Résultats d'ANOVA à 1 facteur comparant les concentrations d'AG de la SPOM dans les rivières entre les saisons.

	14:0	16:1ω7		18:2ω6c		18:3ω3		
	F	p	F	p	F	p	F	p
Amazon River	0.01		0.01		0.55		0.14	
Box-Cox (λ)	0.07 ^{NS}		0.69 ^{NS}		0.29 ^{NS}		0.16 ^{NS}	
Levenne's test	0.21 ^{NS}		0.88 ^{NS}		0.26 ^{NS}		0.04*	
Bartlett's test								
Season	0.70	0.410	6.57	0.015*	45.02	< 0.001**	5.51	0.025*
Solimões River	14:0		16:1ω7		18:2ω6c		18:3ω3	
Box-Cox (λ)	0.01		-2.63		0.29		0.81	
Levenne's test	0.19 ^{NS}		0.45 ^{NS}		0.42 ^{NS}		0.56 ^{NS}	
Bartlett's test	0.34 ^{NS}		0.67 ^{NS}		0.68 ^{NS}		0.71 ^{NS}	
Season	0.34	0.59	0.63	0.47	25.61	0.007*	31.45	< 0.001**
Madeira River	14:0		16:1ω7		18:2ω6c		18:3ω3	
Box-Cox (λ)	-0.47		0.01		0.48		0.26	
Levenne's test	0.80 ^{NS}		0.63 ^{NS}		0.21 ^{NS}		0.27 ^{NS}	
Bartlett's test	0.87 ^{NS}		0.79 ^{NS}		0.40 ^{NS}		0.29 ^{NS}	
Season	20.99	0.010*	34.29	0.004*	30.14	0.005*	65.18	0.001*
Negro River	14:0		16:1ω7		18:2ω6c		18:3ω3	
Box-Cox (λ)	0.53		-2.58		-1.58		-0.12	
Levenne's test	0.11 ^{NS}		0.79 ^{NS}		0.28 ^{NS}		0.86 ^{NS}	
Bartlett's test	0.08 ^{NS}		0.89 ^{NS}		0.55 ^{NS}		0.96 ^{NS}	
Season	0.11	0.76	2.53	0.190	14.22	0.020*	22.91	0.009*
Tapajós River	14:0		16:1ω7		18:2ω6c		18:3ω3	
Box-Cox (λ)	2.98		0.01		1.59		-4.23	
Levenne's test	0.36 ^{NS}		0.17 ^{NS}		0.09 ^{NS}		0.15 ^{NS}	
Bartlett's test	0.61 ^{NS}		0.43 ^{NS}		0.26 ^{NS}		0.31 ^{NS}	
Season	2.18	0.210	24.46	0.008*	25.97	0.007*	20.28	0.011*

F = Fisher, * $p < 0.05$, ** $p < 0.001$, NS = Not Significant.

6 Discussion

6.1 OM sources

One of the most abundant plants of Várzea, *P. repens* but also *S. auriculata*, a C₄ and a C₃ aquatic plant, respectively, showed the highest concentration of 18:2ω6 and 18:3ω3, as in other species of freshwater aquatic plants (Rozentsvet et al. 2002, Nesterov et al. 2009). These

two FAs were detected in both roots and leaves of the aquatic plants, which account for a biomass of 6-23 t ha⁻¹ in a floodplain lake (Junk and Piedade 1993a), and are therefore readily considered as the main sources of these two polyunsaturated FAs (PUFAs) in this environment. Characterization of the different OM sources showed that the SPOM δ¹³C values were intermediate between those of C₃ aquatic plants, plankton, soil and sediments (Fig. I.4). The SPOM was enriched in 18:2ω6 and 18:3ω3 (Fig. I.3; Table A5 in Appendix). However, its δ¹³C signature shows that there was only a weak contribution of OM derived from the C4 aquatic phanerogam, such as *P. repens* and *Echinocloea polystachya*, although these plants are dominant in the biomass vs. C₃ species (Junk and Piedade 1997). This low contribution suggests that C₄ plants are decomposed more rapidly than C₃ aquatic plants, a conclusion also reached by Quay et al. (1992) who analyzed the δ¹³C composition of dissolved inorganic and OC in the Amazon River. To understand these differences in terms of contribution, further investigation of degradation processes for aquatic plants and dissolved OM is needed to assess the lack of a carbon enrichment in the SPOM resulting from the C₄ plants.

Planktonic samples (20 and 63 μm), as well as the SPOM from Várzea, were characterized by high proportions of 14:0, 16:0, 16:1ω7 and 20:5ω3 in both seasons (Figs. I.2 and I.3). Indeed, 16:1ω7 is a major, often prominent, FA constituent of some cyanobacteria (Murata et al., 1992) and diatoms (Sicko-goad et al. 1988, Pond et al. 1997). This was confirmed by microscopic observations (data not shown) showing a phytoplanktonic community dominated by cyanobacteria, as usually occurs in eutrophic lakes (Reynolds and Walsby 1975).

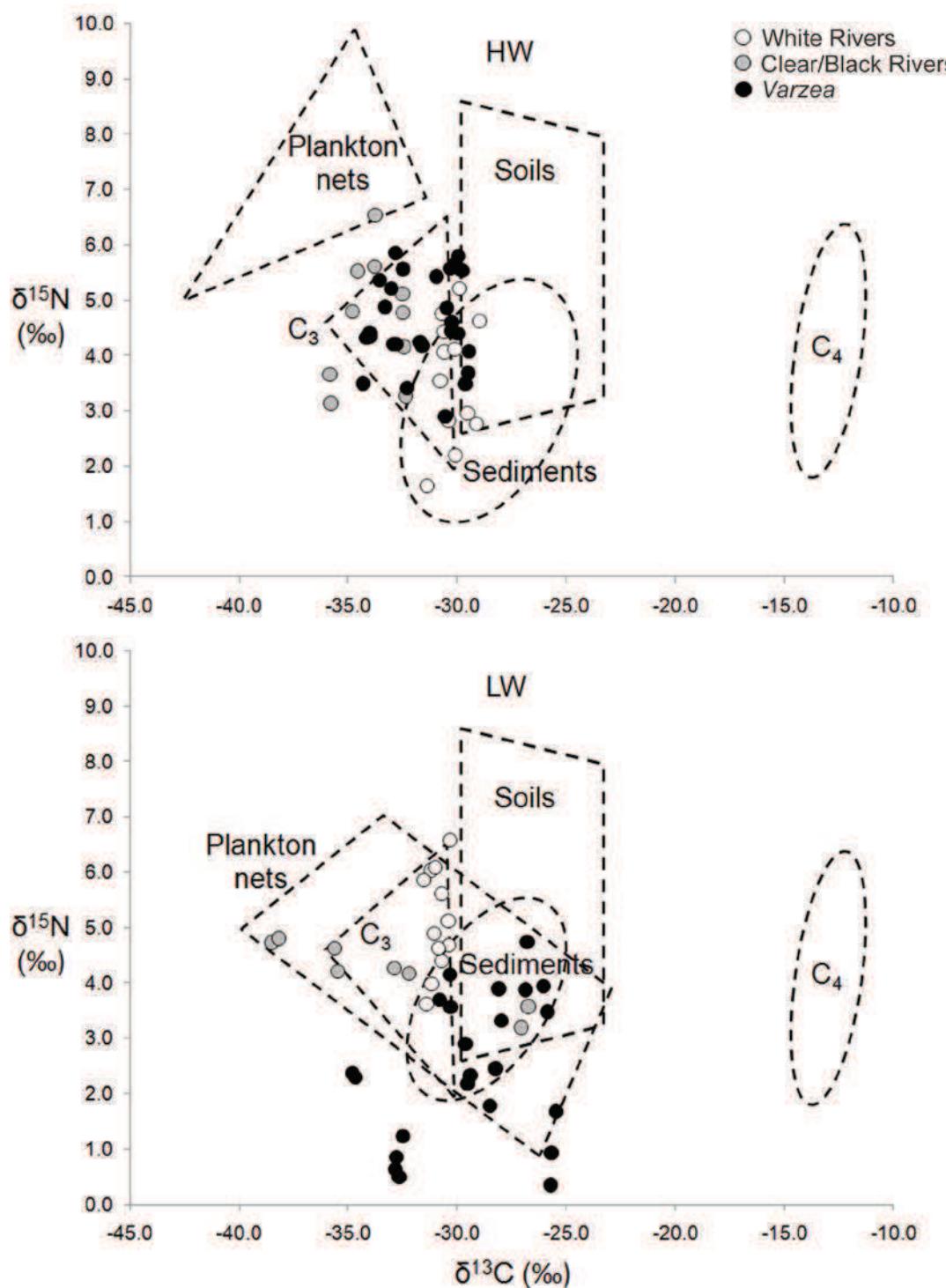


Fig. I.4. $\delta^{13}\text{C}$ (‰) and $\delta^{15}\text{N}$ (‰) biplot of SPOM in Várzea (black circles) and rivers of white (white circles) and clear/black waters (gray circles) in HW and LW. Each data point represents an individual sample. Dashed boxes represent the distribution of all points from soils, sediments, plankton, C_3 and C_4 aquatic plants.

Fig. I.4. Biplot du $\delta^{13}\text{C}$ (‰) et $\delta^{15}\text{N}$ (‰) de la SPOM dans les Várzea (cercles noirs) et rivières d'eau blanche (cercles blancs) et d'eau claire/noire (cercles gris) en HW et LW. Chaque point représente un échantillon. Les zones en pointillés représentent la distribution de l'ensemble des points des sols, sédiments, plancton, et plantes aquatiques en C_3 et C_4 .

Bacterial tracers (iso15:0, 15:0 and 17:0), that have been regularly described in bacterioplankton (Desvilettes et al. 1994, Hall et al. 2010), Gram-positive bacteria (Findlay and Dobbs 1993, Mallet et al. 2004) and sulfate-reducing bacteria (Vainshtein et al. 1992, Findlay and Dobbs 1993), were recorded in all samples. The relationship between bacterial markers and unsaturated FAs (Tables A1-A7 in Appendix) is an indicator of the input of fresh natural OM (Saliot et al., 2001). The high proportions of monounsaturated FAs (MUFAs) and PUFAs, with respect to saturated (SFAs) and branched FAs (BFAs), suggest that mainly autochthonous material is decomposed by bacteria. This is consistent with the work of Waichman (1996), based on $\delta^{13}\text{C}$ analysis, which showed that heterotrophic bacteria use mainly autotrophic carbon sources such as aquatic macrophytes and phytoplankton.

Soils from Várzea and river banks were characterized by high proportions of long chain FAs (LCFAs) $\geq 24:0$, which are synthesized solely by vascular plants (Cassagne et al. 1994) and thus attest, to a terrestrial input to an aquatic ecosystem (Scribe et al. 1991, Colombo et al. 1996, Dunn et al. 2008). SPOM from the Amazonian basin bore a strong signature of vascular plants as has been described using FAs (Saliot et al. 2001) or lignin and amino acids (Hedges et al. 1994). In the SPOM from Várzea and river superficial waters, the proportion of LCFAs ranged from $0.53 \pm 0.30\%$ to $2.61 \pm 0.55\%$ (Fig. I.3; Tables A5–A7 in Appendix). This therefore emphasizes a lesser influence of terrestrial OM in the SPOM from Várzea and the rivers than described with other proxies, with evidently a better contribution of autotrophic carbon sources. Others studies that focused on lignin in (Hernes et al. 2007), and ^{14}C signature of (Mayorga et al. 2005), dissolved OM demonstrated that it was derived from algal or microbial biomass and not from highly degraded vascular plants. In contrast, in the Várzea sediments, high proportions of LCFAs were recorded (Fig. I.2; Table A3 in Appendix), suggesting selective preservation and degradation of the different sources of OM.

Indeed burial of OM occurs in floodplains and consists mainly of terrestrial material adsorbed on particles carried by the Amazon River flood (Hedges et al. 1986, Moreira-Turcq et al. 2004).

Analysis of the SPOM sources in the Lower Amazon Basin suggested a major contribution of autochthonous material derived from C₃ aquatic plants and phytoplankton. This was supported by calculated carbon budgets for the Amazon ecosystems (Quay et al. 1992, Melack et al. 2009), which indicated that net primary productivity of aquatic macrophytes within the floodplains accounts for a large fraction of the respired CO₂ within channels.

6.2 Seasonal contrasts

The 18:3ω3 enrichment of the Várzea SPOM during LW vs. HW (Table I.3; Fig. I.3) was mainly due to a higher contribution from macrophytes. Biomass estimates of the Eastern Amazon floodplain by way of field measurements and remote sensing (Silva et al. 2009, 2010) point out a maximum value in June–July and a minimum in October–December, correlated with water column depth and submerged stem length. As the water level decreases, the macrophytes are subject to intensive degradation (Rai and Hill 1984). This suggests that an increasing contribution of 18:3ω3 to the SPOM resulted from the accumulation of detritus following the loss of plant biomass in the ecosystem during the receding water level.

In the SPOM, a significant seasonal increase during LW in FA concentration was mainly a result of phytoplankton (14:0, 16:1ω7, 18:4ω3 and 20:5ω3; Table I.3). Indeed, during LW, both phytoplankton and zooplankton communities reach their maximum standing stock in the floodplain lakes, which correlates with an increase in SPOM, due to the resuspension of bottom sediments into the water column by wind action (Carvalho 1981). In

addition, a high amount of 18:1ω7 from LW, associated with cyanobacteria biomass in a similar ecosystem (Goodloe and Light 1982, Ahlgren et al. 1992), indicates that such phytoorganisms are a major contributor to the SPOM rather than the other planktonic communities. The significant depletion in $\delta^{15}\text{N}$ values from HW to LW in plankton samples (63 µm) and SPOM could be partly due to atmospheric N₂ fixation ($\delta^{15}\text{N}_{\text{atm}} = 0\text{\textperthousand}$) by the cyanobacteria (Fiore et al. 2005, Gu 2009). Moreover, as for $\delta^{15}\text{N}$ depletion, the significant enrichment of 4‰ in $\delta^{13}\text{C}$ values for plankton samples (63 µm; Fig. I.4) is consistent with cyanobacterial activity, as observed in the field with a proliferation of cyanobacterial surface scums (personal observation), which are capable of atmospheric CO₂ uptake in eutrophic lakes (Gu and Alexander 1996).

In the Madeira and Tapajós rivers, a concentration increase in phytoplanktonic FA markers from HW to LW was recorded in the SPOM (Table I.4). In the turbid waters of the Madeira, the lower flow velocity and turbulence in LW at its confluence with the Amazon may explain the increase in phytoplanktonic FAs; only one point was sampled, located close to the confluence with the Amazon, where currents from the Madeira are weak. In addition, it may lead to small blooms of phytoplankton, especially cyanobacteria, as described for similar riverine conditions (Mitrovic et al. 2003). In the Tapajós River, increases in specific FA markers with a $\delta^{13}\text{C}$ enrichment from HW to LW (Fig. I.4; Clear/Black rivers) clearly demonstrates that, as reported previously (Schmidt 1982), the deep euphotic zone, the width of the river mouth and the slow current in the LW season, lead to bloom populations of phytoplankton and cyanobacteria.

As confirmed by FAs and stable isotope seasonal differences, cyanobacteria and C₃ aquatic plant can be considered as major contributors to both nitrogen and carbon cycling in the Amazon Várzea, particularly during the LW.

6.3 Connectivity between Várzea and the Amazon River

In the Amazon basin, hydrological conditions of rivers and lakes render the Várzea strictly dependent on water level fluctuation in the main river throughout perennial channels (Irion et al. 1997). Therefore, the connectivity between Várzea and rivers leads to seasonal transfer of OM (Moreira-Turcq et al., unpublished results). Lower concentrations of FA markers in HW SPOM from Várzea and rivers were due to the flood dilution (Table A5-A7, Appendix; Fig. I.3). Indeed, during HW, the Várzea were totally connected to the mainstem as a result of the river flood, as in Curuaï Várzea, where water and suspended solid storage in the floodplain were controlled from November (lowest water level) to June (HW) by the Amazon mainstem and local precipitation (Bourgoin et al. 2007, Bonnet et al. 2008).

As in the Várzea, an increase in phytoplanktonic FA markers, including those from cyanobacteria, as well as aquatic plant FAs, was recorded from HW to LW in the Amazon River (Fig. I.3; Table I.4). In the mainstem, local phytoplanktonic growth is limited throughout the seasons due to a shallow euphotic depth, deep water column and intense vertical mixing (Sioli 1984). An input of phytoplankton from the two main tributaries of the Amazon (the Negro and Solimões rivers) was trivial, as primary production does not occur in these rivers (Fisher 1979, Hedges et al. 1994). This was confirmed in the present study in term of FA composition, with the low contribution of the cyanobacteria FA marker in the SPOM of Negro and Solimões rivers (Table I.4). Thus, a low contribution from these tributaries during LW, suggests a transfer of OM partly derived from phytoplankton, from the Várzea to the mainstem as the level of water (i.e. lowest water level occurred one month later), still allowed minimum connectivity between the Várzea and the main channel.

The increase from HW to LW in aquatic plant derived FAs (18:3ω3 and 18:2ω6) in rivers (Table I.4) could be attributed, as for the Várzea, to the accumulation of detritus

following the loss of plant biomass from the ecosystem. This increase was also recorded in the Solimões and Negro rivers (Table I.4), which may be attributed to the contribution of aquatic plant detritus from upstream lakes and channels (Engle et al. 2008). However, a phytoplanktonic FA increase in contribution was not recorded in these two rivers (Table I.4), which may result from a rapid degradation of this specific FA (Rontani 1998).

7 Acknowledgements

This research is a contribution to the CARBAMA project, supported by the ANR (French National Agency for Research), and conducted within an international cooperation agreement between the CNPq (National Council for Scientific and Technological Development – Brazil) and the IRD (Institute for Research and Development – France). We thank Professor G. Boaventura from the University of Brasilia and Dr P. Seyler from the IRD for administrative facilities. We are also grateful to the two anonymous reviewers for help and constructive reviews.

CHAPITRE II :

VARIATION SPATIALE ET TEMPORELLE DE LA

QUALITE DE LA MATIERE ORGANIQUE

PARTIE 1 :

Distribution de la matière organique le long du bassin central de l'Amazone

Particulate organic matter distribution along the lower Amazon River:

addressing aquatic ecology concepts using fatty acids

J. M. Mortillaro, F. Rigal, H. Rybarczyk, M. Bernardes, G. Abril and
T. Meziane

1 Contexte général et résumé

Une variabilité saisonnière de la matière organique (MO) est mise en évidence dans le chapitre I, avec une forte production primaire dans les plaines d'inondation (Várzea) en basses eaux (LW). Toutefois, il est difficile de comprendre la dynamique du carbone organique dans les grands écosystèmes fluviaux, du fait d'une forte variabilité spatiale et temporelle des sources de MO (Bianchi and Allison 2009).

D'après les résultats obtenus dans le chapitre précédent, il est possible d'émettre l'hypothèse dans le bassin Amazonien qu'en LW, la qualité et la quantité de MO produite dans les plaines d'inondation, conduit à une opposition prédominante entre les Várzea et les fleuves. Cependant, pendant les hautes eaux (HW), en se basant sur les concepts d'écologie aquatique du continuum fluvial (RCC, Vannote et al. 1980) et du "flot qui inonde" (flood pulse concept, FPC, Junk et al. 1989), la crue aurait pour impact une homogénéisation entre les Várzea et les fleuves qui pourrait être mise en évidence par la composition en acides gras (AG) de la matière organique particulaire (SPOM).

Dans ce contexte, l'analyse de la composition en AG de la SPOM a été utilisée en combinaison avec des outils statistiques appliqués à l'écologie des communautés planctoniques (cartes asymétriques de vecteurs propre, AEM et coordonnées principales de matrices de voisinage, PCNM). Ces analyses ont permis d'étudier la distribution potentielle de la qualité de la SPOM, afin de déterminer son origine saisonnière dans le système fluviale de l'Amazone. L'analyse statistique et multivariée a confirmé que les AG saturés (15:0 et 18:0) et à longue chaîne (24:0, 25:0 et 26:0), caractéristiques d'une MO dégradée, étaient mesurés avec une plus forte pression partielle en CO₂ (pCO₂) dans les fleuves. Au contraire, les AG marqueurs de plantes aquatiques (18:2ω6 + 18:3ω3) et de cyanobactéries (16:1ω7) ont été

mesurés avec de plus fortes concentrations en O₂, chlorophylle *a* et pheopigments dans les Várzea.

En dépit d'hétérogénéités spatiales et saisonnières, une diminution de la qualité de la MO a été enregistrée en aval pendant HW. La composition en SPOM a montré un gradient amont-aval à cette saison, attribué à une rétention de la MO dans les Várzea. Ce gradient est également attribué à une distribution variable de la végétation dans les Várzea précédemment mis en évidence par Hess et al. (2003). En outre, pendant LW, une différence de qualité de la MO entre le fleuve Amazone et les Várzea suggère une production autotrophe plus élevée dans les plaines d'inondation. Ensemble, ces gradients valident l'utilisation des AG en tant que variables prédictives des variations spatiales et temporelles de qualité de la MO. Plus particulièrement, ces tendances spatiales et temporelles peuvent être expliquées par : 1) un changement progressif de la géomorphologie du bassin de ce large écosystème fluvial tel que prédit par le RCC ; 2) une augmentation de la production primaire pendant LW quand le niveau d'eau diminue et que son temps de résidence dans les Várzea augmente tel que prédit par le FPC.

Article 2: Particulate organic matter distribution along the lower Amazon River: addressing aquatic ecology concepts using fatty acids

J. M. Mortillaro, F. Rigal, H. Rybarczyk, M. Bernardes, G. Abril, T. Meziane

2 Abstract

One of the greatest challenges in understanding the functioning of the Amazon basin, is to ascertain the role played by floodplains in the organic matter cycle, crucial for a large spectrum of ecological mechanisms. The combined use of fatty acids (FAs) with spatial functions (asymmetric eigenvector maps, AEM and principal coordinates of neighbor matrices, PCNM) and environmental descriptors allowed investigating the distribution of suspended particulate organic matter (SPOM) of variable quality, in order to trace its seasonal origin along a 800 km section of the Amazon river-floodplain system. The statistical analysis confirmed that large amount of saturated FAs (15:0, 18:0, 24:0, 25:0 and 26:0), an indication of degraded organic matter (OM), was recorded concomitantly with high pCO₂ in rivers. Contrastingly, FA markers of aquatic plants (18:2ω6 and 18:3ω3) and cyanobacteria (16:1ω7) in this ecosystem were correlated with higher concentrations of O₂, chlorophyll *a* and pheopigments in floodplains (Várzea), due to a high primary production. A decreasing concentration of unsaturated FAs, that characterize labile OM, was recorded during high water (HW), from upstream to downstream. Furthermore, using PCNM and AEM spatial methods on FAs, SPOM compositions displayed an upstream-downstream gradient during HW, which we attribute to both OM retention and the extent of flooded forest in the floodplains. Also, during low water (LW), discrimination of OM quality between the Amazon River and Várzea suggests a higher autotrophic production in the floodplains. Together, these gradients demonstrate the validity of FAs as predictors of spatial and temporal changes in OM quality. These spatial and temporal trends are explained by 1) a downstream change in

landscape morphology as predicted by the River Continuum Concept; 2) an enhanced primary production during LW when the water level decreased and its residence time increased as predicted by the Flood Pulse Concept.

3 Introduction

Every year, the Amazon River and its tributaries, which together drain the Amazonian Basin, overflow and flood the adjacent forest, forming extensive wetlands (Sioli 1984). All of these wetlands include a great variety of natural habitats, such as floodplains, which are suitable for the growth of aquatic organisms (Junk and Howard-Williams 1984). Floodplains, locally known as Várzea, are areas periodically inundated and oscillate between an aquatic and terrestrial phases. Within the Amazon Basin, they cover about 350,000 km² (Melack and Hess 2010) and constitute one of the major sources of organic matter (OM) to the mainstem (Moreira-Turcq et al. 2003a, Mortillaro et al. 2011).

At a world level remain a lack of understanding about organic carbon dynamics, particularly due to the high degrees of spatial and temporal variabilities of OM sources in large river ecosystems (Bianchi and Allison 2009). In aquatic ecology, the ways how OM is distributed in these ecosystems have been explained by few hypotheses, including the River Continuum Concept (RCC, Vannote et al. 1980), the Flood Pulse Concept in river-floodplain systems (FPC, Junk et al. 1989) and the Riverine Productivity Model (RPM, Thorp and Delong 1994). The RCC considers riverstreams as a single ecosystem in order to predict the variability of biological communities from headwaters to river mouths and emphasize the import of allochthonous matter from upstream sections. However, according to the FPC, seasonal inundation which has a structuring role for energy and nutrient dynamics in river-floodplain systems, increases productivity within the floodplain areas. Both concepts were challenged by the promoters of RPM, which predicts that autochthonous production in the river channel provides a substantial portion of the organic carbon and, lower contributions of floodplains and upstream sections. Typically, the Amazon Basin, with its geomorphology

and the magnitude of hydrological fluxes within its channels, is a suitable system in which can be tested the validity of these concepts on OM origin and fate (Sedell et al. 1989).

Composition and quality of suspended particulate OM (SPOM) in the Amazon Basin have been previously documented using stable isotopes (Moreira-Turcq et al. 2003b, Bernardes et al. 2004), fatty acids (FAs, Saliot et al. 2001, Mortillaro et al. 2011), amino acids and lignin phenols (Hedges et al. 1994, Bernardes et al. 2004). The OM has been reported as unreactive and highly degraded in the river (Hedges et al. 1986, Aufdenkampe et al. 2007), whereas it has been described as more labile in the Várzea (Moreira-Turcq et al. 2003b). However, few studies have prospected OM composition and quality of floodplains and rivers of the Amazon basin together in the same survey. Moreover, at a large scale (800 km), little is known about the spatial and temporal changes of OM composition and quality (Mortillaro et al. 2011).

Analysis of FA compositions in SPOM is commonly used to characterize the origin and fate of OM in freshwater ecosystems (Arts and Wainman 1999, Ravet et al. 2010, Mortillaro et al. 2011). FA singularities permit to define food web relationships in the water column (Ravet et al. 2010), and to identify allochthonous and autochthonous sources in an environment (Xu and Jaffe 2007, Bechtel and Schubert 2009). Spatial and temporal variations of OM quality can also be depicted (Canuel 2001, Hu et al. 2006, Xu and Jaffe 2007).

The main purpose of this study is to see if there is any spatial structure that SPOM can reflect through its FA composition. More precisely, due to the isolation of Várzea during the low water season, one can hypothesize that floodplains would become more contrasted from the mainstem than during the flooding period. At high water season, to the contrary, large

homogenization between Várzea and the rivers should occur in regards to the FPC (Junk et al. 1989) and should be also depictable by FA compositions of SPOM.

Therefore, the specific aims of the study are to 1) identify and quantify the spatial patterns of FA compositions in two marked seasons: high waters in June 2009 and almost low water in October 2009, 2) relate spatial and seasonal variability of OM quality to environmental variables in aquatic ecosystem, 3) discuss the validity of FAs as spatial and temporal predictors of OM quality and 4) address the probable origin and transfer of OM in large river-floodplain ecosystem based on aquatic ecology concepts.

4 Material and methods

4.1 Study area

Geological formation of the Amazonian Basin resulted in the largest river system on earth, with 7,050,000 km² of land drained toward the Amazon River, interlaced by numerous large and small rivers (Sioli 1984, Goulding et al. 2003). The length of the Amazon was estimated to be ca. 7,000 km, reaching below the mouth of the Negro River a width of 4 to 5 km. The mean depth of the river mainstem is between 40 and 50 m, reaching in places ca. 100 m, where the bottom lies deeper than sea-level in the deepest parts of the river-mouth (Whitton 1975, Sioli 1984, Junk 1997).

Samples were collected on a ca. 800 km transect along the Lower Amazon River from Manacapuru ($3^{\circ} 18' 30"S$; $60^{\circ} 52' 34"W$) on the Solimões River, to Santarém ($2^{\circ} 28' 28"S$; $55^{\circ} 0' 56"W$) at the mouth of the Tapajós River (Figs. II.1.1a and II.1.1b). Sampling sites were located in five rivers (Solimões, Negro, Madeira, Amazon and Tapajós, Fig. II.1.1b) and in five floodplain lakes (Cabaliana, Janauacá, Canaçarí, Miratuba and Curuaí, Fig. II.1.1b).

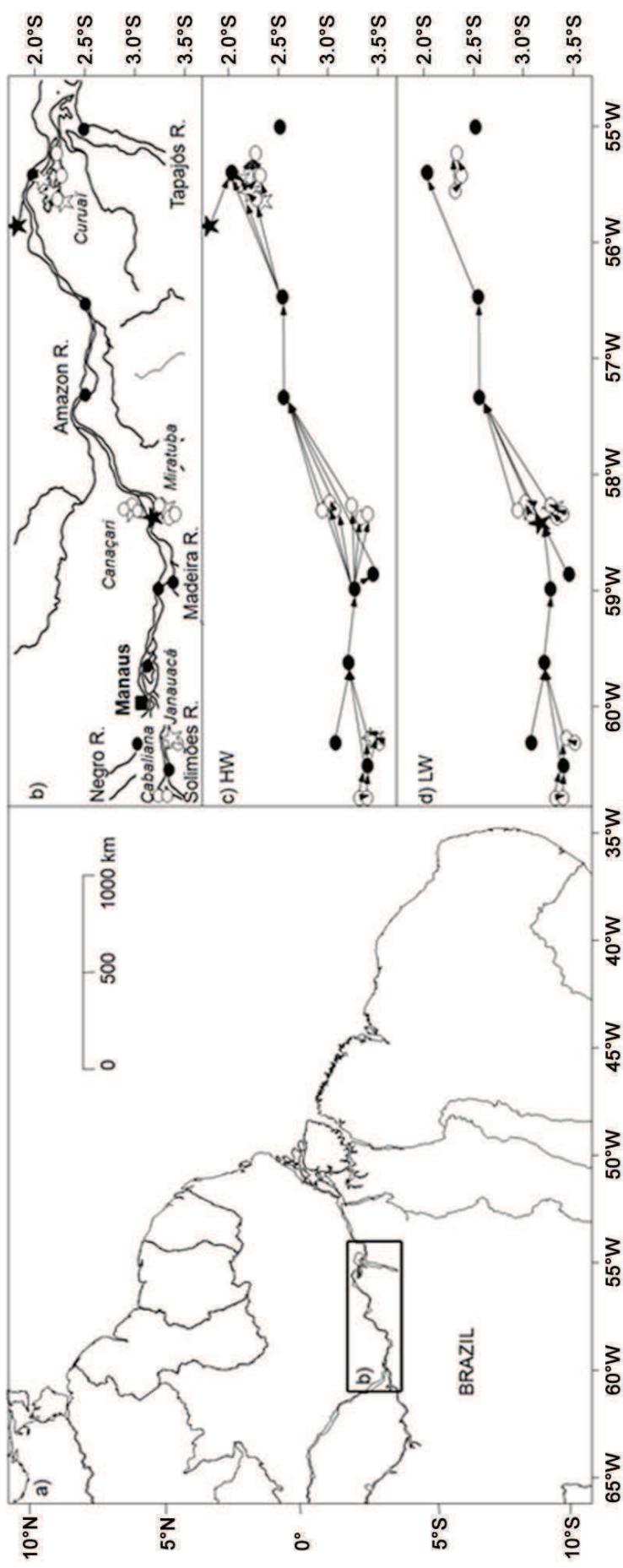


Fig. II.1.1. Zone d'étude (a) sur le bassin Amazonien (Brésil). La zone encadrée (b) représente les différents sites d'échantillonnages, le nom des Várzea est en italique. Les diagrammes de connexions (c, d) mettent en évidence les liens entre les stations. Stations Várzea (cercles blancs), fleuves d'eau blanche (cercles noirs), les stations échantillonées à une saison (étoiles).

Fig. II.1.1. Zone d'étude (a) sur le bassin Amazonien (Brésil). La zone encadrée (b) représente les différents sites d'échantillonnages, le nom des Várzea est en italique. Les diagrammes de connexions (c, d) mettent en évidence les liens entre les stations. Stations Várzea (cercles blancs), fleuves d'eau blanche (cercles noirs), les stations échantillonées à une saison (étoiles).

Samples were collected in June 2009 during the high water season (HW) and in October 2009, one month before the lowest water level (LW).

4.2 Sample collection and preparation

FAs data used in this study were obtained from SPOM material sampled along the Amazon River and Várzea in 2009 (Mortillaro et al. 2011). Briefly, three replicates of surface SPOM were collected from each station with a Niskin bottle and filtered immediately through pre-combusted (450°C, 12 hours) glass fiber filters (Whatman GF/F, 47 mm diam.) using a vacuum system under low pressure. All samples were frozen (-20°C) on the research vessel and transported frozen to France for lipid analysis. FA mean concentrations (i.e. three replicates for each station, $\mu\text{g l}^{-1}$, detection limit of 0.03% by weight of the original sample) were used to build FA-by-site matrix (hereafter the matrix **F**).

4.3 Ancillary variables

Environmental variables were measured on board during each cruise, with conductivity ($\mu\text{S cm}^{-1}$, $\pm 0.05\%$), pH, turbidity (nephelometric turbidity units, ± 0.3 NTUs), and O₂ (mg l^{-1} , $\pm 2\%$) using a multiparameter probe (YSI 600XLM). Sensors were calibrated each week, according to manufacturer procedure. Equilibrator system was used to measure *in-situ* CO₂ partial pressure (pCO₂, μatm , Frankignoulle et al. 2001, Abril et al. 2006). Chlorophyll *a* (Chl *a*, $\mu\text{g l}^{-1}$) and pheopigments (Phe, $\mu\text{g l}^{-1}$), were measured on GF/F filters, according to the method described by Parsons *et al.* (1984) using an 10-AU Turner Fluorometer (detection limit: 0.025 $\mu\text{g l}^{-1}$). Dissolved organic carbon (DOC, mg l^{-1}) concentrations were obtained on filtrates with a Shimadzu TOC-VCSH analyzer (detection limit, 20 $\mu\text{mol l}^{-1}$). Total alkalinity (TA, mmol kg^{-1}) was measured on filtrates by Gran electrotitration ($\pm 4 \mu\text{mol kg}^{-1}$) with 0.1N HCl (Abril et al. 2004).

4.4 Statistical analysis

A detailed graphical description of the analysis and the statistical procedure we adopted here is given in the Figure II.1.S1. The same pipeline analyses were applied for the two seasons. Herein, our strategy is mainly three-fold: 1) identify and quantify (i.e. in terms of percentage of variance explained) the spatial structure in the FA distribution; 2) quantify the contribution of the environmental variables in the FA distribution; 3) estimate the independent and joint effect of both spatial and environment variables in the FA distribution.

Prior to the statistical analyses, this \mathbf{F} matrix was Hellinger-transformed to reduce the influence of extreme values (Legendre and Gallagher 2001). To defined spatial structure, we have employed two eigenfunction-based spatial filtering approaches to identify the most predominant spatial patterns. Spatial vectors were derived using: 1) the principal coordinates of neighbor matrices (PCNM) which is a well-suited method to detect spatial trends across a wide range of scales (Borcard and Legendre 2002, Borcard et al. 2004, Dray et al. 2006) and 2) asymmetric eigenvector maps (AEM) which is mainly designed to assess spatial structure in flow system (i.e. asymmetric forcing process, see Blanchet et al. 2008b, Blanchet et al. 2011). As recommended by Blanchet et al. (2011), the use of both methods helps to better understand spatial structure in the systems that are not fully directional (Blanchet et al. 2011).

For the PCNM, the geographical coordinates of each sampling site were used to create a Euclidean distance matrix. This matrix was then truncated at the smallest distance (Fig. II.1.2a), keeping all sites connected into a single network (i.e. corresponding to the maximum distance between two successive sampling sites in one-dimensional study). Then, a principal coordinate analysis (PCoA) was computed and the eigenvectors with positive eigenvalues were retained as spatial variables (PCNM variables).

AEM is a new method developed by Blanchet et al. (2008b) which has been recently and successfully tested in a real ecological dataset in Blanchet et al. (2011). AEM decomposes the spatial relationships among sampling sites into eigenvectors like PCNM (see above) which, in the case of AEM, reflect directional variation at specific spatial scales. Herein are described the main steps of the procedure (for more details see Blanchet et al. 2008b): 1) the sites were linked through a connection diagram (Figs. II.1.1c, 1d, and 2a) derived from satellite images where hydrological information was extracted (Martinez and Le Toan 2007) and from the author's knowledge of the sampling area. Subsequently, a site-by-edges matrix based on the connection diagram was constructed. This sites-by-edge matrix is filled with 0's and 1's representing the absence or presence of connection between sites in the river network. A principal coordinate analysis (PCoA) was computed on the Euclidean distance matrix derived by the site-by-edges matrix which produces the new spatial variables (i.e. eigenvectors).

Since the number of eigenvectors generated by these analyses (i.e. PCNM and AEM) is large, one can reduce the number of variables by a forward selection (hereafter FS, see Fig. II.1.S1a) detailed in Blanchet et al. (2008a). Note that for the PCNM, Borcard & Legendre (2002) suggest to detrend data (i.e. extract the residuals values of the response variable in the case of a significant regression with the geographical coordinates), preliminarily to the selection of eigenvector by FS. In order to compare the spatial structure between the two seasons, selection of PCNM and AEM (as recommended by Blanchet et al. 2011 for the latter) were conducted in non-detrended data (matrix **F**). For both PCNM and AEM, Moran's *I* coefficient of spatial autocorrelation was computed to divide the set of spatial eigenvector generated in two groups, composed by the vectors displaying significant positive and negative autocorrelation. Both sets were tested using a Bonferroni correction to

assess their global significance. Then, if a set was significant, a FS (9999 random permutations with a cut-off alpha of 0.05) was computed with the matrix **F** to keep the spatial vectors significantly correlated.

In order to avoid collinearity of environmental variables that can lead to misestimate model parameters and R^2 of canonical analyses, a principal component analysis (PCA) was carried out for each sampling season, and the five first PC axes that explained for both seasons 90% of the variance were retained. The variance percentages and variable contributions to the axes are given in Table II.1.1. For each seasons, a FS was applied on the environmental PC axis to select the vectors (9999 random permutations with a cut-off alpha of 0.05) to be included 1) in a canonical redundancy analysis (RDA), 2) partial canonical redundancy analysis (pRDA) and 3) in a variation partitioning procedure (Blanchet et al. 2008b). RDA is a direct extension of the multiple regression analysis for the modelling of multivariate response data (i.e. a matrix of response variables and a matrix of environmental variables, Fig. II.1.S1b), whereas pRDA were used to estimate the single contribution of each selected PC axes with all other explanatory variables included as covariate. Variance partitioning led to split the variance of the response matrix into components explained solely by effects of environmental or spatial variables, components explained by combined effects of environmental and spatial variables, and finally unexplained components (Fig. II.1.S1c). PCNM and AEM vectors were included independently in the variation partitioning procedure (Borcard et al. 1992). Partitioning was carried out through a series of partial RDAs (Legendre and Legendre 1998).

Finally, the relative importance of spatially structured environmental variations and spatial effects alone on matrix **F**, at different scales, was assessed by building scale-specific additive spatial models (Laliberte et al. 2009). First, the matrix **F** was fitted against each

forward selected spatial eigenvectors (for PCNM and AEM), using RDA (Fig. II.1.S1d). Then, these fitted values were used in a variation partitioning procedure involving the forward selected environmental PC axes to estimate their relative importance at each specific scale. This procedure allowed analyzing the relative significance of spatially structured environmental components at the specific scales of PCNM and AEM variables independently of FA assemblages.

All the R^2 values provided by the analysis were adjusted to account for the number of sampling sites and explanatory variables, as unadjusted R^2 values are biased. All the statistical analyses conducted in this study were implemented within the R programming environment (R Development Core Team 2010) using the packages ‘vegan’ (Oksanen et al. 2010) for variation partitioning and PCNM, the package ‘packfor’ (Dray et al. 2009) for the FS of explanatory variables and the package ‘rdaTest’ for the RDA and pRDA (Legendre and Durand 2010). AEM were extracted using the AEM package (Blanchet 2010).

5 Results

5.1 Spatial distribution of FA variables

Figures II.1.1c and II.1.1d present a schematic map of the stations network in the study area, illustrating the decrease of connections between lakes and rivers during the falling water level (LW) compared to HW. AEM and PCNM spatial methods were then used for both seasons in order to report the prevalent spatial structure in these networks (Fig. II.1.2). Among the set of spatial eigenvectors produced by the AEM procedure (i.e. 20 and 16 for HW and LW seasons, respectively), only one was selected for each season by FS ($p < 0.001$). For both seasons, the selected eigenvectors illustrated discrimination between the Amazon River and lakes, which discrimination appears more contrasted during LW (Figs. II.1.2b, c). Among the spatial eigenvectors produced by the PCNM procedure (i.e. 12 for both seasons),

only one was selected during HW by FS ($p = 0.009$), whereas no eigenvector was significant for LW season ($p > 0.05$). This selected spatial eigenvector for HW described an upstream-downstream gradient on the basin (Fig. II.1.2a).

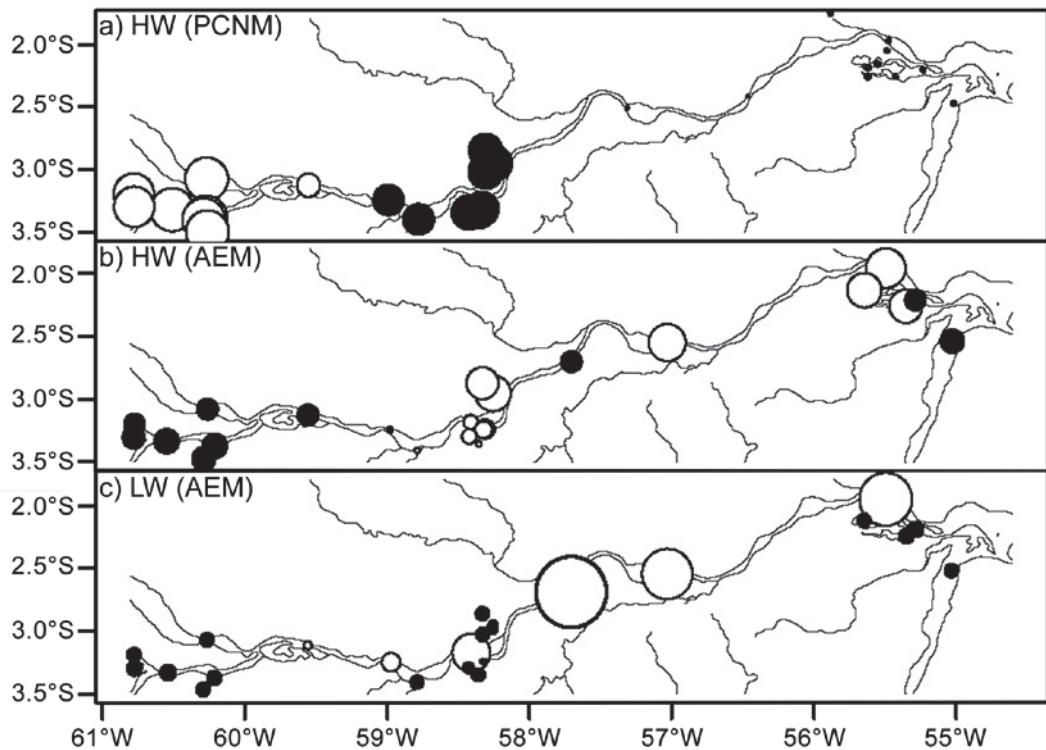


Fig. II.1.2. Maps of the PCNM and AEM eigenvector site scores for HW (a, b) LW (c) seasons (note that any LW PCNM were significant). The circles highlight the spatial structure extracted from the PCNM and the AEM analysis. Positive (closed circles) and negative (open circles) values are proportional in area to the absolute value.

Fig. II.1.2. Cartes des scores des vecteurs propres des PCNM et AEM pour HW (a, b) et LW (c) (noter que pour LW aucunes PCNM n'étaient significatives). Les cercles mettent en évidence la structure spatiale extraite des PCNM et AEM. Les valeurs positives (cercles noirs) et négatives (cercles blancs) sont proportionnelles en surface avec la valeur absolue.

5.2 Environmental contribution to FA variables

PCA output is summarized in Table II.1.1, which focuses on the correlation of each environmental variable to PC axes. For HW, three PC axes (PC3, PC2 and PC4) were selected by FS while five PC axes were retained for LW (Table II.1.2). In HW, PC3 (Chl a and Phe), PC2 (O_2 and pCO_2) and PC4 (turbidity) accounted together for 20% of variance explained by the environment (adjusted R^2 , RDA, $F = 3.298$, $p < 0.001$ see Table 2 for the contribution of each PC axes). The biplot of the RDA was less defined in HW (Fig. II.1.3) than in LW

(Fig. II.1.4). However, the three PC axes from HW appeared to be correlated with river stations (i.e. on the left-side of the biplot) and hence illustrates the turbid aspect of rivers (PC4) with high pCO₂ (PC2), as well as the weak concentration of Chl *a*, Phe (PC3), and O₂ (PC2). In addition, the PC axes of the RDA biplot from HW were correlated to FA assemblages related to bacteria, detrital material, and vascular plants mainly composed of 15:0anteiso, 15:0, 16:0iso, 16:1ω9, 18:0, 18:1ω9, 24:0, 25:0 and 26:0. The left-side of the biplot was correlated to mono (MUFA) and polyunsaturated FA (PUFA) 16:1ω7, 18:2ω6, 18:3ω3, 18:4ω3, 20:4ω6, 20:5ω3, 22:4ω6, 22:5ω3 and 22:6ω3 which can suggest a fresher OM such as from phytoplankton or macrophytes.

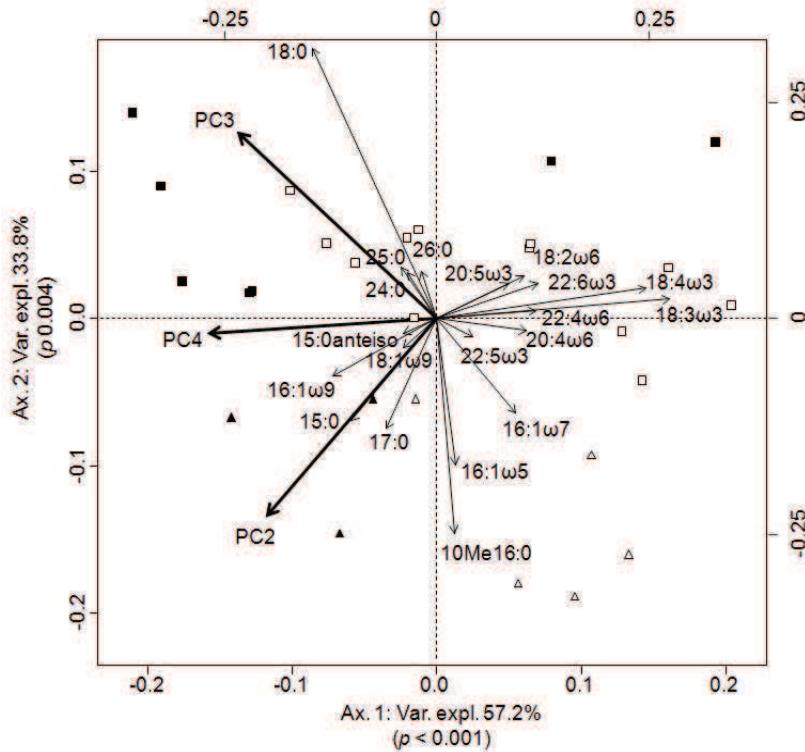


Fig. II.1.3. Biplot of the canonical redundancy analyses between the FAs composition per site and the environmental variables for the HW season. The FAs most correlated to the first two canonical axes are shown for an easy-reading of the figure. Downstream (triangles) and upstream (squares) stations are according to PCNM map (Fig. II.1.2a). Várzea (white), rivers (black).

Fig. II.1.3. Biplot de l'analyse canonique des redondances entre les compositions en AG par site et les variables environnementales en HW. Seul les AG les plus corrélés aux deux premiers axes canoniques sont montrés pour faciliter la lecture de la figure. Les stations en amont (triangles) et en aval (carrés) correspondent à la carte de PCNM (Fig. II.1.2a). Várzea (blancs), rivières (noirs).

Table II.1.1. Correlation matrix from the PCA of the environmental variables for HW and LW seasons. Values in brackets are the variance explained (eigenvalues) per each PCA axis. Values in italic $r > 0.4$ or $r < -0.4$ (modest correlation, $0.001 > p > 0.05$) and in bold $r > 0.7$ or $r < -0.7$ (strong correlation, $p < 0.001$).

Tableau II.1.1. Matrice de corrélation des PCA sur les variables environnementales pour HW et LW. Les valeurs entre parenthèse correspondent à la variance expliquée (valeur propre) pour chaque axe de PCA. Les valeurs en italique $r > 0,4$ ou $r < -0,4$ (corrélation modérée, $0,001 > p > 0,05$) et en gras $r > 0,7$ ou $r < -0,7$ (forte corrélation, $p < 0,001$).

	HW					LW				
	PCA1 (34.01)	PCA2 (26.74)	PCA3 (22.07)	PCA4 (8.63)	PCA5 (5.71)	PCA1 (38.24)	PCA2 (26.68)	PCA3 (17.67)	PCA4 (7.85)	PCA5 (5.19)
	conductivity	-0,87	0,34	-0,19	0	-0,17	-0,61	0,4	-0,67	0
pH	-0,88	-0,21	-0,29	-0,18	-0,09	-0,93	-0,03	0,08	0,09	0,07
turbidity	<i>-0,48</i>	-0,18	0,37	0,76	-0,12	<i>-0,48</i>	<i>-0,49</i>	-0,32	<i>-0,57</i>	0,30
O ₂	-0,01	-0,96	0,07	-0,16	-0,11	-0,74	-0,12	0,47	0,38	0,13
CO ₂	0,18	0,90	-0,24	0,11	0,24	0,89	-0,01	-0,39	0,10	-0,10
TA	-0,86	0,36	-0,29	-0,12	-0,07	<i>-0,63</i>	0,39	-0,61	0,19	-0,14
Chl <i>a</i>	0,29	-0,25	-0,90	0,05	-0,1	-0,32	-0,88	-0,02	0,12	-0,20
Phe	0,34	-0,15	-0,85	0,32	-0,07	-0,05	-0,90	-0,15	0	-0,31
DOC	<i>0,56</i>	0,52	0,19	-0,08	-0,61	0,39	-0,48	-0,51	0,41	0,42

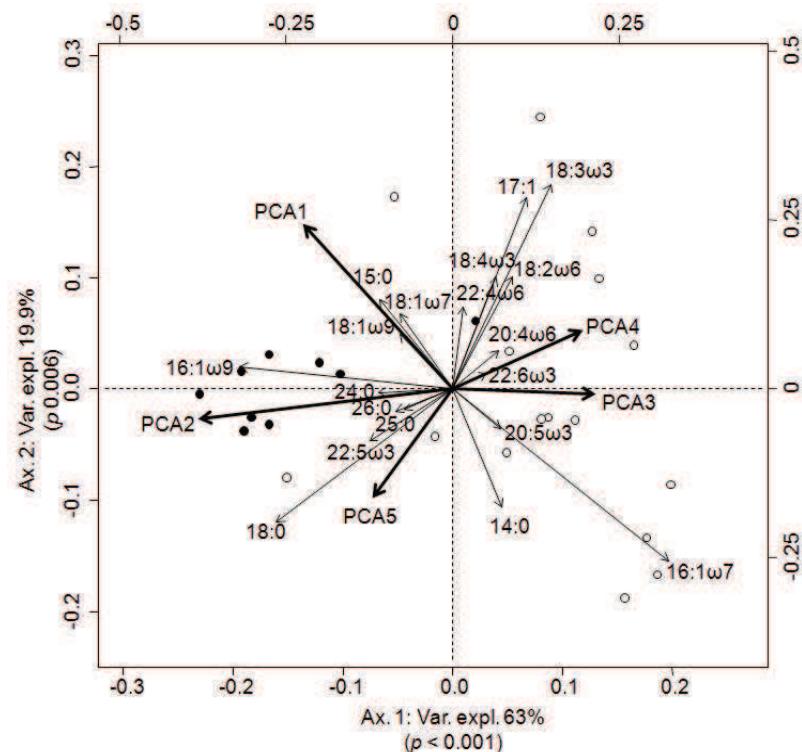


Fig. II.1.4. Biplot of the canonical redundancy analyses between the FAs composition per site and the environmental variables for the LW season. The FAs most correlated to the first two canonical axes are shown for an easy-reading of the figure. Várzea (white), rivers (black).

Fig. II.1.4. Biplot de l'analyse canonique des redondances entre les compositions en AG par site et les variables environnementales en LW. Seul les AG les plus corrélés aux deux premiers axes canoniques sont montrés pour faciliter la lecture de la figure. Várzea (blancs), rivières (noirs).

Table II.1.2. Results of the partial canonical redundancy analysis (pRDA). *P-values* are tested with 9999 permutations tests. *P-values* * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001. Semi-partial R² are given.

Tableau II.1.2. Résultats de l'analyse canonique des redondances partielle (pRDA). Les *p-values* sont testées avec 9999 permutations. *P-values* * < 0,05, ** < 0,01, *** < 0,001. Les R² semi-partiels sont indiqués.

	PC axes	F-ratio	<i>P</i> -values	R ² (%)
HW season	PC3	3.50	0.008**	10.73
	PC2	3.17	0.003**	9.93
	PC4	2.88	0.012*	8.83
LW season	PC2	5.47	<0.001***	15.14
	PC1	3.51	0.006**	10.86
	PC4	2.10	0.053	7.82
	PC3	2.14	0.031*	6.31
	PC5	2.14	0.034*	6.03

In LW, the PC2 axis had a main contribution of Chl *a* and Phe (Table II.1.1), which with the PC1 (pH, O₂ and pCO₂), PC3 (mainly conductivity), PC4 (mainly turbidity) and PC5 (mainly DOC) accounted together for 32% of variance explained by the environment (adjusted R², RDA, F = 3.207, *p* < 0.001 see Table II.1.2 for the contribution of each PC axes). The biplot of the RDA highlighted discrimination between the Amazon River and lakes (Fig. II.1.4). The PC2 and PC1 were correlated to the Amazon River (Fig. II.1.4, left-side of the RDA biplot) meaning that the latter was related to high pCO₂ and low Chl *a*, Phe, and O₂, conversely to the lakes (Fig. II.1.4, right-side of the RDA biplot). In addition, lakes were correlated to FA assemblages 16:1ω7, 18:2ω6, 18:3ω3, 20:4ω6 and 22:6ω3 usually found in primary producers as microalgae and C₃ or C₄ plants.

5.3 Variation partitioning

Variation partitioning revealed that during HW, 27% of the FA variance among SPOM samples was explained by environmental variables and spatial structures from the AEM and PCNM models, in which 12% were explained exclusively by environmental variables, 5% by the spatial structure found with the AEM, 8% by the combined effect of the environmental variables and space, and 2% of variance shared between AEM and PCNM

eigenvectors (Fig. II.1.5a). In LW, 34% of the FA variability of SPOM sampled was explained by environmental variables and spatial structure from the AEM model. These 34% were divided into 19% of exclusively environmental variables, 2% from the spatial structure given by the AEM, and 13% by the combination of environmental variables spatially structured (Fig. II.1.5b).

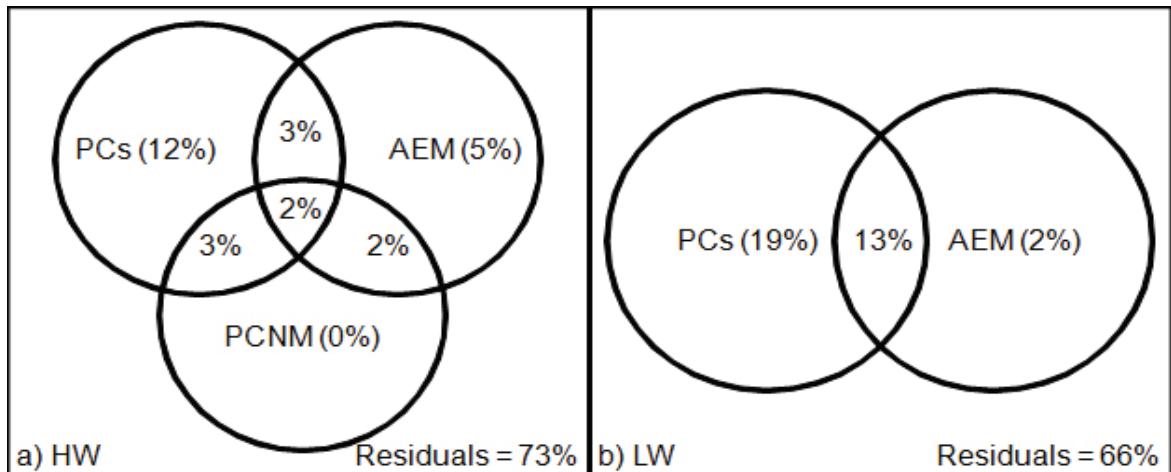


Fig. II.1.5. Venn diagram showing the results of the variation partitioning procedure carried out on the forward selected environmental (PCs) and spatial variables (PCNM and AEM eigenvectors for HW and AEM for LW).

Fig. II.1.5. Diagramme de Venn indiquant les résultats du partitionnement de la variance effectué sur les variables environnementales (PCs) et spatiales (vecteurs propres de la PCNM et AEM pour HW, et de l'AEM pour LW) sélectionnées par FS.

The specific additive model applied for both seasons allowed dissecting the variance explained by environmental variables for each spatial structure independently. For HW, the additive model showed the null contribution of O₂ and pCO₂ (PC2) for the AEM spatial structure (Fig. II.1.6a) as well as the weak contribution of the Chl *a*, Phe (PC3) and turbidity (PC4). In the opposite, for the PCNM spatial structure (Fig. II.1.6b), O₂ and pCO₂ contributed to 21% of the variance (PC2), Chl *a* and Phe for 13% (PC3), and the null contribution of turbidity (PC4). For LW, Chl *a* and Phe (PC2) mainly accounted for 38% of the variance for the AEM spatial structure (Fig. II.1.6c). It should be noticed that negative effects were observed for some variables and intersections which indicates synergistic effects, meaning

that the variables together explained the variables response better than the sum of the individual effects (Legendre and Legendre 1998).

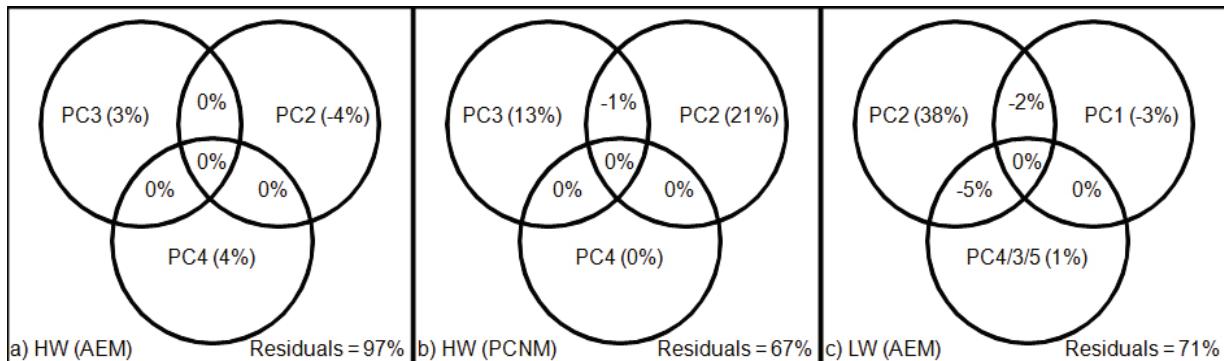


Fig. II.I.6. Venn diagrams showing the results of the variation partitioning carried out on the environmental variables. a) AEM eigenvector for HW, b) PCNM eigenvector for HW and c) AEM eigenvector for LW.

Fig. II.1.6. Diagramme de Venn indiquant les résultats du partitionnement de la variance effectué sur les variables environnementales. a) Vecteurs propres de l'AEM pour HW, b) Vecteurs propres de la PCNM pour HW et c) Vecteurs propres de l'AEM pour LW.

6 Discussion

FAs are generally used at small spatial and temporal scales as they are difficult to interpret as qualitative markers (Canuel 2001, Xu and Jaffe 2007, Waterson and Canuel 2008). However, FAs are known to be adequate qualitative markers of OM in aquatic environment where sources are well defined, as it has been demonstrated in the Amazon basin (for a first attempt, Mortillaro et al. 2011). There, for the first time, FAs were implemented to explain spatial and seasonal patterns of SPOM in such a complex aquatic system and at this geographical scale (800 km).

6.1 SPOM quality and distribution

The RDA analysis (Figs. II.1.3 and II.1.4) indicated that during both seasons, saturated (SFAs, 15:0 and 18:0) and long chain FAs (LCFAs, 24:0, 25:0 and 26:0) were positively correlated with pCO₂ and turbidity in the river (Figs. II.1.3 and II.1.4, Table II.1.1). Higher proportions of these FAs can depict the degraded status of OM. Indeed, unsaturated FAs, such

as MUFA and PUFA, are rapidly degraded in aquatic ecosystems (Saliot et al. 2001, Meyers 2003), whereas SFAs and LCFAs are more resistant to degradation than short chain moieties (Meyers and Eadie 1993). Thus, FA compositions of OM indicate its degradation status in the Amazon River, as it was also reported by Aufdenkampe et al. (2007), who used elemental (%OC, %N, C/N), isotopic (^{13}C , ^{15}N), hydrolysable amino acid and lignin phenol signatures, and by Hedges et al. (1994), who used carbohydrates and amino acids, to assess the quality of OM. From the present results, however, it is still unclear how CO_2 degassing may be fuelled by such degraded OM, which has been estimated to be 80 % from terrestrial origin in the Amazon River (Richey et al. 2002).

Contrastingly, SPOM from floodplains was characterized in both seasons by FAs such as 16:1 ω 7 and 18:2 ω 6 + 18:3 ω 3 (RDA, Figs. II.1.3 and II.1.4), markers of cyanobacteria and aquatic plants, respectively (Mortillaro et al. 2011). Correlation between these FAs and high concentrations of O_2 , Chl a and Phe (Figs. II.1.3 and II.1.4, Table II.1.1) confirms the occurrence of the primary production in Várzea, especially during HW, when conditions for phytoplankton growth are less suitable due to the periodic flood of turbid water from the mainstem (Huszar and Reynolds 1997). Therefore, as indicated by the rapid degradation of unsaturated FA, the correlation between high concentrations of these FAs, O_2 , Chl a and Phe suggest that cyanobacteria and aquatic plants supplies autochthonous OM in Várzea.

For HW, the single significant AEM eigenvector allowed to distinguish Várzea sites from the Amazon River (Fig. II.1.2b). This eigenvector is weakly responding to environmental variables (Fig. 6a). Also, an upstream-downstream gradient in FA compositions of SPOM, generated by PCNM analysis, was recorded during HW (Fig. II.1.2a). The PCNM structure was correlated to pCO_2 , O_2 , Chl a and Phe concentrations (i.e. upstream, PCs 2 and 3, Figs. II.1.3 and II.1.6b). This correlation of the PCNM structure to

environmental variables, suggests that despite the seasonal flood of the Amazon River, spatial distribution and quality of SPOM during HW were not uniform. Such an organic gradient was previously observed on several size fractions of OM (Hedges et al. 2000), with an increasing degradation status of OM downstream.

During LW, only the eigenvector displayed by the AEM analysis was significant. The specific additive model indicated that Chl *a* and Phe (38%, Fig. II.1.6c) were the main contributors to this eigenvector. This AEM eigenvector and the Chl *a* and Phe variables suggest therefore that during LW, primary production from the Várzea (Mortillaro et al. 2011) had a predominant impact in structuring the SPOM distribution of this large-river ecosystem.

6.2 SPOM transfer and validation of aquatic ecology concepts

The RPM concept has been tested for the first time in a constricted region of the Ohio River (Thorp et al. 1998). This concept stresses the influence of autochthonous production and direct organic inputs from riparian zones into large rivers (Thorp and Delong 1994). In the Amazon River, OM was mainly correlated to allochthonous detritic FAs (Figs. II.1.3 and II.1.4). Thus, the deficiency of autochthonous productions in both seasons was seemingly confirmed in the mainstem (Mortillaro et al. 2011) and was due to convergent effects of a shallow euphotic depth, deep water column and intense vertical mixing (Sioli 1984). Therefore, the absence of autochthonous production in the rivers leaves the RPM concept unverified.

The RCC concept postulates that river networks are longitudinally linked systems in which downstream biotic assemblages and processes are linked to those of upstream parts (Vannote et al. 1980). During HW, spatial structure from the AEM and the PCNM eigenvectors, highlighted the segregation between the Amazon River and lakes (AEM and

RDA, Figs. II.1.2b and II.1.3) as well as an upstream-downstream gradient (PCNM and RDA, Figs. II.1.2a and II.1.3). Thus, upstream stations were correlated to MUFA and PUFA, which suggest that OM in these stations was more labile than downstream, also evidenced by Chl *a*, Phe and O₂ (i.e. PCs 2 and 3, Fig. II.1.3). This gradual change in OM composition could be related to decrease of forested surface cover from upstream to downstream (2003). Also, downstream decline of OM lability in the Amazon River can be attributed in such an ecosystem, to alternate storage and retention phases in floodplains depending on the geomorphology of the basin (Battin et al. 2009).

In river-floodplain systems such as the Amazon, the RCC must be combined with the FPC (Junk et al. 1989) to account for the lateral dimension including the Várzea. Indeed, these floodplains are dependent upon water exchanges with the Amazon River, which varies according to water level (Mertes et al. 1995, Bourgoin et al. 2007, Bonnet et al. 2008). During LW, when floodplains are less connected to the Amazon mainstem (Bourgoin et al. 2007, Bonnet et al. 2008), high concentrations of 16:1ω7, 18:2ω6 and 18:3ω3 were recorded in the Várzea as well as high values of Chl *a*, Phe and O₂. These high concentrations explain spatial discrimination between Várzea and the Amazon River at this season (AEM, Fig. II.1.2c), where a longitudinal gradient was absent (no eigenvectors found in the PCNM, nor displayed by the AEM). Maximum phytoplankton density was previously recorded during an isolation phase, which corresponds to our LW period (Hamilton and Lewis 1987, Phlips et al. 2008). This maximum density was related to the availability of nutrients, from the flood of the Amazon River three months earlier (Furch and Junk 1993), but also from an increase of nutrient availability due to bottom sediments resuspension which occurs in Várzea during the isolation phase (Moreira-Turcq et al. 2004, Bourgoin et al. 2007). Indeed, high nutrients concentration promotes phytoplankton production (Setaro and Melack 1984), particularly

cyanobacteria which may have a competing advantage to migrate depending on light availability (Humphries and Lyne 1988, Agusti and Phlips 1992). These issues, combined with competition and predation on phytoplankton, are the main drivers of the dynamics of these microorganisms in tropical floodplains (Hamilton and Lewis 1987, Phlips et al. 2008). Therefore, according to the flood pulse concept, high loads of nutrients and sediments into the Várzea, leads to the observed autochthonous primary production in this aquatic ecosystem during the isolation phase.

The OM characterization within the complex river-floodplain system remains a critical challenge for ecologists. OM indeed, plays a key role in the Amazonian ecosystem, by structuring the food web (Oliveira et al. 2006) and by contributing to the carbon budget of the River (Mayorga et al. 2005). The present study brought new insights on how 1) OM is spatially and seasonally structured, 2) Várzea is a hotspot of production during LW and consequently as a potential source of fresh SPOM for the all system, and 3) seasonal water movements is a way to redistribute this fresh SPOM in the hydrologic network *via* the transfer to the river mainstem. We concomitantly confirmed that FAs are adequate markers of the SPOM in this remarkable hydrodynamic environment. Nevertheless, still a large percentage of the FA variance in the SPOM composition remains unexplained. This could be resolved in future works by including potential relevant variables. For instance, descriptors of the basin geomorphology are known to influence hydrodynamics (Mertes et al. 1995), which in turn impact spatial composition of the SPOM. Also, current velocity is likely to influence the distribution of SPOM which is transported over long distances in the Amazon River (Whitton 1975, Sioli 1984).

7 Acknowledgments

This research is a contribution to the CARBAMA project, supported by the ANR (French National Agency for Research), and conducted within an international cooperation agreement between the CNPq (National Council for Scientific and Technological Development – Brazil) and the IRD (Institute for Research and Development – France). We would like to thank all participants of CARBAMA, and particularly Pr. Marc Benedetti and Dr. Felipe Artigas, who provided DOC, Chlorophyll *a* and pheopigments data.

PARTIE 2 :

Hétérogénéité spatiale et saisonnière dans les plaines

d'inondation du fleuve d'Amazone (Brésil) :

Caractérisation biochimique de la qualité de la matière

organique

Spatial and seasonal heterogeneity in organic matter composition in floodplains of the Amazon River (Brazil) from a dual ($\delta^{13}\text{C}$; $\delta^{15}\text{N}$) natural stable isotopes,
Chl α and fatty acids analysis

J. M. Mortillaro, G. Abril, R. L. Sobrinho, L. F. Artigas, H. Rybarczyk and

T. Meziane

1 Contexte général et résumé

La matière organique (MO) dans le bassin Amazonien, a été décrite dans les chapitres précédents avec une prédominance du phytoplancton et des macrophytes aquatiques dans les plaines d'inondations (Várzea). Toutefois, un gradient spatial a également été mis en évidence avec une opposition entre le fleuve et les Várzea ainsi qu'un gradient amont-aval sur l'ensemble de la zone d'étude.

Des différences spatiales et saisonnières sur l'hydrologie des Várzea peuvent être influencées par la topographie, les sols et la végétation (Mertes et al. 1995). L'hydrologie, la géomorphologie et la végétation peuvent également influencer la biogéochimie des plaines d'inondations et la qualité de la MO (Wetzel 2001). Dans le bassin Amazonien, la composition en eau des Várzea a pour origine différentes sources qui incluent le fleuve, les pluies locales, les eaux souterraines et le ruissellement depuis le bassin versant. Par conséquent, le bassin versant peut avoir une influence sur les concentrations en nutriments dans les Várzea (Forsberg et al. 1988). De plus, le long du fleuve Amazone la végétation en amont est caractérisée par un paysage dominé par la forêt inondée alors qu'en aval, les macrophytes flottantes prédominent (Hess et al. 2003). Dans ce contexte, le but de cette étude est de caractériser l'influence de la morphologie et de la végétation des Várzea sur la qualité de la MO pendant un cycle hydrologique.

Pour ce faire, la composition en acides gras (AG), signatures isotopique ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) et concentration en chlorophylle *a* (Chl *a*) de la matière organique particulière (SPOM), a été analysé dans les Várzea le long d'un gradient amont-aval du bassin central de l'Amazone (Brésil). Une variation saisonnière a été mise en évidence sur l'ensemble du bassin, avec de plus fortes concentrations en Chl *a* et ΣFA mesurées pendant la descente des eaux (FW) et les

basses eaux (LW). Ceci suggère que la production de phytoplancton dans ces Várzea est stimulée au début de la phase d'isolation, lorsque les transferts d'eau et de sédiments du fleuve vers les Várzea s'amenuisent, conduisant à une forte accumulation de biomasse. Pendant cette phase de décrue, une hétérogénéité spatiale a été mise en évidence, avec en aval de plus fortes concentrations en Chl α et AG dans la SPOM, ainsi qu'un gradient en $\delta^{15}\text{N}$ avec des valeurs plus appauvries en aval qu'en amont. La production de phytoplancton a pu être affectée par des concentrations en nutriments dépendantes de la morphologie des Várzea (Forsberg et al. 1988). Cependant, à cette saison où la turbidité est importante du fait de la remise en suspension des sédiments (Moreira-Turcq et al. 2004, Bourgoin et al. 2007), cette production phytoplanctonique est prédominée par des cyanobactéries, dont la capacité à migrer dans la colonne d'eau et à se développer dans des conditions eutrophiques (Dokulil and Teubner 2000), leurs confèrent des avantages compétitifs. Un gradient spatial des AG marqueurs de macrophytes (18:2 ω 6 et 18:3 ω 3) a également été mis en évidence, avec de plus fortes concentrations dans les Várzea en aval. Ce gradient, avec un enrichissement à Curuaï de la signature en $\delta^{13}\text{C}$ de la SPOM, pourrait résulter du changement de distribution de la végétation, où l'environnement en aval est dominé par des Poacées tel que *Paspalum repens* qui utilisent une voie de photosynthèse de type C₄ et dont la signature isotopique en $\delta^{13}\text{C}$ est plus enrichie.

Article 3: Spatial and seasonal heterogeneity in organic matter composition in floodplains of the Amazon River (Brazil) from a dual ($\delta^{13}\text{C}$; $\delta^{15}\text{N}$) natural stable isotopes, Chl a and fatty acid analysis

J. M. Mortillaro, G. Abril, R. L. Sobrinho, L. F. Artigas, H. Rybarczyk, T. Meziane

2 Abstract

Fatty acid (FA) compositions, stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) signatures and chlorophyll a (Chl a) concentrations of suspended particulate organic matter (SPOM), were gathered from floodplain lakes along an upstream-downstream gradient of the central Brazilian Amazon basin, over the local hydrological cycle. The seasonal variation was evidenced throughout the basin with the highest Chl a and ΣFA concentrations measured during falling water (FW) and low water (LW) seasons. These Chl a and ΣFA concentrations suggests that phytoplankton production in the lakes was stimulated at the beginning of the isolation phase leading to the accumulation of high phytoplankton biomass. During FW and LW seasons, spatial heterogeneities were highlighted, with the highest Chl a (66.7 ± 10.7 and $47.2 \pm 29.5 \mu\text{g l}^{-1}$ in FW and LW, respectively) and FA concentrations in SPOM downstream, also characterized by a gradient in $\delta^{15}\text{N}$ with more depleted values downstream than upstream. In the studied floodplains, phytoplankton production may have been affected by nutrient concentrations, which were controlled by the landscape and hydrology of the lakes, and particularly, by the ability of cyanobacteria to grow under eutrophic conditions. A spatial gradient in aquatic macrophytes FA markers (18:2 ω 6 and 18:3 ω 3) also identified, with the highest concentrations at downstream lakes. This gradient, with the largest $\delta^{13}\text{C}$ enrichment of SPOM found in Curuaí, may result from a change in vegetation distribution, with downstream landscapes dominated by herbaceous vegetation such as *Paspalum repens*, and upstream landscapes characterized by flooded forests.

3 Introduction

Within the Amazonian basin, floodplains (referred to as "Várzea") cover about 350.000 km² (Melack and Hess 2010) and oscillate between aquatic and terrestrial phases. Annual inundation of the Várzea depends on rainfall, flooding of local tributaries, groundwater, or exchange with the main channel (Richey et al. 1989), which in turn modulates organic matter (OM) production and transfer in the Amazon River ecosystem (Mortillaro et al. 2011, Submitted).

The Amazon River accounts for the largest river system on earth (Goulding et al. 2003), where organic carbon (OC) dynamics is partly explained by several aquatic ecology concepts (Mortillaro et al. Submitted), such as the river continuum (Vannote et al. 1980) and the flood pulse concepts (Junk et al. 1989). In this large scale ecosystem, local variability in organic matter (OM) composition may have ecological implications affecting phytoplankton production and fate within food webs (Affonso et al. 2011).

Spatial and temporal patterns of hydrology are influenced by the topography, soils and vegetation cover of the floodplains (Mertes et al. 1995). Hydrology, geomorphology and vegetation composition may also influence the biogeochemistry of wetland environments and impact the OM quality (Wetzel 2001). Indeed, in the Amazon Basin, the water mixture between river and local water depends on the ratio of upland basin area to lake area (BA:LA), and therefore, partly controls the nutrient concentrations in the floodplains (Forsberg et al. 1988). Moreover, along the Amazon River, the vegetation cover type upstream is characterized as a flooded forest dominated landscape; whereas downstream, herbaceous macrophytes are the most dominant plants (Hess et al. 2003).

A number of bulk parameters and molecular markers are available for the evaluation of OM quality in freshwater ecosystems such as the Amazon Basin. These include $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ natural stable isotope signatures (Martinelli et al. 1991, Hedges et al. 1994, Bernardes et al. 2004), fatty acids (FA, Saliot et al. 2001, Mortillaro et al. 2011), and chlorophyll *a* (Chl *a*, Saliot et al. 2001, Mortillaro et al. Submitted). These markers were used to characterize and identify sources, sinks and changes in OM composition along the central Brazilian Amazon basin (Mortillaro et al. 2011, Mortillaro et al. Submitted)

With the use of bulk compositions ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$), FAs and Chl *a* concentrations of suspended particulate organic matter (SPOM), the aim of this paper was to examine the interaction of hydrology and geomorphology on the organic matter composition in the Amazon River Várzea.

4 Material and methods

4.1 Study area

Samples were collected in the Brazilian Amazon floodplains, on a ca. 800 km transect from Manacapuru on the Solimões River, to Santarém at the mouth of the Tapajós River. Five Várzea were selected from upstream to downstream: Cabaliana, Janauacá, Miratuba, Canaçari and Curuaí (Fig. II.2.1). These Várzea were followed over the hydrological cycle (Fig. II.2.2) and samples collected in June 2009 during the high water season (HW); in September 2010 during the falling water season (FW); in October 2009 one month before the lowest water stage (LW); in January 2011 during the rising water season (RW).

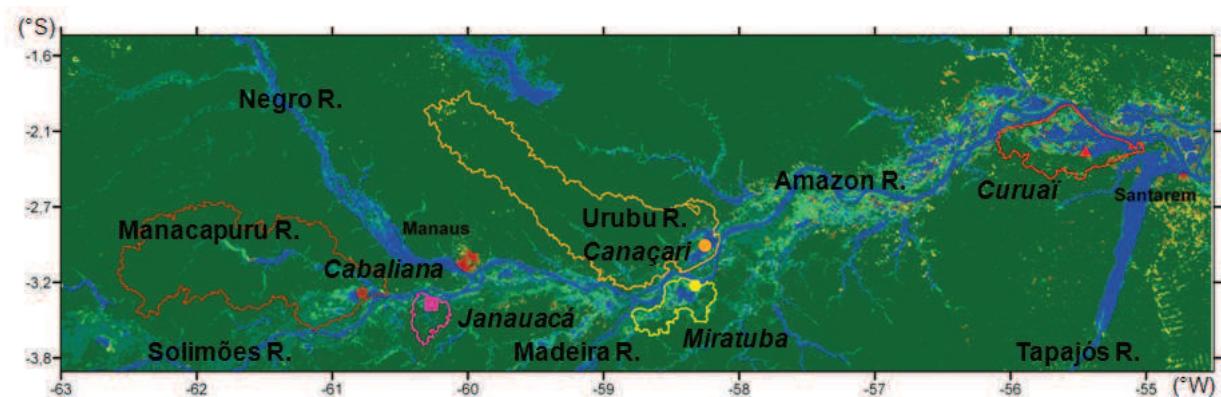


Fig. II.2.1. Distribution of sampling sites on the Amazonian Basin (Brazil). Colored lines delineate the upland basin area (Table II.2.1) of each Várzea in italic. © ESA 2010 and UCLouvain.

Fig. II.2.1. Répartition des sites d'échantillonnages sur le bassin Amazonien (Brésil). Les lignes en couleur délimitent le bassin versant (Tableau II.2.1) de chaque Várzea en italique. © ESA 2010 and UCLouvain.

4.2 Sample preparation and collection

Part of the FAs data used in this study were sampled along the Amazon River and Várzea in 2009 (Mortillaro et al. 2011). Briefly, three replicates of SPOM were collected from each Várzea station with a Niskin bottle at one meter depth and up to one liter filtered immediately through pre-combusted (450 °C, 12 hours) glass fiber filters (Whatman GF/F, 47 mm diam.) using a vacuum system under low pressure. SPOM samples were also collected in Manacapurú, Solimões, Negro, Amazon, Madeira and Urubú rivers to characterize the natural isotopic composition of tributaries.

Table II.2.1. Respective sizes of upland basin (BA) and maximum floodable area (LA) of each Várzea from GlobCover ESA 2009

Table II.2.1. Tailles respective des basins versant (BA) et surfaces maximums inondées (LA) de chaque Várzea depuis GlobCover ESA 2009

Várzea	Upland basin area (BA, km ²)	Max. floodable area (LA, km ²)	BA:LA ratio
Cabaliana	12853.2	550.0	23.4
Janauacá	663.8	180.0	3.7
Canaçari	12194.9	480.0	25.4
Miratuba	1212.6	400.0	3.0
Curuáï	1287.5	2500.0	0.5

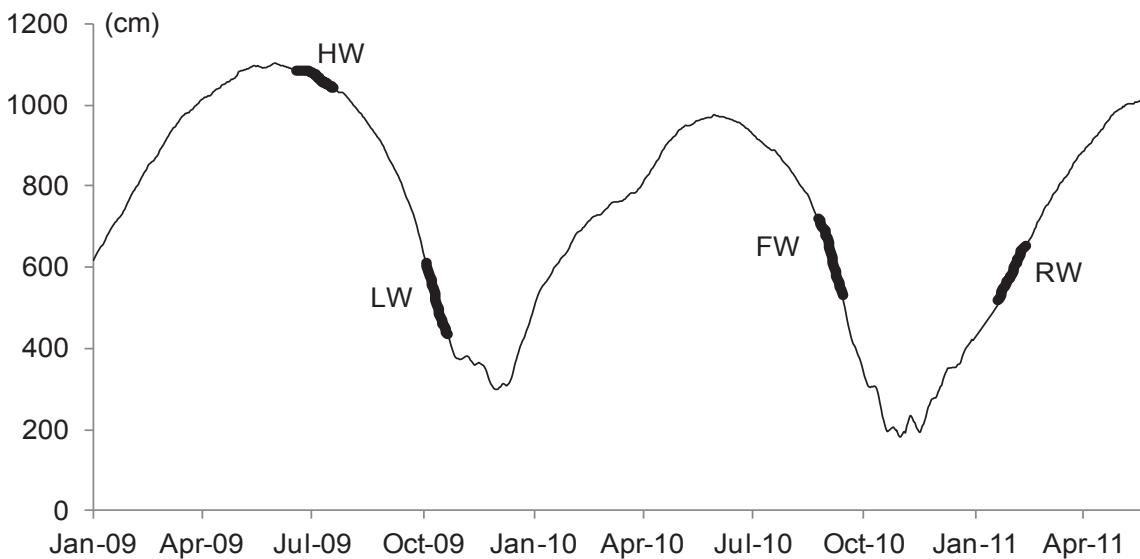


Fig. II.2.2. Variations in water level (cm above sea level) at Óbidos which is the last gauging station in the Amazon River. The bold bars indicate the sampling periods.

Fig. II.2.2. Variations du niveau d'eau (en cm au dessus du niveau de la mer) à Óbidos qui est la dernière station de mesure sur le fleuve Amazone. Les zones en gras indiquent les périodes d'échantillonnage.

During each cruise, Chl *a* ($\mu\text{g l}^{-1}$) measures were also realized on GF/F filters, according to the method described by Parsons *et al.* (1984); 90% acetone extraction, centrifugation and fluorescence measurements before and after acidification on a 10-AU Turner Fluorometer. All samples were frozen (-20 °C) on the research vessel and transported frozen to France for lipid analysis, natural stable isotope signatures and Chl *a* concentrations of SPOM.

4.3 Data analysis

The PRIMER 5 software was used for multivariate analysis (Clarke 1993). The data matrices (% of total fatty acids) were used to create triangular similarity matrices, based on the Bray-Curtis similarity coefficient. All FAs were used in these analyses and no transformation was performed on the data. Differences in FA compositions among factors were tested using separate one-way analysis of similarity (ANOSIM). The statistics were computed after 5,000 permutations. The factors used for the analysis of SPOM samples were

the season (4 levels: HW, FW, LW and RW) and the Várzea (5 levels: Cabaliana, Janauacá, Miratuba, Canaçarí and Curuaí). When differences in FA compositions were detected, the similarity of percentages (SIMPER) test, a module of PRIMER 5, was used to establish which FA affected the observed differences between two sets of data. Temporal variation in FA compositions of SPOM was displayed separately for each area using non-metric multidimensional scaling (nMDS) plots based also on the Bray-Curtis similarity measures.

Differences in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ stable isotopes signatures and Chl α concentrations among seasons and Várzea were tested using non parametric Kruskal-Wallis (KW) one-way analysis of variance without transformation. Mann-Whitney-Wilcoxon (MWW) non-parametric Post-hoc tests were then used to analyze the difference between two independent groups. For all the tests, the probability α was set at 0.05. The KW and MWW statistical analyses performed in this study were implemented within the R programming environment (R Development Core Team 2010).

5 Results

5.1 Tributaries

The Manacapuru and Urubú rivers were the most depleted in $\delta^{13}\text{C}$ signatures (down to $-38\text{\textperthousand}$ and $-35\text{\textperthousand}$, respectively). This was followed by the Negro ($-32.5 \pm 0.3\text{\textperthousand}$), the Solimões ($-30.9 \pm 0.4\text{\textperthousand}$), the Amazon ($-30.8 \pm 0.5\text{\textperthousand}$) and the Madeira ($-29.8 \pm 0.9\text{\textperthousand}$) rivers (Fig. II.2.3). $\delta^{15}\text{N}$ signatures of all rivers ranged from 4 to 5\textperthousand , where the Solimões exhibited the largest standard deviation ($4.0 \pm 2.1\text{\textperthousand}$, Fig. II.2.3).

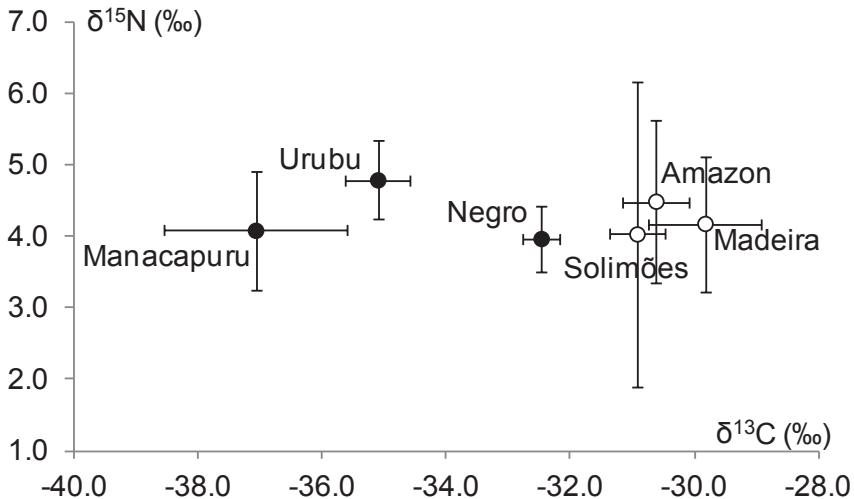


Fig. II.2.3. $\delta^{13}\text{C}$ (‰) and $\delta^{15}\text{N}$ (‰) biplot of SPOM in rivers. White circles are for rivers of white water and black circles for rivers of black water.

Fig. II.2.3. Biplot du $\delta^{13}\text{C}$ (‰) et $\delta^{15}\text{N}$ (‰) de la SPOM dans les rivières. Les cercles blancs sont pour les rivières d'eau blanche et les cercles noirs pour les rivières d'eau noires.

5.2 Spatial gradient

During HW and RW, the differences in SPOM $\delta^{13}\text{C}$ between Várzea on the upstream-downstream gradient were weak, ranging between -35.2‰ and -29.5‰ during HW and -36.2‰ and -28.9‰ during RW (Table II.2.2, Fig. II.2.4). However, the bracket of variation between Várzea during FW (-37.5‰ to -20.3‰) and LW (-34.8‰ to -25.5‰) were greater (Table II.2.2, Fig. II.2.4), with enriched stations downstream (Curuaí, $-21.6 \pm 1.9\text{‰}$ and $-25.7 \pm 0.2\text{‰}$, during FW and LW respectively, Fig. II.2.4) compared to upstream (Cabaliana, $-36.8 \pm 0.2\text{‰}$ and $-34.7 \pm 0.1\text{‰}$, during FW and LW respectively, Fig. II.2.4). Despite the $\delta^{13}\text{C}$ spatial variability being weaker during HW and RW, significant differences were recorded between Várzea (Table II.2.2), particularly between Curuaí and upstream stations. Spatial variability in SPOM $\delta^{15}\text{N}$ signatures was also observed during HW, FW and LW (KW, $p < 0.01$ for each), such as a significant enrichment registered during HW between upstream (Cabaliana, $3.9 \pm 0.6\text{‰}$, Table II.2.2, Fig. II.2.4) and downstream stations (Curuaí, $5.1 \pm 0.5\text{‰}$, Table II.2.2, Fig. II.2.4). On the other hand, the main differences in $\delta^{15}\text{N}$ during LW resulted in an enrichment from Janauacá to both Miratuba and Canaçari (MWW,

$p = 0.009$ for both, Fig. II.2.4). However, significant $\delta^{15}\text{N}$ depletion was recorded from upstream to downstream during FW (from $2.8 \pm 1\text{\textperthousand}$ to $0.9 \pm 0.3\text{\textperthousand}$, at Cabaliana and Curuaï respectively, Table II.2.2, Fig. II.2.4), and no differences between stations were measured during RW (KW, $p = 0.40$, Fig. II.2.4).

Table II.2.2. Results of KW and MWW Post-hoc test comparing $\delta^{13}\text{C}$ (\textperthousand) and $\delta^{15}\text{N}$ (\textperthousand) signature of SPOM in Várzea for each season.

Tableau II.2.2. Résultats des tests KW et des MWW *a posteriori* comparant la signature du $\delta^{13}\text{C}$ (\textperthousand) et $\delta^{15}\text{N}$ (\textperthousand) de la SPOM dans les Várzea à chaque saison.

	HW		FW		LW		RW	
	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
KW test	0.008*	0.005*	$4 \cdot 10^{-7}**$	0.002*	$5 \cdot 10^{-4}**$	0.006*	$4 \cdot 10^{-5}**$	0.40
Cabaliana – Janauacá	0.86	1	0.93	0.31	0.13	0.13	0.003*	0.69
Cabaliana – Miratuba	0.07	0.64	$4 \cdot 10^{-4}**$	0.002*	0.07	0.07	0.008*	0.54
Cabaliana – Canaçarí	0.13	0.53	$4 \cdot 10^{-4}**$	0.003*	0.07	0.85	0.003*	0.15
Cabaliana – Curuaï	0.02*	0.04*	$4 \cdot 10^{-4}**$	$4 \cdot 10^{-4}**$	0.07	0.61	0.001*	0.19
Janauacá – Miratuba	0.03*	0.48	$4 \cdot 10^{-4}**$	0.14	0.009*	0.009*	0.005*	0.68
Janauacá – Canaçarí	0.11	0.26	$4 \cdot 10^{-4}**$	0.14	0.009*	0.009*	$5 \cdot 10^{-4}**$	0.16
Janauacá – Curuaï	0.007*	$7 \times 10^{-4}**$	$4 \cdot 10^{-4}**$	0.05*	0.009*	0.24	0.21	0.21
Miratuba – Canaçarí	0.17	0.26	$4 \cdot 10^{-5}**$	1	0.39	0.004*	$4 \cdot 10^{-4}**$	0.48
Miratuba – Curuaï	0.12	$4 \times 10^{-4}**$	$4 \cdot 10^{-5}**$	0.11	0.002*	0.04*	0.03*	0.72
Canaçarí – Curuaï	0.38	0.68	$4 \cdot 10^{-5}**$	0.06	0.002*	0.30	0.64	0.59

(* $p < 0.05$, ** $p < 0.001$)

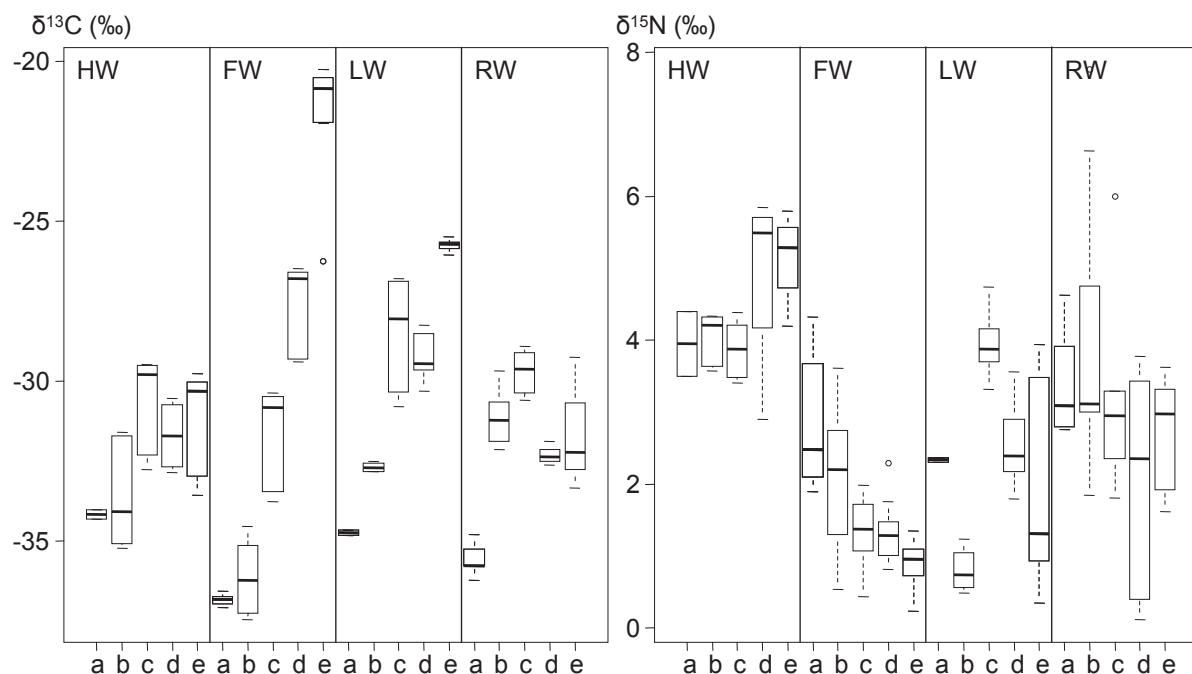


Fig. II.2.4. Boxplot of $\delta^{13}\text{C}$ (\textperthousand) and $\delta^{15}\text{N}$ (\textperthousand) signature of SPOM in Várzea for each season (a: Cabaliana, b: Janauacá, c: Miratuba, d: Canaçarí, e: Curuaï).

Fig. II.2.4. Boxplot des signatures du $\delta^{13}\text{C}$ (\textperthousand) et $\delta^{15}\text{N}$ (\textperthousand) de la SPOM des Várzea pour chaque saison (a: Cabaliana, b: Janauacá, c: Miratuba, d: Canaçarí, e: Curuaï).

Table II.2.3. Result of KW and MWW Post-hoc test comparing Chl *a* concentrations of SPOM in Várzea for each season.

Tableau II.2.3. Résultats des tests KW et des MWW *a posteriori* comparant les concentrations en Chl *a* de la SPOM dans les Várzea à chaque saison.

	HW	FW	LW	RW
KW test	0.47	0.01*	0.001*	0.30
Cabaliana – Janauacá	0.49	0.06	0.003*	0.53
Cabaliana – Miratuba	0.29	0.04*	1	0.33
Cabaliana – Canaçarí	0.86	0.1	0.03*	1
Cabaliana – Curuaï	0.81	0.06	0.02*	0.10
Janauacá – Miratuba	0.73	0.29	0.003*	0.53
Janauacá – Canaçarí	0.86	0.63	0.003*	0.86
Janauacá – Curuaï	0.46	0.11	0.80	0.73
Miratuba – Canaçarí	0.39	0.39	0.69	0.4
Miratuba – Curuaï	0.13	0.02*	0.11	0.24
Canaçarí – Curuaï	0.50	0.06	0.02*	0.39

(* $p < 0.05$, ** $p < 0.001$)

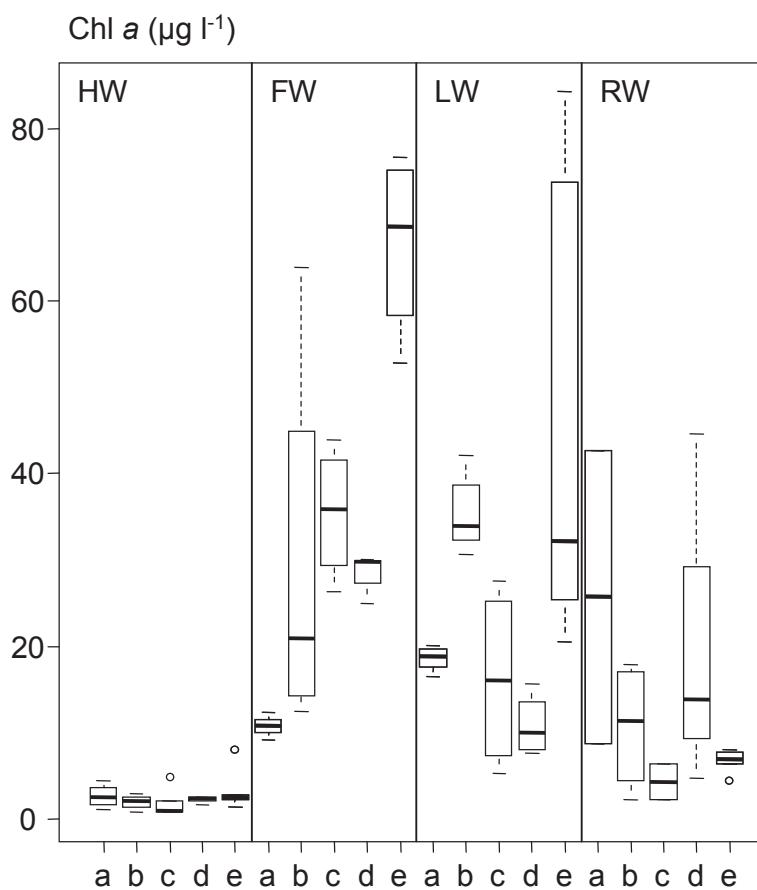


Fig. II.2.5. Boxplot of Chl *a* concentrations of SPOM in Várzea for each season (a: Cabaliana, b: Janauacá, c: Miratuba, d: Canaçarí, e: Curuaï).

Fig. II.2.5. Boxplot des concentrations en Chl *a* de la SPOM des Várzea pour chaque saison (a: Cabaliana, b: Janauacá, c: Miratuba, d: Canaçarí, e: Curuaï).

Chl *a* concentrations exhibited no significant spatial variability during HW (KW, $p > 0.05$, Table II.2.3) and RW (KW, $p > 0.05$, Table II.2.3). However, spatial differences in Chl *a* concentrations were observed during FW between Cabaliana and Miratuba (MWW, $p = 0.04$, Table II.2.3, Fig. II.2.5) and between Miratuba and Curuaï (MWW, $p = 0.02$, Table II.2.3, Fig. II.2.5). These differences resulted in higher concentration downstream, with $10.8 \pm 1.6 \mu\text{g l}^{-1}$ at Cabaliana, $35.4 \pm 7.6 \mu\text{g l}^{-1}$ at Miratuba and $66.7 \pm 10.7 \mu\text{g l}^{-1}$ at Curuaï (Fig. II.2.5). During LW, spatial variability was also recorded for Chl *a* concentrations (KW, $p = 0.001$, Table II.2.2). Despite a high heterogeneity among Chl *a* concentrations at Curuaï ($47.2 \pm 29.5 \mu\text{g l}^{-1}$, Fig. II.2.5), the highest concentrations were recorded in this Várzea and in Janauacá ($35.8 \pm 4.3 \mu\text{g l}^{-1}$, Fig. II.2.5).

Table II.2.4. Result of one-way ANOSIM comparing FA proportions of SPOM in Várzea for each season.

Tableau II.2.4. Résultats d'ANOSIM à un facteur comparant les proportions en AG de la SPOM des Várzea à chaque saison.

	HW		FW		LW		RW	
	R	p	R	P	R	P	R	p
Global test	0.12	0.02*	0.67	<0.001**	0.49	<0.001**	0.19	0.001**
Cabaliana – Janauacá	0.44	0.01*	0.33	0.08	0.36	0.04*	0.25	0.03*
Cabaliana – Miratuba	0.42	0.03*	1	0.002*	0.85	0.005*	0.59	0.004*
Cabaliana – Canaçarí	0.26	0.04*	1	0.01*	0.19	0.08	0.37	0.008*
Cabaliana – Curuaï	0.23	0.08	1	0.005*	0.10	0.24	0.17	0.10
Janauacá – Miratuba	0.27	0.003*	0.63	<0.001**	0.55	<0.001**	0.11	0.16
Janauacá – Canaçarí	0.38	0.001*	0.75	<0.001**	0.73	<0.001**	0.01	0.36
Janauacá – Curuaï	0.08	0.15	0.82	<0.001**	0.51	<0.001**	0.13	0.02*
Miratuba – Canaçarí	0.21	0.01*	0.67	<0.001**	0.73	<0.001**	-0.02	0.47
Miratuba – Curuaï	0.07	0.18	0.71	<0.001**	0.18	0.02*	0.38	0.006*
Canaçarí – Curuaï	-0.05	0.70	0.41	0.007*	0.33	0.006*	0.24	0.01*

(* $p < 0.05$, ** $p < 0.001$)

Spatial variability was also registered among seasons for FA compositions (ANOSIM global test, $p < 0.05$ for each season, Table II.2.4). During HW, differences were recorded from upstream to downstream between all Várzea, except for Curuaï (ANOSIM, $p > 0.05$ between Curuaï and other Várzea, Table II.2.4, Fig. II.2.6). Between Cabaliana and Janauacá,

the average dissimilarity (AD) was about 17%, with a great contribution of 17:0, 18:3 ω 3 and 18:4 ω 3 at Cabaliana, and 14:0, 15:0, 16:0, 16:1 ω 7 and 18:0 at Janauacá. Between Janauacá and Miratuba, the AD was about 20%, with a greater contribution of 14:0, 15:0, 16:1 ω 7 and 18:3 ω 3 at Janauacá, and 16:0, 16:1 ω 9 and 18:0 at Miratuba. Between Miratuba and Canaçarí, the AD was about 19% with a greater contribution of 16:0 and 18:0 at Miratuba, and 16:1 ω 7 and 18:3 ω 3 at Canaçarí. During FW, all Várzea exhibited significant variability in their FA profiles. Between Cabaliana and Janauacá, the AD was about 21%, with a large contribution of 16:1 ω 7 and 18:1 ω 7 at Cabaliana, and 15:0, 16:0 and 18:3 ω 3 at Janauacá. Between Janauacá and Miratuba, the AD was about 21% with a greater contribution of 15:0 at Janauacá, and 16:0, 16:1 ω 7, 18:2 ω 6 and 18:3 ω 3 at Miratuba. Between Miratuba and Canaçarí, the AD was about 16% with a greater contribution of 16:1 ω 7, 18:2 ω 6 and 18:3 ω 3 at Miratuba, and 16:0, 20:5 ω 3 and 22:6 ω 3 at Canaçarí. Between Canaçarí and Curuaí, the AD was about 14% with a greater contribution of 14:0, 20:5 ω 3 and 22:6 ω 3 at Canaçarí, and 16:0, 16:1 ω 7, 18:2 ω 6 and 18:3 ω 3 at Curuaí. During LW, all Várzea exhibited significant differences in their FA profiles, except for Cabaliana and both Canaçarí (ANOSIM, $R = 0.19$, $p = 0.08$, Table II.2.4, Fig. II.2.6) and Curuaí (ANOSIM, $R = 0.1$, $p = 0.24$, Table II.2.4, Fig. II.2.6). Between Cabaliana and Janauacá, the AD was about 19%, with a greater contribution of 14:0 and 16:1 ω 7 at Cabaliana, and 15:0, 16:0, 18:2 ω 6 and 18:3 ω 3 at Janauacá. Between Janauacá and Miratuba, the AD was about 19% with a greater contribution of 15:0, 18:2 ω 6 and 18:3 ω 3 at Janauacá, and 16:1 ω 7 and 18:0 at Miratuba. Between Miratuba and Canaçarí, the AD was about 24% with a greater contribution of 16:0, 18:0 and 18:3 ω 3 at Miratuba, and 14:0 and 16:1 ω 7 at Canaçarí. Between Canaçarí and Curuaí, the AD was about 21% with a greater contribution of 14:0 and 16:1 ω 7 at Canaçarí, and 16:0 at Curuaí. During RW, differences in FA profiles were recorded between Cabaliana and Janauacá (ANOSIM, $R = 0.25$, $p = 0.03$, Table II.2.4, Fig. II.2.6). Between Cabaliana and Janauacá, the AD was

about 22%, with a greater contribution of 14:0 and 16:1 ω 7, 18:2 ω 6 and 18:3 ω 3 at Cabaliana, and 16:0 and 18:0 at Janauacá. Between Canaçarí and Curuaï, the AD was about 22% with a greater contribution of 14:0, 16:0 and 18:0 at Canaçarí, and 16:1 ω 7, 18:1 ω 7 and 18:3 ω 3 at Curuaï.

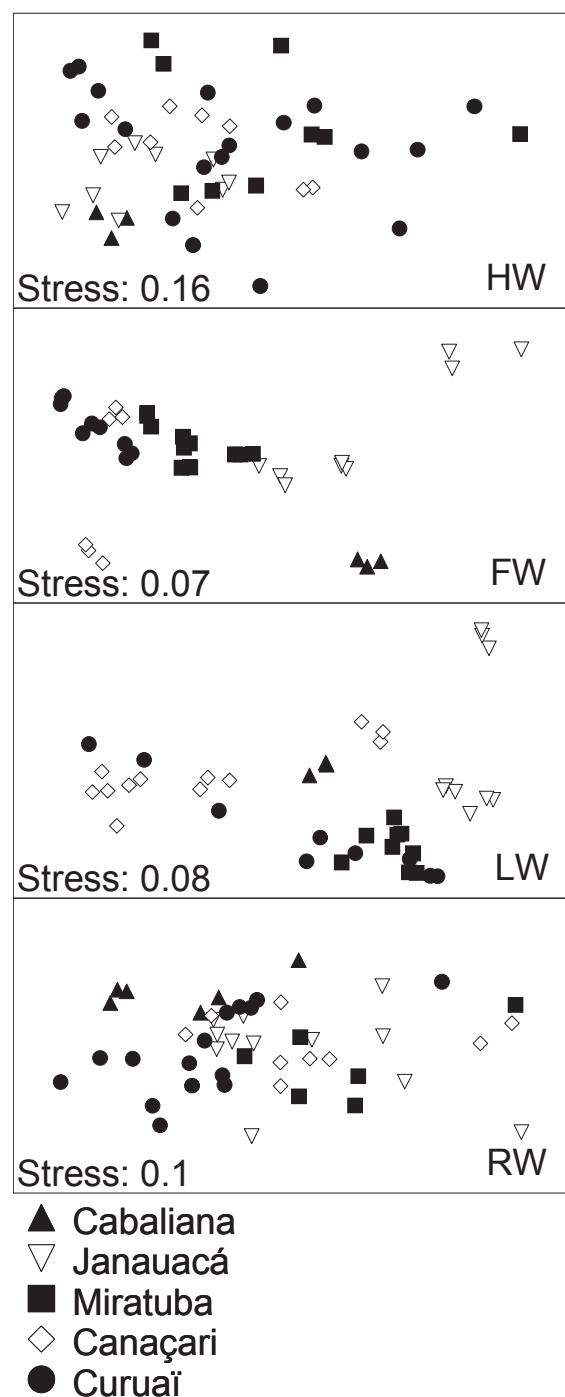


Fig. II.2.6. Non-metric MDS of FA proportions (%) in SPOM of Várzea in each season.

Fig. II.2.6. nMDS de la proportion en AG (%) dans la SPOM des Várzea à chaque saison.

5.3 Seasonal variability

The isotopic signatures of SPOM at Cabaliana exhibited $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of $-35.8 \pm 1.1\text{\textperthousand}$ and $3.1 \pm 0.9\text{\textperthousand}$, respectively. Seasonal differences in this Várzea were recorded only for $\delta^{13}\text{C}$ between FW and RW (MWW, $p = 0.008$). At Janauacá, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures ranged from $-37\text{\textperthousand}$ to $-29\text{\textperthousand}$ and from $0.5\text{\textperthousand}$ to $7.8\text{\textperthousand}$, respectively. Seasonal differences were recorded at Janauacá with depletion in $\delta^{13}\text{C}$ from HW to FW (MWW, $p = 0.01$) followed by an enrichment during LW (MWW, $p = 0.009$) and RW (MWW, $p = 0.003$). Moreover, the $\delta^{13}\text{C}$ signature of SPOM at Janauacá was more enriched during RW than HW (MWW, $p = 0.01$). For $\delta^{15}\text{N}$ signatures, a depletion was recorded between HW and FW (MWW, $p = 0.004$), as well as an enrichment between LW and RW (MWW, $p = 0.007$). At Miratuba, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures ranged from $-34\text{\textperthousand}$ to $-27\text{\textperthousand}$ and from $0.5\text{\textperthousand}$ to 6\textperthousand , respectively. In this Várzea, a $\delta^{13}\text{C}$ enrichment was recorded from FW to LW (MWW, $p = 0.005$), as well as $\delta^{15}\text{N}$ enrichment between HW and FW and between FW and LW (MWW, $p = 0.004$ for both). At Canaçarí, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures ranged from $-33\text{\textperthousand}$ to $-26\text{\textperthousand}$ and from $0.1\text{\textperthousand}$ to 6\textperthousand , respectively. Seasonal differences were recorded at Canaçarí with $\delta^{13}\text{C}$ enrichment from HW to FW (MWW, $p = 0.003$) followed by a depletion during LW (MWW, $p = 0.02$) and RW (MWW, $p = 4 \cdot 10^{-4}$). For $\delta^{15}\text{N}$, a depletion was recorded between HW and FW (MWW, $p = 0.003$), followed by an enrichment from FW to LW (MWW, $p = 0.002$). Any $\delta^{15}\text{N}$ differences were recorded between LW and RW due to the higher range of variation during RW ($2.1 \pm 1.5\text{\textperthousand}$). At Curuaí, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures ranged from $-33\text{\textperthousand}$ (HW) to $-20\text{\textperthousand}$ (FW) and from $0.2\text{\textperthousand}$ (FW) to 6\textperthousand (LW), respectively. Seasonal differences were recorded between HW and FW (MWW, $p = 7 \cdot 10^{-6}$) with a $\delta^{13}\text{C}$ enrichment, whereas a significant depletion was recorded between FW and LW (MWW, $p = 0.01$) as well as between LW and RW (MWW, $p = 4 \cdot 10^{-5}$). For $\delta^{15}\text{N}$, seasonal differences

were recorded between HW and both FW and RW (MWW, $p < 0.0001$, for both), where HW was the most enriched period ($5.1 \pm 0.5\%$).

Variations in seasonal Chl a concentrations were also recorded in Várzea, except at Canaçarí (Table II.2.5, Fig. II.2.5). In all the other Várzea, these differences resulted in significant Chl a concentration increases from HW to both FW and LW, excepted at Cabaliana where no significant differences were recorded between HW and FW (MWW, $p = 0.06$, Table II.2.5). Moreover, no differences were recorded between FW and LW for all Várzea (MWW, $p > 0.05$, Table II.2.5), except at Miratuba where Chl a concentration was higher during FW than LW (MWW, $p = 0.03$, Table II.2.5). A significant decrease was recorded at Janauacá from LW to RW (MWW, $p = 0.003$, Table II.2.5) and at Curuaí from LW to RW (MWW, $p = 0.02$, Table II.2.5) and from FW to LW (MWW, $p = 0.008$, Table II.2.5).

Table II.2.5. Result of KW and MWW Post-hoc test comparing Chl a concentrations of SPOM in Várzea between seasons.

Table II.2.5. Résultats des tests KW et des MWW *a posteriori* comparant les concentrations en Chl a de la SPOM dans les Várzea entre les saisons.

	Cabaliana	Janauacá	Miratuba	Canaçarí	Curuaí
KW test	0.03*	0.002*	0.005*	0.04*	$7 \cdot 10^{-4}**$
HW – FW	0.06	0.03*	0.008*	0.10	0.004*
HW – LW	0.03*	0.003*	0.02*	0.06	0.002*
HW – RW	0.13	0.06	0.19	0.10	0.03*
FW – LW	0.06	0.20	0.03*	0.06	0.56
FW – RW	1	0.34	0.10	0.70	0.02*
LW – RW	1	0.003*	0.27	0.86	0.008*

(* $p < 0.05$, ** $p < 0.001$)

In each Várzea, seasonal differences of SPOM FA compositions were highly significant (Table II.2.6) except for Cabaliana. In this Várzea, the seasonal variability was

only significant between RW and both HW (ANOSIM, $R = 0.88$ and $p = 0.01$, Table II.2.6) and FW (ANOSIM, $R = 0.72$ and $p = 0.01$, Table II.2.6).

Table II.2.6. Result of one-way ANOSIM comparing FA proportions of SPOM in Várzea between seasons.

Tableau II.2.6. Résultats d'ANOSIM à un facteur comparant les proportions en AG de la SPOM des Várzea entre les saisons.

	Cabaliana		Janauacá		Miratuba		Canaçarí		Curuaï	
	R	p	R	p	R	p	R	p	R	p
Global test	0.74	<0.001**	0.68	<0.001**	0.80	<0.001**	0.75	<0.001**	0.60	<0.001**
HW – FW	1	0.1	0.95	<0.001**	0.89	<0.001**	0.99	<0.001**	0.79	<0.001**
HW – LW	1	0.1	0.96	<0.001**	0.73	<0.001**	0.85	<0.001**	0.59	<0.001**
HW – RW	0.88	0.01*	0.58	<0.001**	0.54	0.001*	0.57	<0.001**	0.46	<0.001**
FW – LW	1	0.1	0.52	0.001*	0.98	<0.001**	0.85	<0.001**	0.77	<0.001**
FW – RW	0.72	0.01*	0.54	0.001*	0.93	<0.001**	0.58	0.001*	0.76	<0.001**
LW – RW	0.09	0.3	0.71	<0.001**	0.90	<0.001**	0.76	<0.001**	0.46	<0.001**

(* $p < 0.05$, ** $p < 0.001$)

6 Discussion

Seasonal variations in SPOM composition among HW and LW have been previously evidenced throughout the lower Amazon basin (Mortillaro et al. 2011). Spatial gradients in SPOM FA composition were also highlighted during both HW and LW seasons (Mortillaro et al. Submitted). During HW, the SPOM FAs heterogeneity at Curuaï did not differentiate this Várzea from upstream stations along the Amazon (Fig. II.2.6). However, an upstream-downstream gradient was recorded during this season, by considering connectivity between stations, with a more labile OM upstream attributed to the Várzea (Mortillaro et al. Submitted). Differences in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ isotopic signatures between upstream Várzea were weak, although these Várzea were isotopically depleted as compared to downstream (Fig. II.2.4). This discrepancy may have resulted from an input of ^{13}C depleted SPOM in black water (Fig. II.2.3) such as from the Manacapuru River in the Cabaliana Várzea. Also, during HW, as suggested by Chl a and FAs concentrations (Figs. II.2.5 and II.2.7), and as

previously described under flood conditions (Saliot et al. 2001, Mortillaro et al. 2011), phytoplankton contribution to OC in Várzea was weak in comparison to other seasons. Indeed, the water level in Várzea was mainly characterized from November (lowest water level) to June (HW) by the Amazon River (Bourgoin et al. 2007, Bonnet et al. 2008) with turbid waters and low phytoplankton content (Mortillaro et al. Submitted) but enriched in nutrients (Forsberg et al. 1988).

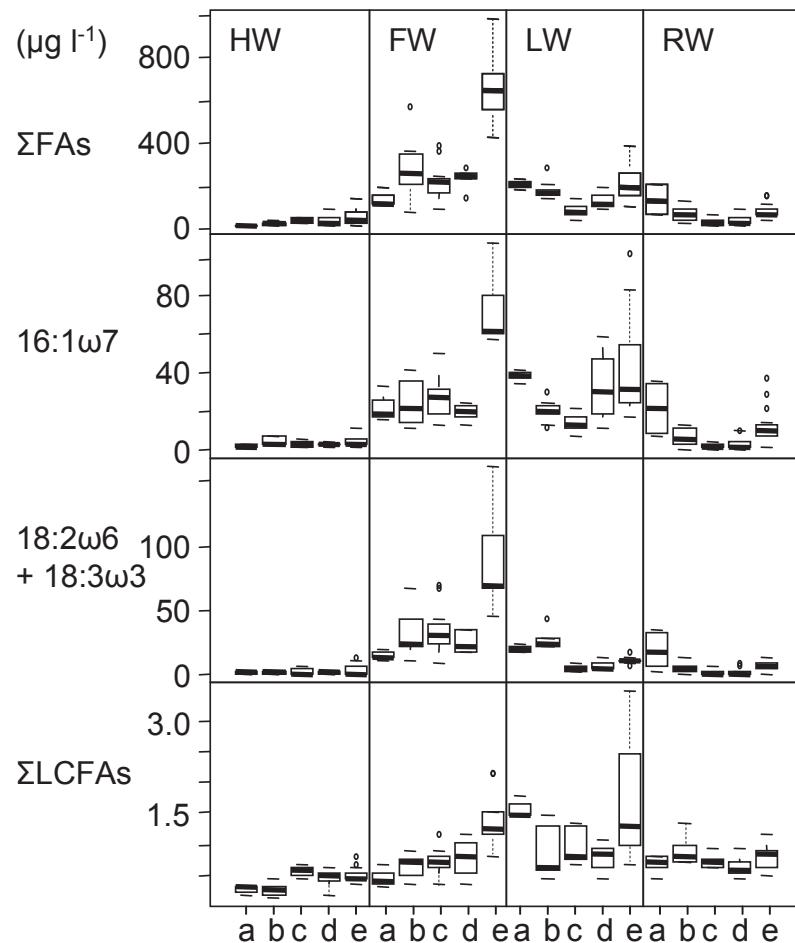


Fig. II.2.7. Boxplot of FAs concentrations of SPOM in Várzea for each season (a: Cabaliana, b: Janauacá, c: Miratuba, d: Canaçarí, e: Curuaí).

Fig. II.2.7. Boxplot des concentrations en AG de la SPOM des Várzea pour chaque saison (a: Cabaliana, b: Janauacá, c: Miratuba, d: Canaçarí, e: Curuaí).

During FW, the concentrations of Chl *a* and ΣFAs were higher than during HW in all Várzea (Figs. II.2.5 and II.2.7). These Chl *a* and ΣFAs concentrations suggests that at the beginning of the falling waters level, phytoplankton growth and the overall OM production

were stimulated. In addition, phytoplankton may have been accumulated as confirmed by the higher concentrations of 16:1ω7 and ΣFAs during FW than HW (Fig. II.2.7). During the former season, a FA heterogeneity in SPOM between Várzea was also recorded, presuming of a greater primary production at Curuaí than upstream (Fig. II.2.7). High rates of primary production were previously described in Curuaí which was classified as a supereutrophic system (Affonso et al. 2011) and dominated by cyanobacteria (Casali et al. In press). Moreover, N₂-fixing cyanobacteria are widespread in the Amazon Basin, and may account for an important source of N inputs (Fiore et al. 2005). Therefore, considering the potential depletion of δ¹⁵N in SPOM due to N₂-fixing cyanobacteria (δ¹⁵N_{atm} = 0‰, Gu 2009), the spatial isotopic (δ¹⁵N) gradient observed (Fig. II.2.4) confirmed a larger occurrence of cyanobacteria biomass at Curuaí than in other Várzea during FW. This was confirmed by microscopic observations (data not shown).

The Curuaí Várzea with a large floodable area (up to 2.500 km²) and a small upland basin (ca. 1.300 km²) is divided into several lakes (Bourgoin et al. 2007). Such Várzea with low BA:LA ratio (≤ 20 , Table II.2.1) have been previously found to bear high nutrient concentrations during LW (Forsberg et al. 1988), benefiting phytoplankton production (Setaro and Melack 1984). These high nutrient concentrations may result from: 1) resuspension of bottom sediments as previously described at Curuaí during the isolation phase (Moreira-Turcq et al. 2004, Bourgoin et al. 2007); 2) accumulation of internal load of sediment due to low flushing rate (Forsberg et al. 1988); 3) degradation of aquatic macrophytes (Howard-Williams and Junk 1976). These considerations suggest that phytoplankton blooms in the area, especially of cyanobacteria, were modulated by several factors, including the landscape and the hydrology. Indeed, cyanobacteria were enhanced due to their ability to fix atmospheric N₂ and CO₂, and their ability to grow under eutrophic conditions, shallow and warm waters. In

addition, these microorganisms are able to migrate through the water column, depending on light availability, as reviewed in Dokulil and Teubner (2000).

In addition to phytoplankton distribution, a gradient in 18:2ω6 + 18:3ω3 concentration was recorded from upstream in Cabaliana to downstream in Curuaí. As the water level decreases, aquatic macrophytes are subjected to intensive degradation (Rai and Hill 1984), which may lead to a transfer of organic compounds to the SPOM. During FW, highest concentrations were recorded at Curuaí (Fig. II.2.7). Moreover, vegetation cover along the Amazon River is suggested to be dominated downstream by herbaceous vegetation, such as the C₄ plant *Paspalum repens* (Hess et al. 2003). Therefore, the large δ¹³C enrichment of SPOM from Cabaliana to Curuaí (-36 to -22‰, Fig. II.2.4) may be partly explained by this changing vegetation distribution, as well as by atmospheric CO₂ uptake from cyanobacteria (Gu and Alexander 1996).

In the Várzea, as previously reported for LW season using FAs and natural stable isotopes (Mortillaro et al. 2011), phytoplankton had a greater contribution to OC in Várzea than during HW, with up to 80 µg l⁻¹ of Chl *a* at Curuaí (Fig. II.2.5). However, no differences in Chl *a* concentrations were recorded between FW and LW, except at Miratuba, where concentrations decreased from FW to LW. During LW season, the higher Chl *a* concentrations at Curuaí (Fig. II.2.5) suggest that despite the lower light availability due to high mixing events, the conditions for primary production were still appropriate for phytoplankton biomass accumulation.

From LW to RW, a significant decrease in Chl *a* concentrations was recorded only at Janauacá and Curuaí which may resulted from flood dilution. Indeed, during RW, floodplains store waters from the Amazon River, rainfalls and local runoffs (Bourgoin et al. 2007, Bonnet

et al. 2008). However, the lack of differences in Chl *a* for the other Várzea (Fig. II.2.5) coincided with a decrease in 16:1ω7 concentrations (Fig. II.2.7), suggesting a change in the phytoplankton community. Indeed, the incomplete mixing of the water column, concomitant to a gradual rise in water level, coincided with the development of a more diversified phytoplankton community (as described in Lago Batata, Para, Brazil, Huszar and Reynolds 1997). The lack of differences in Chl *a*, δ¹⁵N and FA among all Várzea may have also resulted from the homogenization due to the RW level, excepted in Cabaliana where δ¹³C depleted composition of SPOM (-35.5 ± 0.5‰, Fig. II.2.4) still suggest a larger contribution of depleted SPOM from black water (Fig. II.2.3). The inflow of water from the Amazon River (-30.8 ± 0.5‰, Fig. II.2.3) was particularly evident at Curuaï, where the δ¹³C reached a similar value during HW (-31.2 ± 1.5‰, Fig. II.2.4) in spite of the SPOM enriched isotopic signature recorded during FW and LW at this Várzea.

These considerations clearly illustrate that spatial differences in OM composition along the Amazon Basin were related to fluctuations of the water level over the hydrological cycle. Indeed, phytoplankton growth was enhanced during the isolation phase throughout the study area. Moreover, these seasonal differences in phytoplankton composition and OM quality were modulated by differences in the landscape such as the surface area of the upland basin, the maximum floodable area, and the vegetation cover types. Indeed, in Curuaï Várzea, the former differences may result in the accumulation of sediment and therefore to shallow and turbid water particularly suitable for cyanobacteria blooms.

7 Acknowledgments

This research is a contribution to the CARBAMA project, supported by the ANR (French National Agency for Research), and conducted within an international cooperation

agreement between the CNPq (National Council for Scientific and Technological Development – Brazil) and the IRD (Institute for Research and Development – France).

CHAPITRE III :

DYNAMIQUE DE DEGRADATION DE DEUX

MACROPHYTES DES PLAINES D'INONDATION EN

AMAZONIE (*Paspalum repens* et *Salvinia auriculata*)

1 Introduction

Une des plus grande source de carbone aquatique dans les plaines d'inondation en Amazonie (localement appelées Várzea), est représentée par les macrophytes, qui contribuent à près de 52 % de la production (Junk 1985c, Melack et al. 1999). Ces macrophytes vivent dans ou près de l'eau, émergés, submersés ou flottants et représentent une forte diversité, avec près de 400 espèces décrites dans une Várzea à proximité de Manaus (Junk and Piedade 1993b). Parmi les espèces les plus abondantes, *Echinochloa polystachya* et *Paspalum fasciculatum*, principalement terrestres, appartiennent à la famille des Poaceae et peuvent atteindre des biomasses de 80 et 60 t ha⁻¹, respectivement (Piedade et al. 1991, Junk and Piedade 1993a). Un autre macrophyte largement représenté dans les Várzea est *P. repens*. Cette espèce, qui fixe le carbone via un mécanisme en C₄, constitue de véritables tapis flottants également décrits comme des prairies flottantes (Junk and Howard-Williams 1984). Ces tapis flottants, sont également composés de macrophytes utilisant un mécanisme de photosynthèse en C₃ tel que *Eichornia* sp., *Pistia stratiotes* et *Salvinia auriculata*. Toutefois, l'ensemble de ces macrophytes en C₃ n'atteignent que des biomasses comprises entre 3 à 15 t ha⁻¹ (Junk et al. 1989, Junk and Piedade 1997).

L'écologie de ces macrophytes et en particulier leurs biomasses et taux de production ont largement été étudiés (Junk 1985a, Piedade et al. 1991, Junk and Piedade 1993a, Morison et al. 2000). Malgré les fortes productions et biomasses estimées, ces macrophytes ne semblent pas constituer l'une des sources majeures d'énergie dans le réseau trophique (Araujo-Lima et al. 1986, Hamilton et al. 1992, Forsberg et al. 1993). Le chapitre I suggère une contribution plus importante du phytoplancton dans la composition de la matière organique particulière en suspension (SPOM). En effet, les macrophytes utilisant un mécanisme de photosynthèse en C₄ ont une composition isotopique du carbone très distincte (-12 ‰) de la

SPOM dans le bassin amazonien (-30 ‰, Quay et al. 1992, Hedges et al. 1994, Mortillaro et al. 2011). Cependant, même si ces macrophytes contribuent peu à la SPOM, ils pourraient avoir une plus forte contribution à la composition de la matière organique dissoute (MOD), résultant d'une décomposition rapide (Howard-Williams and Junk 1976, Furch and Junk 1992) et d'une activité respiratoire élevée des bactéries (Quay et al. 1992, Waichman 1996). Toutefois, bien que la composition isotopique du carbone inorganique dissout (DIC) soit plus proche des macrophytes en C₄ (-18 ‰, Quay et al. 1992, Mayorga et al. 2005), celle du carbone organique dissous (DOC) est également typique de macrophytes en C₃ (-29 ‰, Quay et al. 1992, Hedges et al. 1994, Mayorga et al. 2005).

Pour rendre compte de la divergence observée ici entre forte biomasse de macrophytes de type C₄ et faible contribution à la MO, des expériences de dégradations se focalisant sur les transferts de composés organiques ont été réalisées. Les isotopes stables du carbone et de l'azote ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) et les acides gras (AG) ont été utilisés pour étudier l'origine et le devenir de cette MO dans des écosystèmes aquatiques (e.g. Boschker et al. 1999, Fellerhoff et al. 2003, Mfilinge et al. 2003a). Pour comprendre le rôle des bactéries dans la transformation des détritus, les techniques d'incorporation de substrats radiomarqués ([³H]thymidine dans l'ADN et [³H]leucine dans les protéines) ont été utilisées (e.g. Findlay and Arsuffi 1989, Suberkropp and Weyers 1996, Buesing and Gessner 2003). En effet, ces techniques permettent d'estimer la production de carbone par les bactéries (PB, Fuhrman and Azam 1982, Bastviken and Tranvik 2001). Ces mesures de production ont été complétées par celle des activités de l'aminopeptidase et de la β -glucosidase bactériennes, associés au dosage des substances polymériques extracellulaires (EPS, Chrost 1989). En effet, les exo-enzymes bactériennes jouent un rôle majeur dans le cycle du carbone (Azam 1998) du fait de leur capacité à dégrader la matière organique (Rejmankova and Sirova 2007).

En Amazonie, le travail présenté au chapitre II (partie 2) suggère une contribution des macrophytes en C₄ à la SPOM de la Várzea de Curuaï, mis en évidence par la composition en δ¹³C pendant la descente des eaux et les basses eaux. Dans ce contexte, l'objectif de cette expérience était de suivre la dégradation de deux macrophytes (*P. repens* une C₄ et *S. auriculata* une C₃), afin d'estimer la cinétique de transfert de composés organiques vers la SPOM et la MOD.

2 Matériel et Méthodes

2.1 Échantillonnage

Afin de suivre le devenir de la MO lors de la dégradation de deux macrophytes aquatiques et son influence sur la qualité de la SPOM, des échantillons de *Paspalum repens* (capim, Fig. III.1) et *Salvinia auriculata* (orelha-de-onça, Fig. III.1) ont été prélevés dans le lac Camaleão sur l'île de Marchantaria à proximité de Manaus (Amazonie, Brésil). Ces deux espèces, qui constituent des prairies flottantes (Junk and Howard-Williams 1984), utilisent le cycle de Calvin-Benson pour la fixation du carbone et sont respectivement des macrophytes C₄ et C₃.



Fig. III.1. Radeau flottant de *P. repens* (gauche) et *S. auriculata* (droite).

Fig. III.1. Floating meadow of *P. repens* (left) and *S. auriculata* (right).

L'île de Marchantaria se situe sur le fleuve Solimões, caractérisé par des eaux blanches riches en matériel en suspension (Sioli 1984). L'échantillonnage y a été réalisé fin août 2010 en période de descente des eaux. Les échantillons de macrophytes ont été triés afin d'éliminer les feuilles sèches ou jaunissantes puis lavées et essorées. Pour *P. repens*, où une plus grande quantité d'AG a été mise en évidence au chapitre I dans les feuilles, comparativement aux racines, seul les feuilles ont été utilisées, alors que l'ensemble feuilles et racines a été utilisé pour *S. auriculata*. Environ 800 l d'eau ont également été échantillonnés dans ce lac puis répartis dans 15 bidons de 50-60 l et homogénéisés entre les bidons à l'aide de pompes (560 l h^{-1}). Trois échantillons d'eau ont été prélevés avant d'introduire les macrophytes dans les différents traitements de même que trois échantillons des deux espèces de macrophytes, afin d'obtenir une composition de référence des paramètres étudiés.

2.2 Dispositif expérimental

L'expérience a été mise en œuvre à bord du bateau Yane José IV, utilisé lors de la campagne CBM7 de septembre 2010 (Projet Carbama). Sur ce bateau, une cabine a été aménagée pour y accueillir les 15 bidons (Fig. III.2). L'ensemble des portes ont été calfeutrées afin d'empêcher la lumière d'y pénétrer (Fig. III.2). De plus, une climatisation a été installée afin d'y maintenir une température constante de 28°C caractéristique de l'air ambiant en Amazonie (Sioli 1984, Furch and Junk 1992). Cinq traitements ont été mis en place avec une forte et faible biomasse de *P. repens* et *S. auriculata*, ainsi qu'un contrôle, et répartis aléatoirement dans les 15 bidons, de dimension 20 cm de diamètre et 50 cm de hauteur. Chaque bidon a été brassé en permanence par l'intermédiaire d'une pompe mini-jet MN606, d'un débit de 560 l h^{-1} qui est régulièrement nettoyée pour éviter qu'elle ne se colmate.



Fig. III.2. Dispositif expérimental. Les macrophytes sont mises à dégrader à l'intérieur de chaque bidon

Fig. III.2. Experimental setup. Macrophytes are placed to degrade inside each tank

Dans trois bidons, une quantité de 250 g de feuilles fraîches de *P. repens* a été introduite. Cette quantité a été estimée d'après une biomasse maximale de 22 t ha^{-1} dans le lac Janauari à proximité du lac Camaleão (Junk and Piedade 1993a). La biomasse émergeante de *P. repens* est inférieure au cinquième de l'ensemble du macrophyte (Silva et al. 2009), ce qui équivaut à ca. 4 t ha^{-1} de poids sec. Avec une proportion d'eau calculée au laboratoire de 75,9 %, cette biomasse correspond pour la surface des bidons ($0,13 \text{ m}^2$) à environ 240 g de poids frais, arrondis à 250 g et ici défini comme le traitement forte biomasse (PR-HB). De même, la biomasse moyenne de *S. auriculata* est estimée à 1 t ha^{-1} (Junk and Piedade 1997) avec une proportion d'eau calculée au laboratoire de 93,5 %, correspondant à un poids frais

théorique d'environ 200 g pour une surface de 0,13 m². Toutefois les quantités disponibles lors de l'échantillonnage nous ont permis d'utiliser un maximum de 100 g de poids frais pour le traitement forte biomasse (SA-HB). Pour ces deux espèces de macrophytes, un traitement en faible biomasse a également été effectué, correspondant au dixième du poids utilisé pour les traitements à forte biomasse. Ainsi, 25 g de *P. repens* ont été ajoutés à trois bidons (traitement PR-LB) et 10 g de *S. auriculata* ont été ajoutés à trois autres bidons (traitement SA-LB). Un traitement contrôle (Ctrl) ne comprenant pas de macrophytes a également été réalisé avec les trois bidons restants.

Dans chaque traitement, cinq prélèvements ont été effectués à 3, 6, 12, 18 et 23 jours après le début de l'expérience. À chaque date, 3,5 l d'eau par traitement ont été prélevés et tamisé à 200 µm afin d'éviter une trop forte hétérogénéité due à de gros débris de macrophytes. Le volume des bidons (50 - 60 l, Fig. III.2) a été choisi afin de conserver en fin d'expérience, après l'ensemble des prélèvements, plus de la moitié du volume initial (30 - 40 l). Systématiquement, l'eau prélevée était filtrée (filtres Whatman GF/F, 0,7 µm, brûlés à 450 °C pendant 12 h) afin de récupérer la fraction particulaire. Les filtres ont ensuite été congelés et la fraction dissoute a été acidifiée (H₃PO₄, pH 2). Les débris végétaux récupérés dans les traitements faibles biomasses (SA-LB et PR-LB) étaient réintroduits dans les bidons. Toutefois, une partie de ces débris récupérés dans les traitements fortes biomasses (SA-HB et PR-HB) étaient préservés afin de suivre l'évolution de la composition en AG et isotopes stables ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) des tissus de macrophytes encore entiers.

2.3 Analyse des échantillons

La composition en AG des échantillons de SPOM et de macrophytes a été obtenue après extraction, selon une méthode modifiée de Bligh et Dyer (1959) et précédemment décrite dans le Chapitre I. Les analyses ont été effectuées au Muséum National d'Histoire
96

Naturelle de Paris (MNHN, UMR BOREA), en utilisant une chromatographie en phase gazeuse couplée à un FID (DéTECTeur à Ionisation de Flamme, Varian GC 3800CP) ou spectromètre de masse (GC-MS, Varian 200MS).

Les rapports isotopiques du carbone organique particulaire ($\delta^{13}\text{C}$ -POC, $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) et de l'azote organique particulaire ($\delta^{15}\text{N}$ -PON, $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$), définis en partie pour mille (‰) par rapport à un standard (Vienna PeeDee Bélemnite pour le $\delta^{13}\text{C}$ et azote atmosphérique pour le $\delta^{15}\text{N}$), ont été déterminés par la plateforme d'analyse des isotopes stables de l'université de Davis, USA, en utilisant un spectromètre Europe Hydra 20/20.

2.4 Paramètres biochimiques

Un dosage des EPS (substances polymériques extracellulaires) a été effectué sur la SPOM au MNHN. Une quantification des glucides a été obtenue selon le protocole de Dubois (phénol – acide sulfurique ; Dubois et al. 1956) ; celle des protéines selon une méthode modifiée de Lowry (Frølund et al. 1996). Les concentrations en protéines ont été corrigées de la présence d'acides humiques, selon une méthode de Frølund et al. (1995).

Une mesure de l'activité exo-enzymatique (activité des enzymes produites à l'extérieur des cellules par les bactéries ; EEA) a été effectuée sur 15 ml d'eau non filtrée. Dans ces échantillons, l'activité de l'aminopeptidase (dégradation des protéines) et de la β -glucosidase (dégradation des glucides) bactériennes ont été déterminées en utilisant des substrats couplés à des fluorochromes : 40 µl de MCA-Leucine et MUF- β -Glucose respectivement, pour 1,5 ml d'échantillon (concentrations finales : 519 µmol l⁻¹ pour la Leu-MCA et 200 µmol l⁻¹ pour la MUF- β -Glc). Ces échantillons ont ensuite été incubés à température ambiante pendant 2 heures, puis la réaction a été arrêtée et les échantillons congelés. La fluorescence a enfin été mesurée par excitation à 380 et 364 nm, et émission à 440 et 460 nm, pour l'aminopeptidase et

la β -glucosidase, respectivement, avec un spectrofluoromètre (spectrophotomètre à fluorescence, Varian CaryEclipse - MNHN). Les activités bactériennes ont été déduites de ces mesures.

La production de carbone bactérien (PB) a été estimée après incubation de 10 ml d'eau avec de la [*methyl-³H*] thymidine (thymidine marquée au tritium, activité spécifique : AS = 50 Ci mmol⁻¹) et de la 4,5-³H leucine (AS = 50 Ci mmol⁻¹) à une concentration finale de 20 nM et 50 nM, respectivement. Pour la thymidine (Fuhrman and Azam 1982), trois réplicats ainsi que deux contrôles ont été incubés à l'obscurité pendant 60 minutes. L'incubation a ensuite été stoppée par l'ajout d'acide trichloroacétique (TCA, concentration finale de 5 %). Les échantillons ont ensuite été filtrés sur une membrane de 0,22 μ m (Nucleopore, Whatman) puis rincés avec du TCA froid. Pour la leucine (Simon and Azam 1989), trois réplicats ainsi que deux contrôles ont été incubés à l'obscurité pendant 30 minutes. Du TCA a ensuite été ajouté, à une concentration finale de 20 % et les échantillons incubés à 4 °C. Les échantillons ont été filtrés sur une membrane de 0,22 μ m (Nucleopore, Whatman), puis rincés avec de l'éthanol (80 %) et du TCA (5 %). Pour la leucine et thymidine, les filtres rincés, contenant les molécules radiomarquées, ont ensuite été placés dans des tubes stériles contenant 5 ml de cocktail scintillant (Ultima Gold MV). La radioactivité a enfin été mesurée à l'aide d'un compteur à scintillation (Beckman LS 6500) et la PB estimée, à l'Université Fédérale de Juiz de Fora, UFJF - Brésil, en utilisant un facteur de conversion de $2,1 \cdot 10^{18}$ cellules produites par mole de thymidine incorporée, et un facteur de 0,86 pour la production de protéines via la leucine (Wetzel and Likens 2000).

Les abondances bactériennes ont également été déterminées par une méthode de comptage direct à épifluorescence, en utilisant du 4,6-diamidino-2-phenyl-indole (DAPI) à une concentration finale de 1 μ g ml⁻¹ après 15 minutes de coloration (Porter and Feig 1980)

au laboratoire d'océanographie et de géosciences de Wimereux (LOG). Les concentrations de chlorophylle *a* (Chl *a*, $\mu\text{g l}^{-1}$) et de pheopigments (Phe, $\mu\text{g l}^{-1}$) retenus sur des filtres GF/F, ont été estimées selon une méthode décrite par Parsons et al. (1984).

La concentration en azote organique dissous (DON) a été déterminées directement, à l'institut de physique du globe de Paris (IPGP) avec un analyseur Shimadzu TOC-VCSH (Sugimura and Suzuki 1988) dont la limite de détection était de $20 \mu\text{mol l}^{-1}$. La composition isotopique du DOC ($\delta^{13}\text{C-DOC}$) et sa concentration ont également été mesurée avec un analyseur EA-IRMS (analyseur élémentaire couplé à un spectromètre de masse, Carlo-Erba-NA-1500 NC) à l'Institut des Sciences de la Terre d'Orléans (ISTO).

Les concentrations des orthophosphates (PO_4^{3-}) et formes dissoutes de l'azote incluant les ions nitrites (NO_2^-), nitrates (NO_3^-) et ammoniums (NH_4^+) ont été déterminées par spectrofluorométrie à l'Université fédérale de Fluminense, UFF - Brésil, selon une méthode modifiée de Grasshoff (1999). La concentration des orthophosphates a été déterminée par réaction avec du molybdate d'ammonium en milieu acide pour former de l'acide phosphomolybdique, lequel est réduit par l'acide ascorbique en bleu de molybdène. L'absorbance a ensuite été mesurée à 881 nm, proportionnelle à la concentration de phosphore. La concentration d'ions NO_2^- a été obtenue par réaction avec du sulfanilamide qui forme un composé diazoïque, et se combine en milieu acide avec le dihydrochlorure de N-(1-naphthyl)-éthylènediamine, pour former un composé dont l'absorbance à 540 nm est proportionnelle à la concentration des ions NO_2^- . La concentration d'ions NO_3^- a ensuite été déduite, après réduction des NO_3^- en NO_2^- par un amalgame de cadmium et cuivre (Cd-Cu) et calcul de la différence avec les NO_2^- estimés via le sulfanilamide. La concentration d'ions NH_4^+ a été analysée par une méthode de spectrophotométrie spécifique au bleu d'indophénol,

complexe produit par la réaction de l'ammoniac (NH_3) avec de l'hypochlorite et du phénol, et la concentration du NH_4^+ a été calculée à partir de l'absorbance mesurée à 630 nm.

2.5 Analyse des données

L'ensemble des données obtenues pour chaque bidon à chaque temps ont été comparées pour mettre en évidence une variation temporelle (entre les 5 temps d'échantillonnage) et qualitative (différences entre les traitements).

Pour la composition en AG de la SPOM et des tissus de macrophytes, une matrice de similarités basée sur un indice de Bray-Curtis entre chaque paire d'échantillons a été créée. Cette matrice permet de compiler l'ensemble des comparaisons et a servi de base pour évaluer les différences de proportions en AG entre les groupes. Ces différences entre groupes ont été testées en utilisant des analyses de similarités (ANOSIM) après 5000 permutations. La distribution des distances de similarité entre les traitements ou les temps d'échantillonnage a été représentée graphiquement via une nMDS (non-metric MultiDimensional Scaling). En présence de différences significatives, une analyse de similarités des pourcentages (SIMPER) a été utilisée pour déterminer la contribution relative des AG aux différences entre ces groupes. Les conditions d'application d'une ANOSIM (plus de 3 échantillons pour chaque facteur) n'étant pas respectée dans toutes les analyses, une Permanova a également été utilisée pour tester les différences de composition en AG. La Permanova utilise également une matrice de Bray-Curtis pour comparer les similarités entre les groupes. Un test d'homogénéité des dispersions a également été effectué, pour confirmer l'hypothèse d'une dispersion constante entre les groupes. L'ensemble des AG a été utilisé dans ces analyses, sans effectuer de transformation sur les données.

Les différences de compositions isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$ -DOC, $\delta^{13}\text{C}$ -POC et $\delta^{15}\text{N}$ -PON ainsi que des variables supplémentaires entre les cinq traitements ont été évaluées en utilisant un test non paramétrique de Kruskal-Wallis (KW) sans transformation. De même, un test non paramétrique de Friedman a été utilisé sur le facteur temps pour un même traitement (6 dates pour le traitement Ctrl et 5 pour les autres traitements) pour prendre en compte les données appariées. Un test non paramétrique de Mann-Whitney-Wilcoxon (MWW) a ensuite été utilisé pour identifier les différences entre deux groupes indépendants. Pour chaque test, la probabilité α a été fixée à 0,05.

Une contribution relative des macrophytes en C₄ est également calculée en utilisant un modèle de mélange à deux composantes décrit dans (Forsberg et al. 1993) :

$$\% \text{ C}_4 = \left[1 - \frac{\delta^{13}\text{C}_{\text{source}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{C}4}}{\delta^{13}\text{C}_{\text{T}0} - \delta^{13}\text{C}_{\text{C}4}} \right] \times 100 \quad (1)$$

où $\delta^{13}\text{C}_{\text{source}}$ est la valeur en $\delta^{13}\text{C}$ de la MO dans un traitement, $\delta^{13}\text{C}_{\text{C}4}$ est la composition isotopique moyenne de *P. repens*, $\delta^{13}\text{C}_{\text{T}0}$ est la composition isotopique moyenne de la SPOM à T0 et % C₄ est la contribution de *P. repens* à la composition isotopique de la MO.

Les analyses statistiques utilisées dans cette étude ont été effectuées via le logiciel PRIMER 5 en utilisant l'ANOSIM, le SIMPER et les nMDS. Le logiciel de programmation R (R Development Core Team 2010) a également été utilisé avec le package 'ecodist' (Goslee and Urban 2007) pour la matrice de Bray-Curtis et le package 'Vegan' (Oksanen et al. 2010) pour le test de dispersion et la Permanova.

3 Résultats

3.1 Acides gras

La composition en AG des feuilles de *P. repens* et des tissus de *S. auriculata*, prélevées dans les traitements fortes biomasses montrent des différences significatives (ANOSIM, $R = 0,35$, $p < 0,001$, Fig. III.3) au cours de l'expérience. Avec une dissimilarité moyenne de 32,6 %, les différences de composition en AG entre ces deux espèces se traduisent principalement par une plus forte proportion en 18:2ω6, 18:3ω3, 20:0, 22:0 et 24:0 pour *P. repens*, et une plus forte proportion en 14:0, 15:0, 15:0iso, 16:0 et 18:0 pour *S. auriculata*.

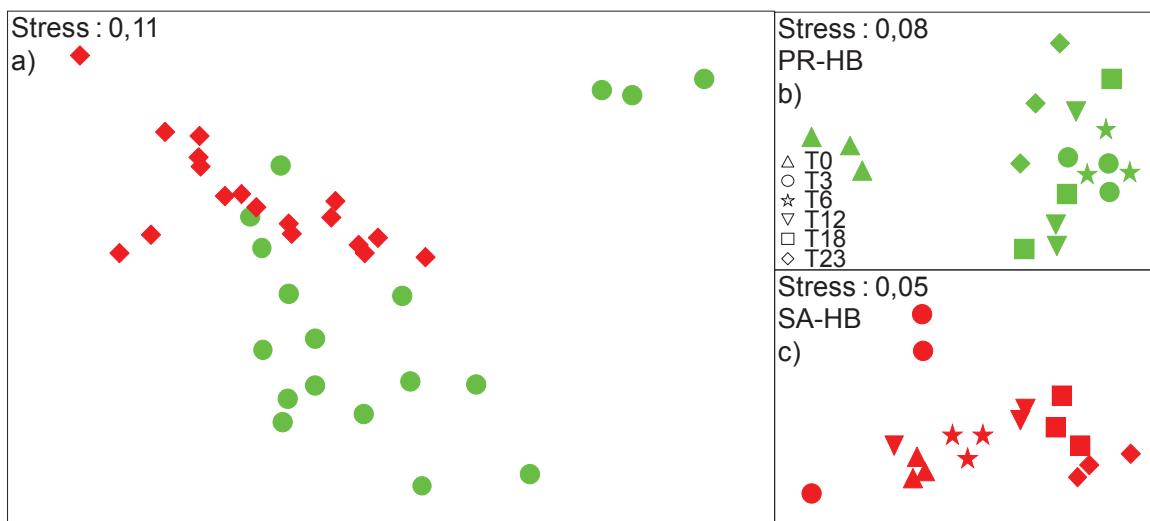


Fig. III.3. nMDS des proportions en AG (%) des tissus en *P. repens* et *S. auriculata* échantillonnés dans les traitements HB (a) et évolution temporelle dans les traitements PR-HB (b) et SA-HB (c).

Fig. III.3. nMDS of FA proportions (%) in *P. repens* and *S. auriculata* tissues, sampled in the treatments HB (a) and temporal evolution in the treatments PR-HB (b) and SA-HB (c).

Pour les feuilles de *P. repens*, une différence significative est enregistrée entre les temps d'échantillonnage (Permanova, $p = 0,0004$). Cette différence temporelle est expliquée par une plus forte proportion en AG 16:0, 18:2ω6 et 18:3ω3 à T0, et une plus forte proportion en 14:0, 15:0iso, 15:0anteiso, 16:1ω7, 17:0, 22:0 et 24:0 à T23. Pour *S. auriculata*, l'homogénéité des dispersions entre les temps n'étant pas vérifiée ($p = 0,003$), la Permanova ne permet donc pas d'évaluer des différences significatives entre les temps.

La composition en AG de la SPOM montre également des différences significatives entre les traitements (ANOSIM, $R = 0,44$, $p < 0,001$, Fig. III.4a). En particulier, une différence significative est enregistrée entre le traitement PR-HB et les traitements SA-HB ($R = 0,84$, $p < 0,001$, Fig. III.4a), SA-LB ($R = 0,93$, $p < 0,001$, Fig. III.4a), Ctrl ($R = 0,95$, $p < 0,001$, Fig. III.4a), et PR-LB ($R = 0,85$, $p < 0,001$, Fig. III.4a). De même entre le traitement PR-LB et les traitements SA-HB ($R = 0,31$, $p = 0,015$, Fig. III.4a), SA-LB ($R = 0,27$, $p = 0,001$, Fig. III.4a) et ctrl ($R = 0,39$, $p = 0,001$, Fig. III.4a). Toutefois, aucune différence n'a été mise en évidence entre les traitements SA-HB, SA-LB et Ctrl ($R < 0,03$, $p > 0,05$, entre les trois traitements, Fig. III.4a).

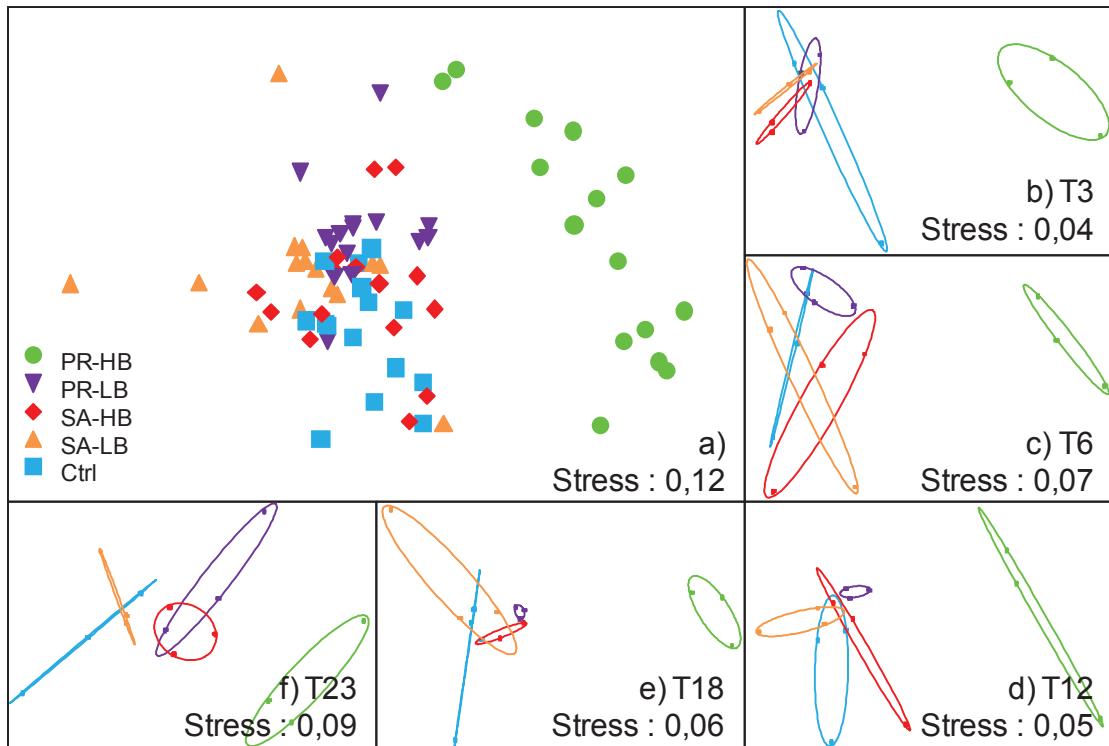


Fig. III.4. nMDS des proportions en AG (%) de la SPOM dans les traitements SA-HB, SA-LB, PR-HB, PR-LB et Ctrl (a) et évolution entre ces traitements à T3 (b), T6 (c), T12 (d), T18 (e) et T23 (f).

Fig. III.4. nMDS of FA proportions (%) in the SPOM of treatments SA-HB, SA-LB, PR-HB, PR-LB and Ctrl (a), and evolution between treatments at T3 (b), T6 (c), T12 (d), T18 (e) and T23 (f).

La similarité intra-groupe de la composition en AG est supérieure à 77 % dans tous les traitements (Tableau III.1). Les AG 12:0, 14:0, 15:0iso, 15:0, 16:0, 18:0 et 22:5ω6

représentent, dans chaque traitement, plus de 70 % de la quantité totale d'AG (Tableau III.1). La différence entre les traitements s'explique par une plus forte proportion en AG branchés (15:0iso, 15:0anteiso, et 17:0iso) et une faible proportion en 18:0 dans le traitement PR-HB par rapport aux autres traitements (Tableau III.1). À chaque temps de prélèvement, une différence significative est également enregistrée entre ces traitements, exceptés à T18 où l'homogénéité des dispersions ne permet pas d'évaluer par Permanova la présence de différences (Fig. III.4b-f, Tableau III.2).

Tableau III.1. Résumé du SIMPER pour chaque groupe de traitement (%) dans la SPOM.

Table III.1. Summary of SIMPER for each treatment group (%) in SPOM.

Traitement (similarité intra-groupe)	14:0	15:0iso	15:0anteiso	15:0	16:0	18:0	22:5ω6	Σ AG
SA-HB (82,6 %)	8,8	3,9	1,5	3,4	37,1	13,8	5,0	75,4
SA-LB (81,7 %)	9,4	3,4	1,4	3,5	33,0	13,2	4,0	71,7
PR-HB (77,3 %)	6,5	11,2	6,3	3,9	44,1	4,9	5,1	76,8
PR-LB (85,1 %)	8,7	6,8	1,6	3,7	33,7	12,7	4,5	73,7
Ctrl (83,7 %)	8,5	3,8	1,4	3,3	39,4	14,3	4,9	77,7

Tableau III.2. Résultat d'une Permanova sur les différences de composition en AG entre les traitements à chaque jour de prélèvement dans la SPOM.

Table III.2. Result of Permanova analysis on the differences in FA composition between the treatments at each sampling day in SPOM

	T3	T6	T12	T18	T23
Dispersion	0,33 ^{NS}	0,63 ^{NS}	0,26 ^{NS}	0,01	0,62 ^{NS}
Permanova	0,007	0,001	0,0006	0,0002	0,0002

^{NS} : non significatif

3.2 Isotopes stables

La composition isotopique en $\delta^{13}\text{C}$ des feuilles de *P. repens* ($-13,0 \pm 0,8 \text{\textperthousand}$, Fig. III.5) est plus enrichie que dans les tissus de *S. auriculata* ($-30,5 \pm 0,5 \text{\textperthousand}$, Fig. III.5). De même, la composition en $\delta^{15}\text{N}$ est plus enrichie (MWW, $p = 0,002$, Fig. III.5) pour *P. repens* ($4,0 \pm 1,3 \text{\textperthousand}$) que pour *S. auriculata* ($2,5 \pm 1,1 \text{\textperthousand}$). Cependant, les compositions isotopiques ne varient pas pendant l'expérience (Friedman, $p > 0,05$, Fig. III.5), excepté celle du $\delta^{13}\text{C}$ chez *P. repens* (Friedman, $p = 0,05$, Fig. III.5). Toutefois, un test *a posteriori* appliqué à ces données ne

permet pas de montrer de différences entre deux temps d'échantillonnage (MWW, $p > 0,05$, Fig. III.5).

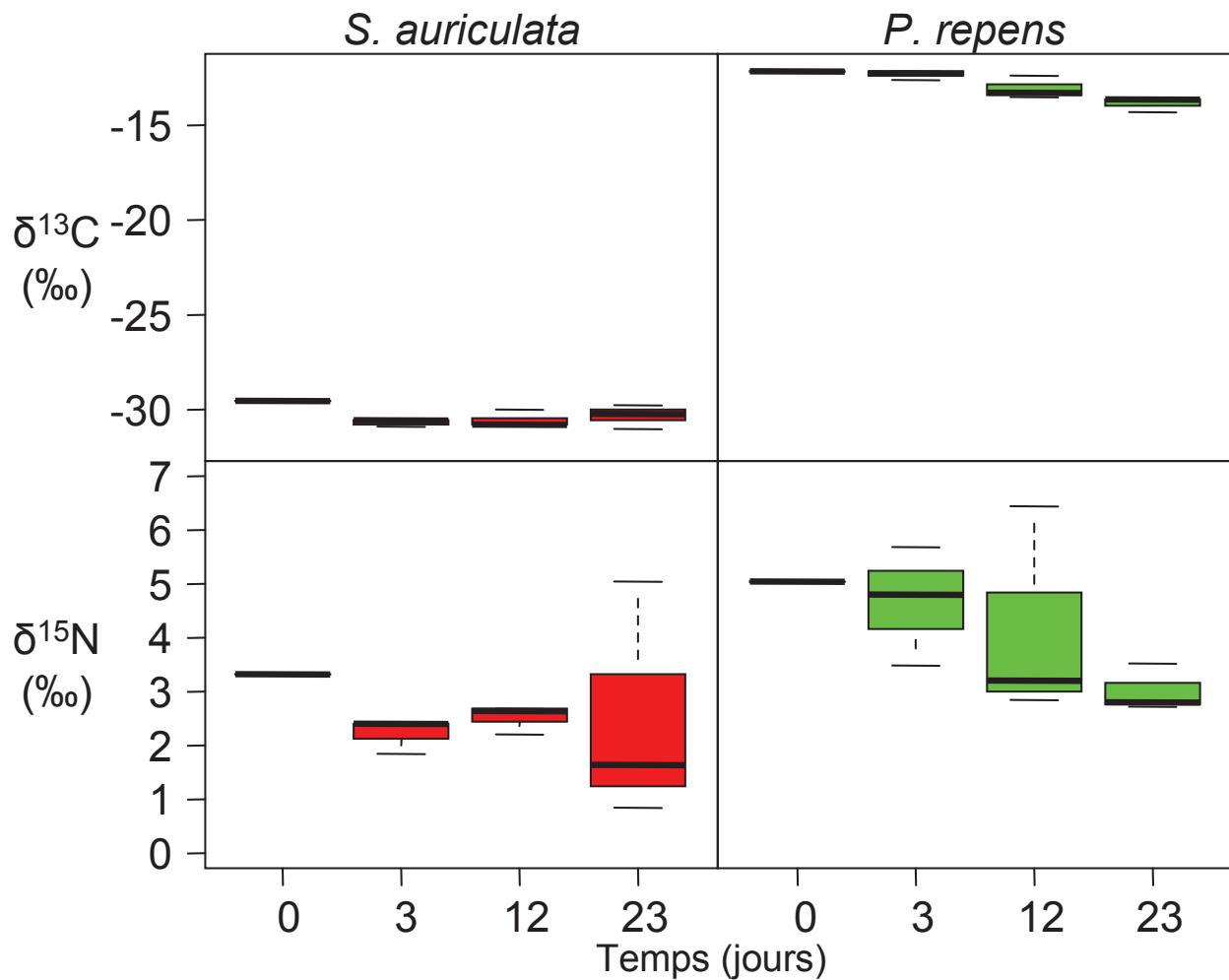


Fig. III.5. Boxplot des compositions isotopiques en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (‰) des tissus de *S. auriculata* et *P. repens* aux différents jours de prélèvements.

Fig. III.5. Boxplot of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ isotopic compositions (‰) in *S. auriculata* and *P. repens* tissues at each sampling day.

Aucune différence significative n'est enregistrée entre les traitements pour le $\delta^{15}\text{N-PON}$ sur l'ensemble de l'expérience (KW, $p > 0,05$, Fig. III.6). Par contre, des différences significatives sont mises en évidence pour le $\delta^{13}\text{C-POC}$ et $\delta^{13}\text{C-DOC}$ (KW, $p = 5 \cdot 10^{-12}$ et $p = 2 \cdot 10^{-11}$, respectivement, Fig. III.6). Pour le $\delta^{13}\text{C-POC}$, on observe des différences entre chaque traitement (MWW, $p < 0,05$, Fig. III.6), excepté entre SA-HB et Ctrl (MWW, $p > 0,05$, Fig. III.6), avec une composition isotopique plus enrichie pour PR-HB

($-14,3 \pm 1,0 \text{ \%}$) suivi par PR-LB ($-21,0 \pm 3,1 \text{ \%}$). Il en est de même pour la composition en $\delta^{13}\text{C}$ -DOC qui est plus enrichie dans les traitements PR-HB ($-17,8 \pm 1,2 \text{ \%}$) et PR-LB ($-24,9 \pm 1,0 \text{ \%}$). Cependant, aucune différence n'est enregistrée entre les traitements SA et le traitement Ctrl pour le $\delta^{13}\text{C}$ -DOC (MWW, $p > 0,05$, Fig. III.6).

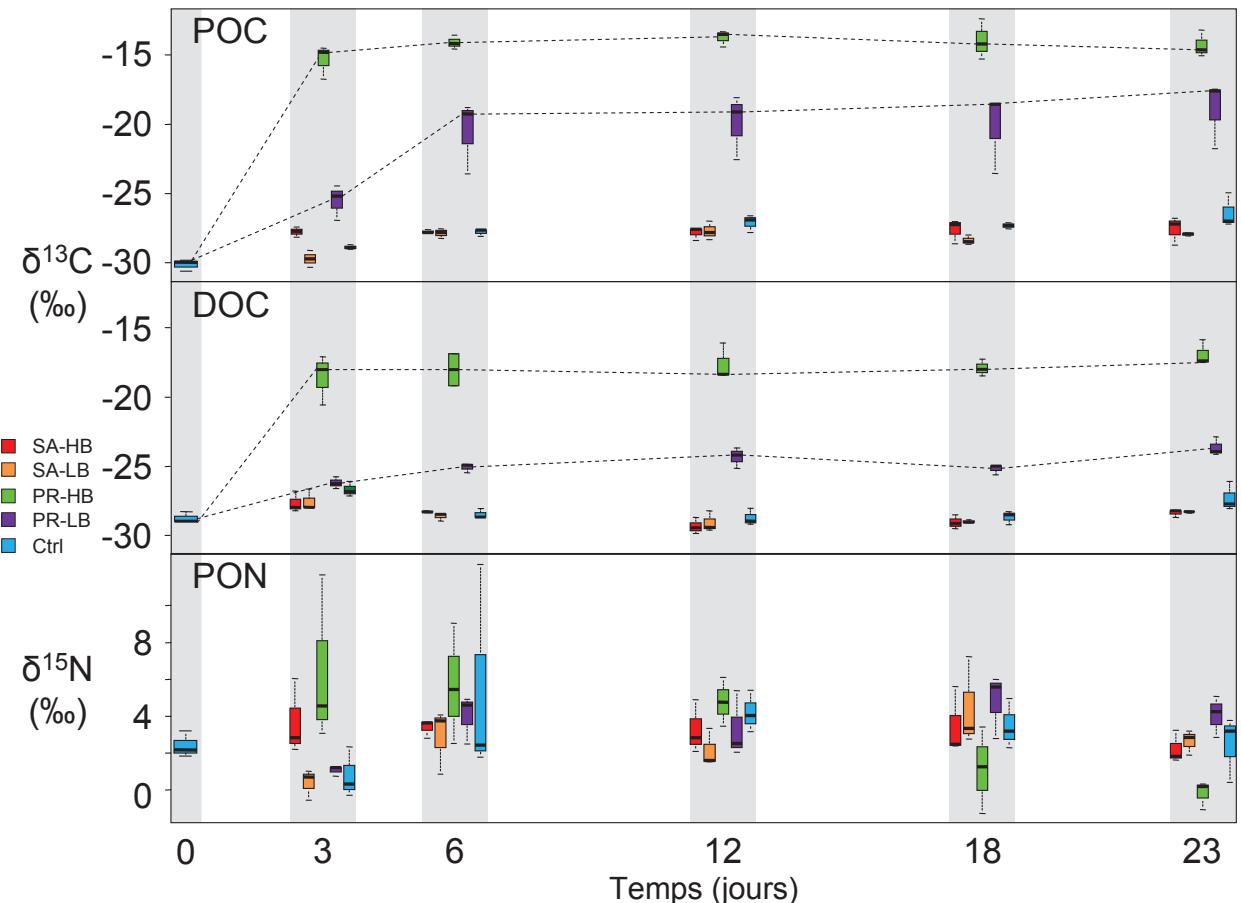


Fig. III.6. Boxplot des compositions isotopiques en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (%) de la SPOM (POC et PON) et du DOC dans les traitements SA-HB, SA-LB, PR-HB, PR-LB et Ctrl aux différents jours de prélèvements.

Fig. III.6. Boxplot of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ isotopic compositions (%) of the SPOM (POC and PON) and DOC in treatments SA-HB, SA-LB, PR-HB, PR-LB and Ctrl at each sampling day.

La composition isotopique de la SPOM (POC et PON), avant introduction des macrophytes dans chaque traitement, était de $-30,1 \pm 0,4 \text{ \%}$ ($\delta^{13}\text{C}$) et $2,4 \pm 0,7 \text{ \%}$ ($\delta^{15}\text{N}$). De même, le DOC à T0 avait une composition en $\delta^{13}\text{C}$ de $-28,7 \pm 0,4 \text{ \%}$ (Fig. III.6). Une différence significative a été enregistrée entre les T0 et T23 dans le traitement Ctrl pour le

$\delta^{13}\text{C}$ -POC et le $\delta^{13}\text{C}$ -DOC (Friedman, $p = 0,03$, respectivement, Fig. III.6). Toutefois, un test *a posteriori* n'a pas permis de détecter de différences pour le $\delta^{13}\text{C}$ -POC et le $\delta^{13}\text{C}$ -DOC du traitement Ctrl entre deux pas de temps (MWW, $p > 0,05$, Fig. III.6). Entre T3 et T23, aucune différence, quel que soit le traitement, n'a été enregistrée pour le $\delta^{15}\text{N}$ -PON (Friedman, $p > 0,05$, Fig. III.6). Il en est de même pour les traitements SA-HB, SA-LB et PR-LB pour le $\delta^{13}\text{C}$ -POC et $\delta^{13}\text{C}$ -DOC (Friedman, $p > 0,05$, Fig. III.6). Toutefois, une différence significative au cours du temps a été enregistrée pour le traitement PR-LB (Friedman, $p = 0,02$, pour le $\delta^{13}\text{C}$ -POC et le $\delta^{13}\text{C}$ -DOC respectivement), mais pas de différences entre deux pas de temps (MWW, $p > 0,05$).

La contribution de *P. repens* à la SPOM et la MOD des traitements PR-HB et PR-LB est mesurée avec l'Equation 1, où les feuilles de *P. repens* contribuent à plus de 80 % à la SPOM du traitement PR-HB (Fig. III.7). Cette contribution est plus faible pour le traitement PR-LB (30 à 70 %, Fig. III.7) dans la SPOM. De même, la contribution des feuilles de *P. repens* est plus faible dans la MOD quelle que soit le traitement (Fig. III.7).

3.3 Paramètres biochimiques

Aucune différence n'est enregistrée pour la concentration en Chl *a* entre les traitements (KW, $p > 0,05$, Fig. III.8). Cependant, une différence significative est enregistrée entre les traitements pour le DOC, DON, NO_2^- , NO_3^- , NH_4^+ et PO_4^{3-} (Tableau III.3). De même, une différence significative est enregistrée pour les concentrations en Phe, les abondances bactériennes et les concentrations en glucides et protéines entre les différents traitements (Figs. III.8-9, Tableau III.3-4). Une différence significative est également enregistrée pour l'activité de l'Aminopeptidase et la PB estimées par la thymidine et la leucine (KW, $p < 0,05$, Figs. III.10-11, Tableau III.4) mais pas pour l'activité de la β -glucosidase (KW, $p > 0,05$, Fig. III.10, Tableau III.4). Ces différences entre traitements s'expriment principalement par de

plus fortes valeurs de l'ensemble de ces variables pour le traitement PR-HB, excepté pour les ions NO_2^- et NO_3^- , pour lesquels les plus fortes concentrations sont mesurées dans le traitement PR-LB (Figs. III.8-13).

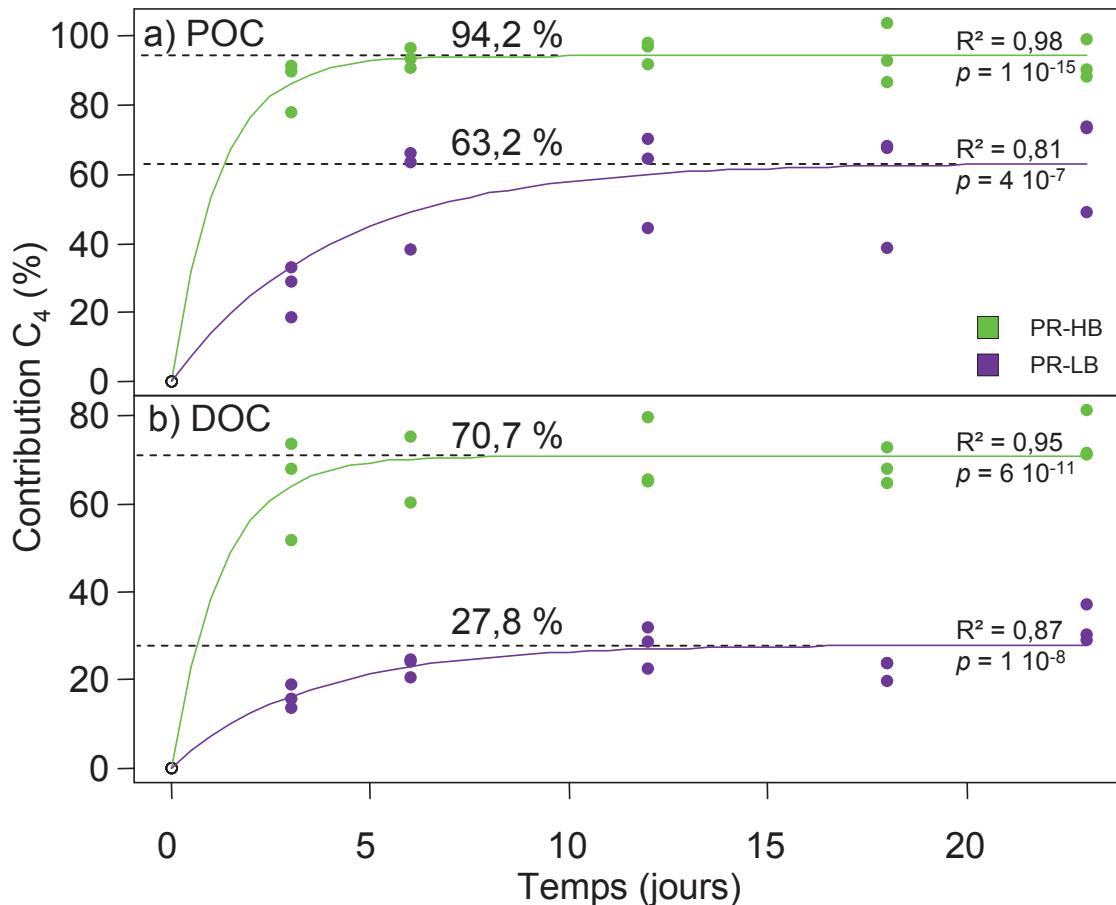


Fig. III.7. Régression non linéaire de la contribution des feuilles de *P. repens* à la composition isotopique en $\delta^{13}\text{C}$ du POC et du DOC dans les traitements PR-HB et PR-LB, calculés avec l'équation 1.

Fig. III.7. Non-linear regression of *P. repens* leaves contributions to the $\delta^{13}\text{C}$ isotopic compositions of POC and DOC in treatments PR-HB and PR-LB, calculated with equation 1.

Une différence temporelle est également enregistrée pour le traitement PR-HB, en particulier pour les protéines (Friedman, $p = 0,04$), les ions NH_4^+ (Friedman, $p = 0,02$) et la PB leucine (Friedman, $p = 0,03$). Toutefois, un test *a posteriori* ne permet pas d'identifier de différences entre deux pas de temps (MWW, $p > 0,05$).

Tableau III.3. Résultat d'un test KW et d'un MMW *a posteriori* comparant les concentrations en DOC, DON, NO₂⁻, NO₃⁻, NH₄⁺, PO₄³⁻, Phe et Bact entre les différents traitements.

Table III.3. Results of KW test and MMW post-hoc test of the differences in DOC, DON, NO₂⁻, NO₃⁻, NH₄⁺, PO₄³⁻, Phe and Bact concentrations between treatments.

	DOC	DONN	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	NH ₄ ⁺	PO ₄ ³⁻	Phe	Bact
KW	3 10⁻⁹	3 10⁻⁶	1 10⁻⁶	6 10⁻⁵	1 10⁻⁷	3 10⁻⁸	9 10⁻⁶	5 10⁻¹⁰
Ctrl:SA-HB	0,21 ^{NS}	0,01	0,36 ^{NS}	0,20 ^{NS}	0,02	0,67 ^{NS}	0,06 ^{NS}	0,08 ^{NS}
Ctrl:SA-LB	0,003	0,006	0,59 ^{NS}	2 10⁻⁴	0,30 ^{NS}	0,46 ^{NS}	0,001	0,90 ^{NS}
Ctrl:PR-HB	<1 10 ⁻⁴	2 10⁻⁴	1 10⁻⁴	2 10⁻⁴	<1 10 ⁻⁴	<1 10 ⁻⁴	<1 10 ⁻⁴	1 10⁻⁴
Ctrl:PR-LB	0,90 ^{NS}	0,002	0,004	0,006	8 10⁻⁴	0,006	0,38 ^{NS}	0,21 ^{NS}
SA-HB:SA-LB	0,009	0,61 ^{NS}	0,41 ^{NS}	0,10 ^{NS}	0,29 ^{NS}	0,90 ^{NS}	0,03	0,05 ^{NS}
SA-HB:PR-HB	<1 10 ⁻⁴	0,002	0,001	0,10 ^{NS}	<1 10 ⁻⁴	<1 10 ⁻⁴	<1 10 ⁻⁴	3 10⁻⁴
SA-HB:PR-LB	0,02	0,04	0,04	0,10 ^{NS}	0,29 ^{NS}	0,02	0,02	0,04
SA-LB:PR-HB	<1 10 ⁻⁴	0,001	1 10⁻⁴	0,75 ^{NS}	1 10⁻⁴	<1 10 ⁻⁴	<1 10 ⁻⁴	1 10⁻⁴
SA-LB:PR-LB	2 10⁻⁴	0,006	0,007	0,95 ^{NS}	0,11 ^{NS}	0,008	4 10⁻⁴	0,90 ^{NS}
PR-HB:PR-LB	<1 10 ⁻⁴	0,006	0,36 ^{NS}	0,95 ^{NS}	<1 10 ⁻⁴	<1 10 ⁻⁴	<1 10 ⁻⁴	1 10⁻⁴

Tableau III.4. Résultat d'un test KW et d'un MMW *a posteriori* comparant les concentrations en glucides, protéines, mesures d'activité de la β-glucosidase et de l'aminopeptidase et PB estimées avec la thymidine et la leucine entre les différents traitements.

Table III.4. Result of a KW test and MMW post-hoc test of the differences in carbohydrates and proteins concentrations, β-glucosidase and aminopeptidase activities and BP estimated with the thymidine and leucine between treatments.

	Glucides	Protéines	β-glucosidase	Aminopeptidase	PB thymidine	PB leucine
KW	0,006	0,04	0,64 ^{NS}	5 10⁻⁸	0,04	0,01
Ctrl:SA-HB	0,52 ^{NS}	0,50 ^{NS}	0,96 ^{NS}	0,03	0,95 ^{NS}	0,45 ^{NS}
Ctrl:SA-LB	0,98 ^{NS}	0,22 ^{NS}	0,88 ^{NS}	0,48 ^{NS}	0,42 ^{NS}	0,04
Ctrl:PR-HB	0,03	0,11 ^{NS}	0,96 ^{NS}	<1 10 ⁻⁴	0,18 ^{NS}	0,90 ^{NS}
Ctrl:PR-LB	0,52 ^{NS}	0,74 ^{NS}	0,96 ^{NS}	0,008	0,55 ^{NS}	0,90 ^{NS}
SA-HB:SA-LB	0,52 ^{NS}	0,14 ^{NS}	0,88 ^{NS}	0,004	0,44 ^{NS}	0,14 ^{NS}
SA-HB:PR-HB	0,09 ^{NS}	0,11 ^{NS}	0,96 ^{NS}	0,0009	0,18 ^{NS}	0,38 ^{NS}
SA-HB:PR-LB	0,17 ^{NS}	0,74 ^{NS}	0,96 ^{NS}	0,38 ^{NS}	0,42 ^{NS}	0,38 ^{NS}
SA-LB:PR-HB	0,03	0,22 ^{NS}	0,88 ^{NS}	<1 10 ⁻⁴	0,44 ^{NS}	0,03
SA-LB:PR-LB	0,52 ^{NS}	0,22 ^{NS}	0,96 ^{NS}	0,002	0,18 ^{NS}	0,03
PR-HB:PR-LB	0,01	0,11 ^{NS}	0,96 ^{NS}	0,002	0,05 ^{NS}	0,90 ^{NS}

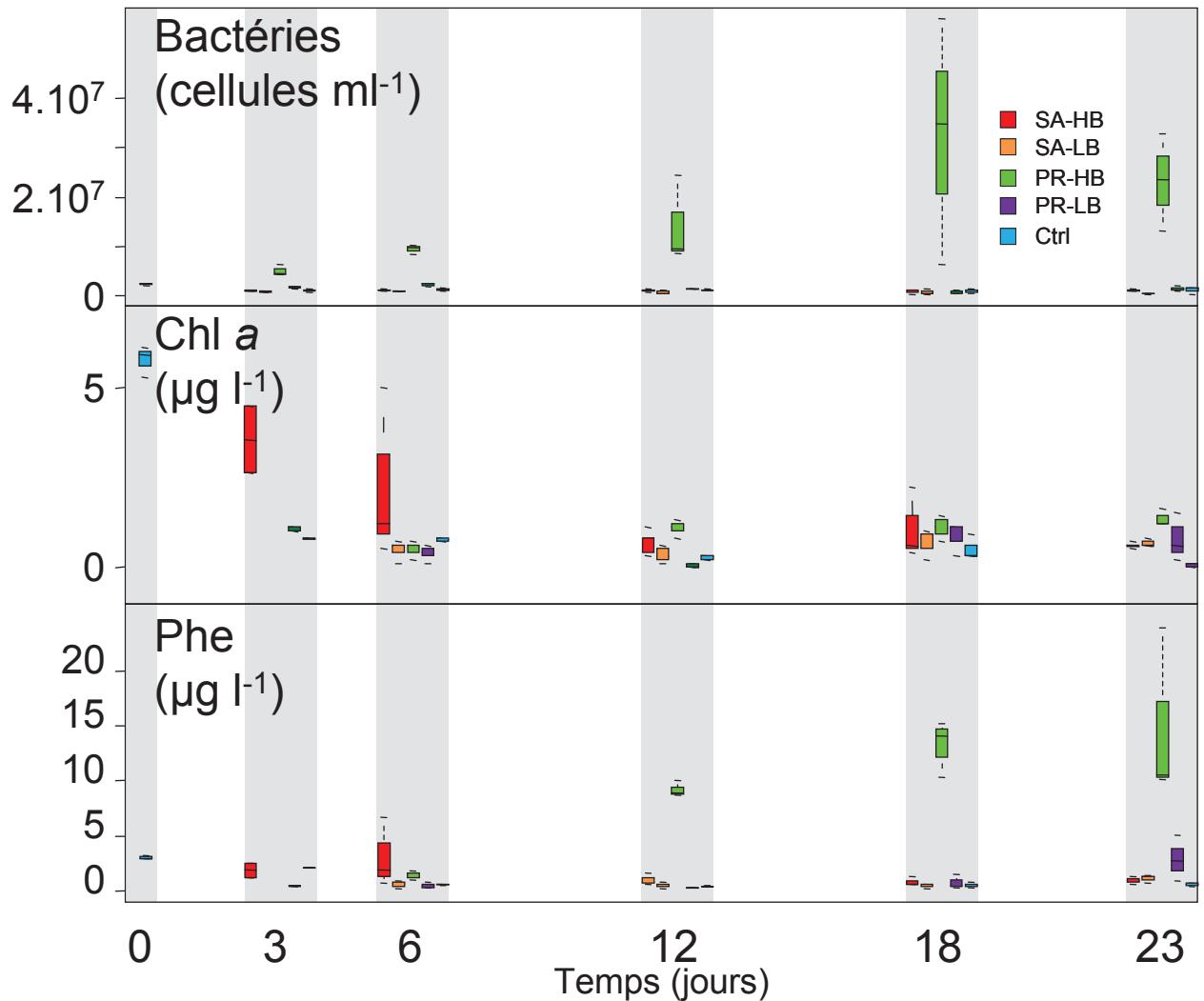


Fig. III.8. Boxplot des abondances bactériennes et des concentrations en Chl *a* et Phe dans les traitements SA-HB, SA-LB, PR-HB, PR-LB et Ctrl aux différents jours de prélèvements.

Fig. III.8. Boxplot of bacterial abundances and Chl *a* and Phe concentrations in treatments SA-HB, SA-LB, PR-HB, PR-LB and Ctrl at each sampling day.

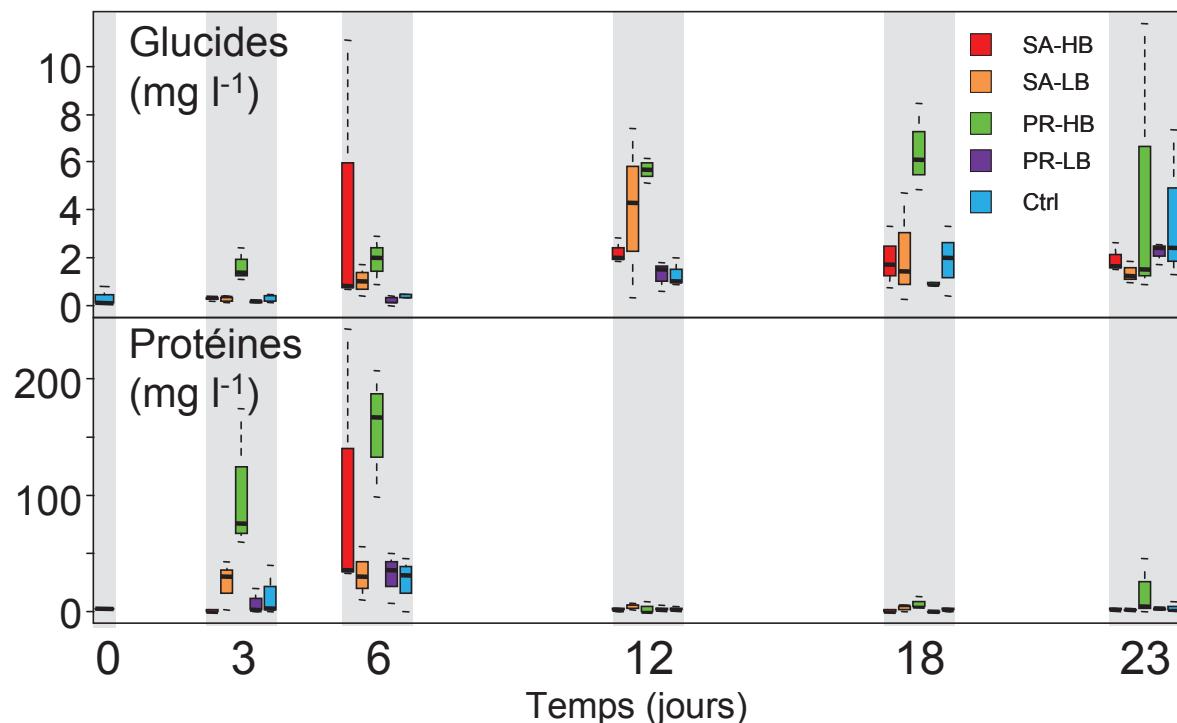


Fig. III.9. Boxplot des concentrations en glucides et protéines dans les traitements SA-HB, SA-LB, PR-HB, PR-LB et Ctrl aux différents jours de prélèvements.

Fig. III.9. Boxplot of glucose and proteins concentrations in treatments SA-HB, SA-LB, PR-HB, PR-LB and Ctrl at each sampling day.

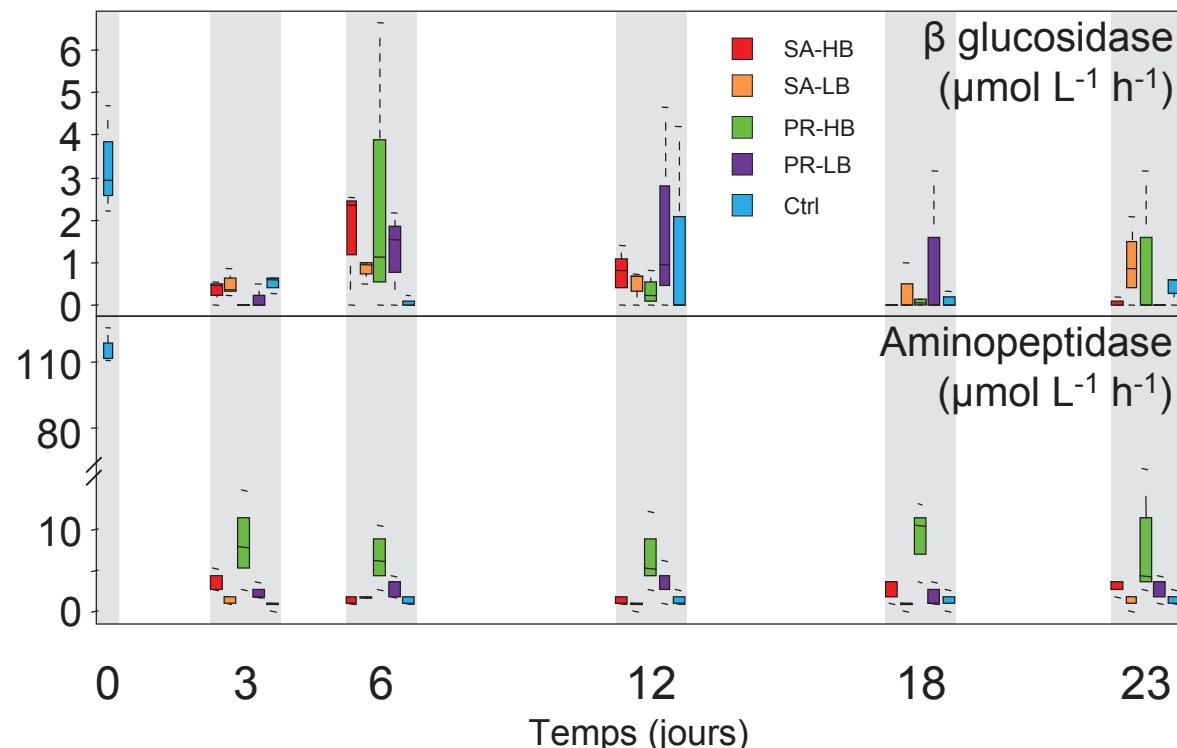


Fig. III.10. Boxplot des mesures d'activité de la β -glucosidase et de l'aminopeptidase dans les traitements SA-HB, SA-LB, PR-HB, PR-LB et Ctrl aux différents jours de prélèvements.

Fig. III.10. Boxplot of β -glucosidase and aminopeptidase activities in treatments SA-HB, SA-LB, PR-HB, PR-LB and Ctrl at each sampling day.

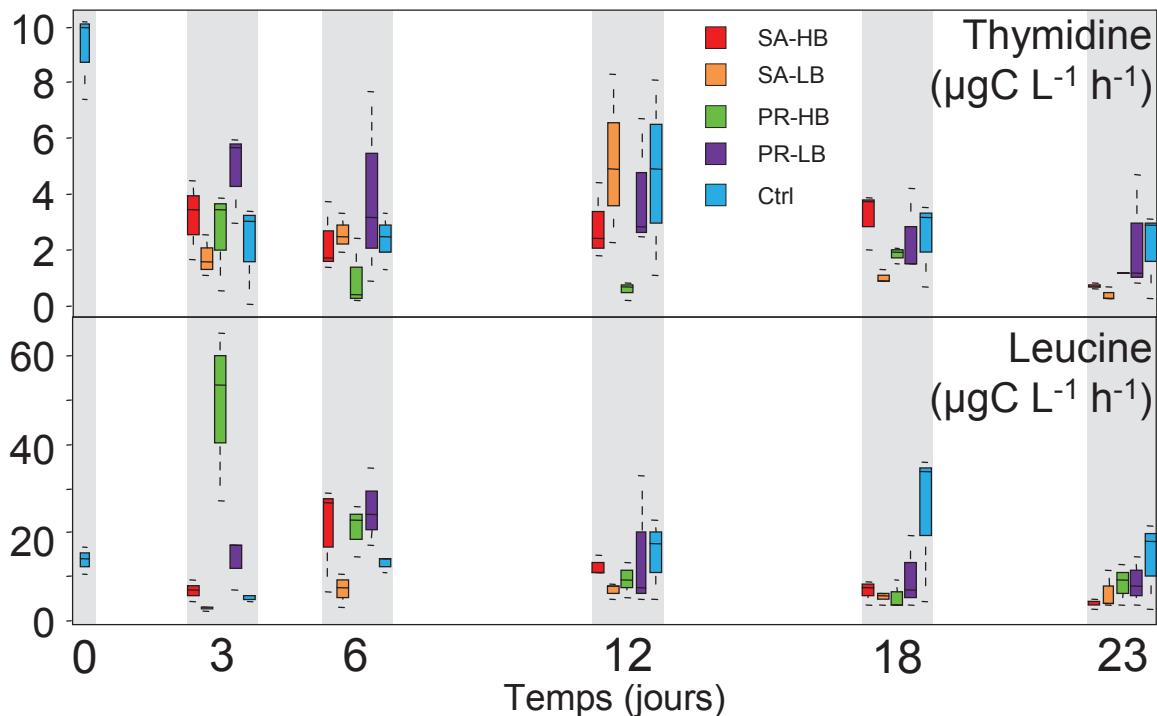


Fig. III.11. Boxplot des mesures de PB dans les traitements SA-HB, SA-LB, PR-HB, PR-LB et Ctrl aux différents jours de prélèvements.

Fig. III.11. Boxplot of BP estimation in treatments SA-HB, SA-LB, PR-HB, PR-LB and Ctrl at each sampling days.

4 Discussion

Des différences de composition en AG sont mises en évidence entre les feuilles de *P. repens* et les tissus de *S. auriculata* (Fig. III.3), avec une plus forte proportion en 18:2 ω 6 et 18:3 ω 3 chez *P. repens*, précédemment utilisés comme marqueurs des macrophytes dans cet environnement (Mortillaro et al. 2011). De même, les compositions en $\delta^{13}\text{C}$ de *P. repens* (-13,0 \pm 0,8 ‰) et *S. auriculata* (-30,5 \pm 0,5 ‰) sont conformes à celles attendues pour des plantes ayant respectivement des voies de photosynthèse en C₄ et en C₃ (Smith and Epstein 1971).

Dans les traitements HB, durant laquelle des feuilles de *P. repens* et des tissus de *S. auriculata* ont été analysées à plusieurs reprises dans le temps, aucune évolution de la composition en AG n'a été mise en évidence excepté pour *P. repens* (Fig. III.5). En effet pour ce macrophyte, et après 23 jours d'expérience, les fortes proportions en AG 15:0iso,

15:0anteiso et 17:0, synthétisés principalement par les bactéries (Volkman et al. 1980, Kaneda 1991) suggèrent que cette évolution temporelle résulte principalement de la croissance de ces microorganismes à l'origine de la dégradation des feuilles de *P. repens*. Toutefois, les plus fortes proportions à T23 en AG 22:0 et 24:0 comparé à T0 dans les feuilles de *P. repens* suggèrent que ces AG à longue chaînes (AGLC) ne sont pas les plus rapidement affectés par la dégradation microbienne, comme précédemment observé dans des feuilles de mangrove (Mfilinge et al. 2003a).

La composition isotopique enrichie du $\delta^{13}\text{C}$ -POC (PR-HB T3, $-15,3 \pm 1,2\text{‰}$) suggère une contribution des feuilles de *P. repens* à la SPOM résultant de la dégradation de ce macrophyte (Figs. III.6-7). La dégradation de *P. repens* dans les traitements PR-HB et PR-LB modifie également la composition en AG de la SPOM, avec une plus forte contribution des AG bactériens dans ces traitements (Fig. III.4, Tableau III.1). Un transfert d'AG et de la composition en $\delta^{13}\text{C}$ des tissus de macrophyte vers la SPOM ou les sédiments, a également été mis en évidence pour *Spartina* spp., un macrophyte des marais salés qui utilise une voie de photosynthèse en C₄ (Boschker et al. 1999). Un transfert d'AG a été également suggéré entre les feuilles de mangroves et leur milieu (Mfilinge et al. 2003b). Toutefois, pour *S. auriculata*, l'absence de différences de composition en AG dans la SPOM entre les traitements SA-HB, SA-LB et Ctrl, ne permet de conclure quant à un échange avec la SPOM sur la durée de cette expérience (Fig. III.4, Tableau III.1). De même, le $\delta^{13}\text{C}$ -POC du traitement Ctrl (T0, $-30,1 \pm 0,4\text{‰}$, Fig. III.6) ne permet pas de rendre compte d'une quelconque dégradation des tissus de *S. auriculata* affectant la qualité de SPOM. En effet, la composition isotopique du carbone est similaire entre la SPOM des traitements Ctrl, SA-HB, SA-LB et les tissus de *S. auriculata* ($-30,5 \pm 0,5\text{‰}$, Figs. III.5-6).

Les valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ du POC et du DOC restent stables pendant toute l'expérience et dans tous les traitements à partir de T3. Cette stabilité a également été mise en évidence pendant près de 100 jours dans des conditions expérimentales de dégradation pour les mêmes espèces (*P. repens*, *S. auriculata*) ainsi que pour d'autres macrophytes aquatiques (Fellerhoff et al. 2003). Toutefois, un enrichissement en $\delta^{13}\text{C}$ est observé entre le T0 et le T3 dans les traitements PR-HB et PR-LB (Fig. III.6), ainsi qu'une plus forte contribution de la composition isotopique des feuilles de *P. repens* à celles de la SPOM et du DOC (Fig. III.7). Cet enrichissement, également observé après seulement un jour dans l'expérience de Fellerhoff et al. (2003) pour la SPOM du traitement *P. repens*, suggère une dégradation très rapide des feuilles de ce macrophyte. Une perte de biomasse estimée entre 60 et 90 % en deux à trois semaines de dégradation a précédemment été mise en évidence dans des macrophytes aquatiques du bassin Amazonien (Howard-Williams and Junk 1976, Furch and Junk 1992, Fellerhoff et al. 2003). Toutefois, après 186 jours d'incubation, Howard-Williams et Junk (1976) récupèrent près de 50 % du poids sec de *S. auriculata* initialement utilisé dans leur expérience de dégradation. Après 21 jours d'incubation, environ 80 % du poids sec initial de *Eichornia crassipes*, un autre macrophyte en C₃ rencontrée en Amazonie, est également récupéré dans l'expérience de dégradation de Fellerhoff et al. (2003). Les pourcentages de biomasse récupérés dans les expériences de Fellerhoff et al. (2003) ainsi que Howard-Williams et Junk (1976) pour les macrophytes en C₃, confirment une dynamique de dégradation beaucoup moins rapide pour *S. auriculata* que pour les macrophytes en C₄, tel que suggéré ici par l'absence de différences de la composition en AG et compositions isotopiques entre le traitement Ctrl et les traitements SA-HB et SA-LB de la présente étude (Figs. III.4 et 6, Tableau III.1).

La dégradation rapide de *P. repens* est également mise en évidence à T3 et T6 par la libération dans le milieu d'une forte quantité de protéines pour le traitement PR-HB (Fig. III.9). Cette dégradation est confirmée par l'activité de l'aminopeptidase bactérienne (Fig. III.10), ainsi que par l'incorporation de leucine (Fig. III.11), qui permet de quantifier la production de protéine bactériennes (Bastviken and Tranvik 2001). De même, l'activité de la β -glucosidase bactérienne est stimulée au début de l'expérience (T3 à T6, Fig. III.10), suggérant une libération de polysaccharides par *P. repens*, comme cela a été observé pour un autre macrophyte en C₄ *Spartina* spp. (Benner et al. 1987). L'augmentation de la concentration en glucides dans le traitement PR-HB au cours de l'expérience (Fig. III.9) coïncide avec une diminution de l'activité de la β -glucosidase du fait de la disponibilité en substrat (Fig. III.10). En effet, une saturation du milieu en hexoses (e.g. polysaccharides dégradés en monosaccharides) a pour conséquence une répression de la synthèse de cette enzyme car les hexoses présents dans le milieu permettent de maintenir la croissance bactérienne et leur métabolisme (Chrost 1989).

Dans le traitement PR-HB la faible concentration en Chl α ($< 5 \mu\text{g l}^{-1}$, Fig. III.8) suggère l'absence de microalgues dans ce traitement, malgré l'augmentation de la concentration en Phe qui résulte vraisemblablement de la dégradation de la Chl α des feuilles de *P. repens* (Fig. III.8). L'absence d'une source d'énergie potentielle autre que celle des feuilles de *P. repens*, confirme donc que l'activité et la PB (Figs. III.10-11) mesurées dans ce traitement résultent principalement de la dégradation de ce macrophyte. Cependant, l'effet de l'ajout de biomasse dans les autres traitements reste difficile à évaluer, du fait d'une forte variabilité dans les mesures d'activité et de PB.

En fin d'expérience, malgré l'absence de tendance quant à l'incorporation de thymidine radiomarquée, utilisée pour estimer la production de cellules bactériennes, l'abondance de

bactéries dans le traitement PR-HB semble favorisée par l'augmentation en substrat disponible (glucides/glucose, Fig. III.9) ainsi qu'en nutriments (DON, NH_4^+ et PO_4^{3-} , Figs. III.12-13).

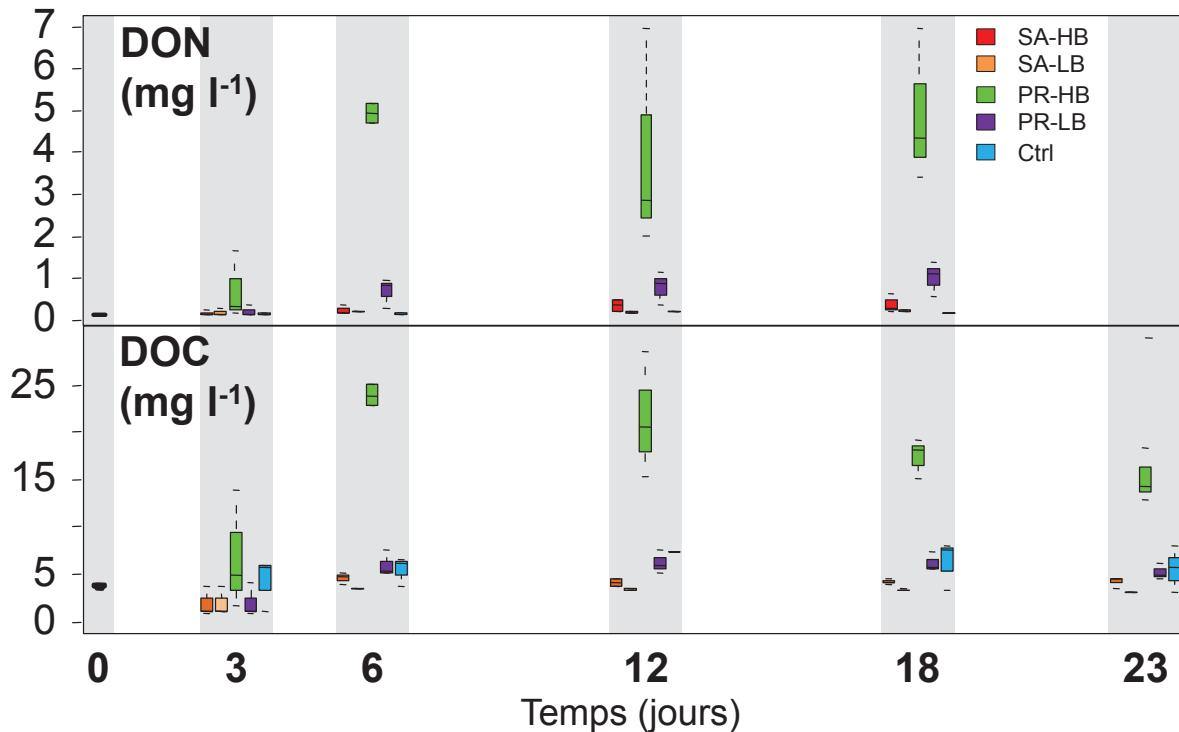


Fig. III.12. Boxplot des concentrations en DON et DOC dans les traitements SA-HB, SA-LB, PR-HB, PR-LB et Ctrl aux différents jours de prélèvements.

Fig. III.12. Boxplot of DON and DOC concentrations in treatments SA-HB, SA-LB, PR-HB, PR-LB and Ctrl at each sampling days.

Outre les changements observés sur la composition en AG et le $\delta^{13}\text{C}$ -POC dans le traitement PR-HB (Figs. III.4 et III.6), la dégradation des feuilles de *P. repens* a pour conséquence une augmentation dans l'eau de la concentration en composés carbonés, azotés et phosphatés (Figs. III.12-13). Furch et Junk (1992) ont mis en évidence une forte libération dans l'eau de PO_4 , DON et potassium (K) durant la décomposition de *P. fasciculatum* et *Echinochloa polystachya*, qui sont également des macrophytes en C_4 ; suggérant que ces derniers constituent une source majeure de N, P et K en Amazonie. Les concentrations en DOC, DON, NH_4^+ et PO_4^{3-} enregistrées dans le traitement PR-HB (Figs. III.12-13), suggèrent que *P. repens* constitue également une importante source de carbone, azote et phosphore en

Amazonie au regard des biomasses maximales estimée pour ces espèces qui sont de 57,6 t ha⁻¹ pour *P. fasciculatum* et 33 t ha⁻¹ pour *P. repens* (Junk and Piedade 1993a).

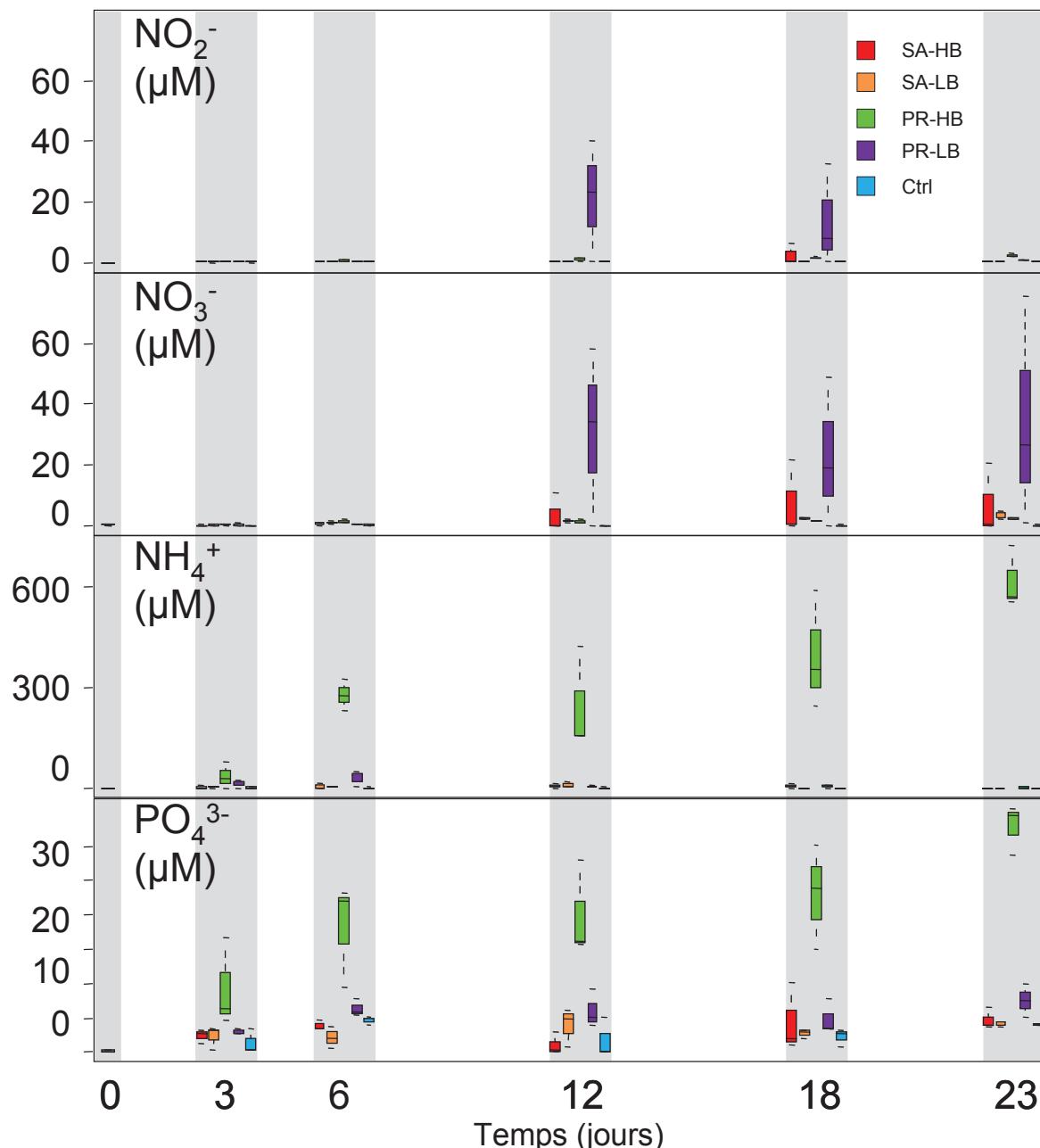


Fig. III.13. Boxplot des concentrations en NO_2^- , NO_3^- , NH_4^+ et PO_4^{3-} dans les traitements SA-HB, SA-LB, PR-HB, PR-LB et Ctrl aux différents jours de prélèvements.

Fig. III.13. Boxplot of NO_2^- , NO_3^- , NH_4^+ and PO_4^{3-} concentrations in treatments SA-HB, SA-LB, PR-HB, PR-LB and Ctrl at each sampling days.

Une augmentation de la concentration en DOC est également mise en évidence, avec à T6 un maximum de $24 \pm 1,5 \text{ mg l}^{-1}$ dans le traitement PR-HB (Fig. III.12). Toutefois, une diminution progressive de cette concentration est observée à partir de T12. Cette diminution

suggère une minéralisation de ce dernier en carbone inorganique, par l'activité bactérienne (Rai and Hill 1984). En effet, une diminution du ratio C/N dans une expérience avec les mêmes espèces de macrophytes, a été attribué à une perte de carbone par minéralisation (Fellerhoff et al. 2003). De même, les macrophytes en C₄, avec un CO enrichi en δ¹³C, seraient préférentiellement oxydés par les bactéries lors de la respiration et production de CO₂ (Quay et al. 1992, Waichman 1996). En outre, ces derniers auteurs suggèrent que le fort taux de respiration mesurés dans les fleuves (Richey et al. 1990) serait principalement expliqué par l'oxydation bactérienne agissant sur les macrophytes en C₄.

En Amazonie, et en particulier dans le lac de Janauari, le maximum de biomasse pour *P. repens*, est observé pendant la période de crue (Junk and Piedade 1993a, Silva et al. 2009), et contribue au 65 % de la production primaire dans les Várzea attribués aux macrophytes en C₄ (Melack et al. 1999). Toutefois, à cette période la SPOM et la MOD dans le bassin Amazonien sont principalement caractérisées par un carbone issu d'une voie de photosynthèse en C₃ (Hedges et al. 1994, Mortillaro et al. 2011). En effet, la contribution des feuilles de *P. repens* à la MO de T0 (équation 1) est de 2,2 ± 2,4 % pour la SPOM et de 10,2 ± 2,2 % pour la MOD.

Cette étude montre que la prédominance du carbone en C₃ dans la composition de la SPOM est le reflet 1) d'une rapide consommation des macrophytes en C₄ par les bactéries, 2) d'une variation saisonnières de la production et biomasse de ces macrophytes suggéré par le fractionnement isotopique entre les traitement HB et LB et 3) d'un mélange isotopique entre une MO en C₃ très appauvrie en δ¹³C (e.g. phytoplancton, macrophytes, périphyton) et la composition isotopique très enrichie en δ¹³C des macrophytes en C₄ (e.g. *P. repens*, *E. polystachya*).

CHAPITRE IV :

UTILISATION DE LA MATIERE ORGANIQUE DES

PLAINES D'INONDATION (VÁRZEA DE CABALIANA

ET JANAUACÁ, AMAZONIE, BRESIL) DANS LE

REGIME TROPHIQUE DE NEUFS ESPECES DE

POISSONS

1 Introduction

Le bassin amazonien recense le plus grand nombre d'espèces de poissons d'eau douce sur la planète, avec plus de 2400 espèces identifiées (Leveque et al. 2008). De nombreuses espèces, qui vivent aussi bien dans le fleuve que dans les plaines d'inondation (localement appelées Várzea), ont un intérêt commercial (Souza et al. 2007). Ces poissons constituent une ressource alimentaire primordiale (apport de protéines et acides gras) pour les populations locales (Inhamuns et al. 2009).

La production piscicole résulte d'une série de transformations du carbone organique (CO) au travers du réseau trophique, qui commence par la fixation de dioxyde de carbone par les plantes et le phytoplancton (Forsberg et al. 1993). Par conséquent, la production primaire et son utilisation par les consommateurs sont des facteurs structurants du réseau trophique. Les principales sources de CO dans les Várzea sont les macrophytes aquatiques. En effet, leur contribution au total de la production primaire est estimée à 52-64 %, suivie par les arbres de la forêt inondée (28-32 %), le périphyton (5-8 %) et le phytoplancton (2-8 %) (Junk 1985c, Melack et al. 1999). Toutefois, de récentes études suggèrent une forte contribution du phytoplancton à la matière organique particulaire (MOP) des Várzea ainsi qu'une variabilité spatiale et saisonnière de sa contribution (Mortillaro et al. 2011, Chapitre II).

Pour déterminer le régime alimentaire des poissons, la méthode communément utilisée est l'analyse du contenu stomacal. Cependant, cette technique ne permet pas d'évaluer correctement la contribution relative des sources potentielles de nourriture (Oliveira et al. 2006) et nécessite une grande fréquence d'échantillonnage. De plus, elle ne donne qu'une image instantanée des aliments contenus dans l'estomac (Wantzen et al. 2002), non représentative de ce qui est réellement assimilé (Forsberg et al. 1993). Cette technique est maintenant de plus en plus souvent associée à une approche isotopique.

Dans le bassin amazonien, de nombreuses études ont utilisé les isotopes stables du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) afin de déterminer les sources autotrophes de nourritures pour les poissons (Araujo-Lima et al. 1986, Forsberg et al. 1993, Benedito-Cecilio and Araujo-Lima 2002). Toutefois ces études ne prennent pas en compte la composition isotopique en $\delta^{15}\text{N}$, pour laquelle un enrichissement d'environ 3 ‰ est généralement admis entre un consommateur et sa proie (Vander Zanden and Rasmussen 2001). Par conséquent, l'estimation de la contribution des sources de nourriture peut être biaisée en ne considérant que le $\delta^{13}\text{C}$ (Oliveira et al. 2006), en particulier pour un consommateur secondaire qui ne s'alimente pas directement sur une source autotrophe.

Les ratios isotopiques du carbone et de l'azote peuvent être utiles pour distinguer des producteurs autotrophes terrestres ou aquatiques. Cependant leur composition isotopique respective n'est pas toujours évidente à distinguer dans les écosystèmes d'eau douce. En particulier lorsqu'ils reçoivent des apports de MO d'origines diverses tel que le phytoplancton ou les plantes de type C₃ ou C₄ aquatiques ou terrestres (Hedges et al. 1986, Townsend-Small et al. 2005).

Les acides gras (AG) sont des composés relativement faciles à métaboliser et à stocker (Alfaro et al. 2006) qui font partie intégrante de la structure et du fonctionnement des cellules (Arts et al. 2001). Certains AG ne sont biosynthétisés que par des organismes spécifiques et transférés sans modification depuis les producteurs primaires vers les niveaux trophiques supérieurs (Parrish et al. 2000, Dalsgaard et al. 2003). Pour les poissons d'eau douce, en fonction du type de tissu analysé, la composition en acides gras (AG) peut apporter une information taxonomique dans le cas de l'étude du tissu cardiaque (Kwetegyeka et al. 2011) ou permet par l'étude des tissus musculaires de déterminer l'origine des sources et la qualité

de la nourriture dans les réseaux trophiques (Koussoroplis et al. 2011) ou le régime trophique (Ahlgren et al. 1994).

En Amazonie, les ressources alimentaires et l'espace disponible pour les espèces animales et végétales sont modulées par le cycle hydrologique (Junk 1997). Dans ce contexte, le but de cette étude était de : 1) Caractériser le régime alimentaire de neuf espèces de poissons parmi cinq groupes trophiques, par la composition en AG et isotopes stables ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) de leurs tissus ; 2) Evaluer l'utilisation de la matière organique (MO) dans le bassin Amazonien et sa variabilité spatiale et temporelle.

2 Matériel et Méthodes

2.1 Sites d'étude

Les échantillons ont été prélevés dans deux lacs de plaines d'inondations (Várzea de Cabaliana et Janauacá) de l'Amazonie centrale. Les deux Várzea sont adjacentes au fleuve Solimões, en amont de Manaus (Fig. IV.1), environ 1500 km en amont de l'embouchure du fleuve Amazone.

Ces Várzea sont alimentées par débordement par les eaux blanches du fleuve, qui sont caractérisées par une concentration élevée en MO dissoute et particulière provenant de matériel sédimentaire originaire des Andes (Sioli 1984). Ces Várzea reçoivent également des apports de leur propre bassin versant, en particulier Cabaliana qui est connectée à un fleuve d'eau noire (Manacapuru). Son bassin présente une surface de plus de 12800 km², contre environ 660 km² pour Janauacá. Ces Várzea incluent une grande variété de végétation typique des plaines d'inondations dans le bassin central de l'Amazone avec des zones boisées, des arbustes et des tapis de macrophytes aquatiques (Hess et al. 2003).

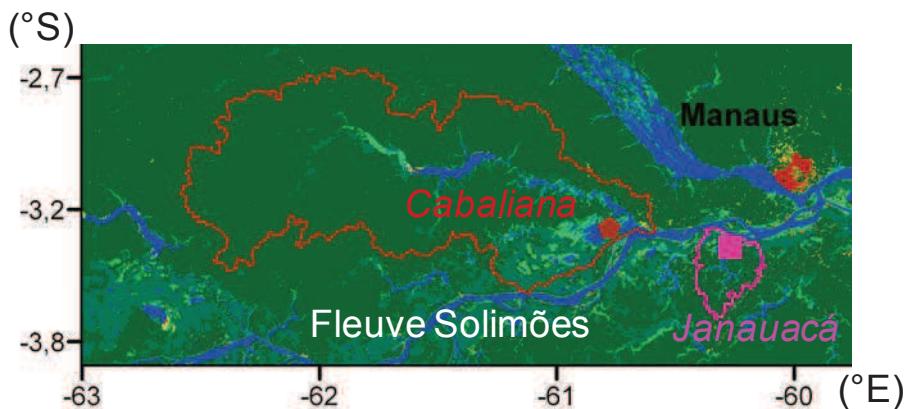


Fig. IV.1. Sites d'échantillonnage sur le fleuve Solimões dans la région de Manaus (Brésil). Le bassin versant de chaque Várzea est délimité par un trait plein rouge pour Cabaliana et rose pour Janauacá. © ESA 2010 et UCLouvain.

Fig. IV.1. Sampling sites on the Solimões River close to the city of Manaus (Brazil). Red line delineates the upland basin of Cabaliana Várzea and the pink line is for the upland basin of Janauacá © ESA 2010 et UCLouvain.

2.2 Echantillonnage

Les deux Várzea ont été échantillonnées en Octobre 2009 (campagne CBM6), un mois avant le niveau minimum des eaux, et en Septembre 2010 (CBM7), pendant la baisse du niveau d'eau (Fig. IV.2).

Les poissons ont été capturés au moyen de 6 filets maillants (2,5 m haut, 25 m long) avec des tailles d'ouverture des mailles de 20, 25, 30, 35, 40 et 50 mm, de nœud à nœud. Les filets étaient tendus au moment des principaux pics d'activité des poissons : en début de soirée (17-21 h) puis en début de matinée (5-9 h). Ils étaient répartis entre les principaux habitats présents dans chaque Várzea (eau libre ; plages ou berges non végétalisées ou avec un couvert végétal de type prairie ou forêt ; herbiers aquatiques) et généralement disposés proches de la berge et perpendiculairement à elle.

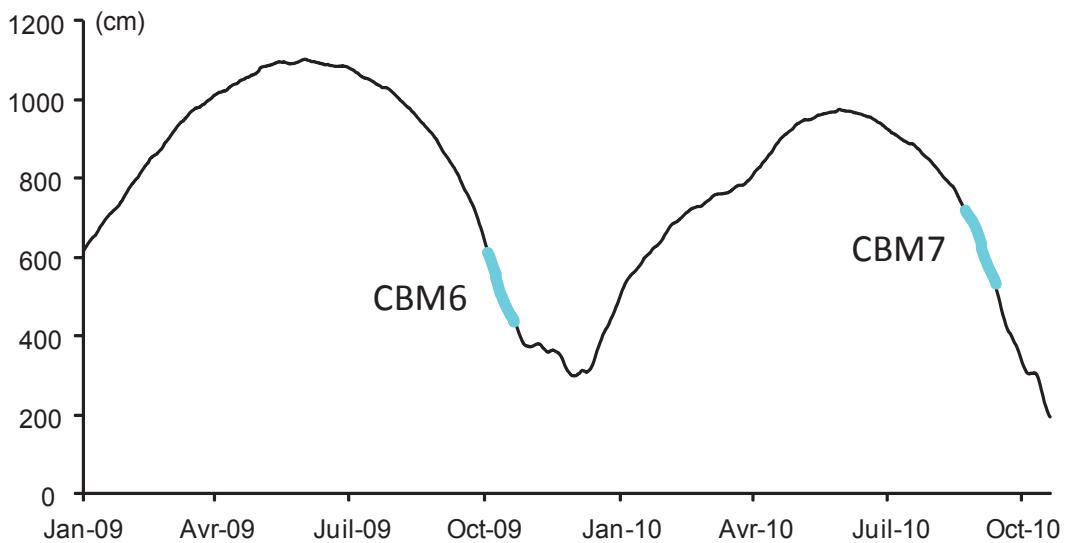


Fig. IV.2. Hydrogramme à la station d'Óbidos, station de mesure la plus en aval du fleuve Amazone, en cm au-dessus du niveau de la mer. Les zones colorées indiquent les périodes d'échantillonnage.

Fig. IV.2. Hydrograph at the Óbidos gauging station which is the most downstream station on the Amazon River. Colored area highlight the sampling seasons.

Après leur capture, les poissons ont été identifiés à l'espèce, photographiés et mesurés (longueur standard : depuis la pointe du museau jusqu'à la dernière vertèbre, en avant de la nageoire caudale). Pour chaque individu, un échantillon de muscle de 3 à 5 g a ensuite été prélevé dans la partie antéro-dorsale. Ces échantillons ont été congelés puis lyophilisés en vue de l'analyse de leur composition en acides gras et isotopes stables naturels du carbone et de l'azote.

Neuf espèces de poissons, issus des trois ordres les plus représentés dans les peuplements de poissons amazoniens, ont été sélectionnées, en fonction de leurs abondances lors des captures d'octobre 2009 et de septembre 2010 (Fig. IV.3, Tableau IV.1).

Ces espèces représentent un large éventail de régimes alimentaires qui peuvent être regroupés en cinq groupes et trois sous-groupes selon la littérature (Tableau IV.1) : détritivores, herbivores (avec trois sous-groupes d'espèces consommant préférentiellement des algues, des racines de macrophytes ou des fruits), insectivores, omnivores et piscivores. D'une manière générale, les poissons d'eau douce ont un comportement alimentaire

opportuniste (Hugueny and Pouilly 1999). Les groupes trophiques utilisés représentent donc une tendance générale et non pas un régime alimentaire basé sur l'utilisation stricte et univoque d'une seule ressource. De même, des différences de régime trophique sont communément observés en fonction du stade de développement et de la taille des poissons (Merigoux and Ponton 1998). En conséquence, pour chaque espèce, les individus les plus grands, correspondant au stade adulte, ont été sélectionnés.

Des sources potentielles de nourriture ont également été échantillonnées afin d'estimer leur contribution au régime alimentaire des différentes espèces de poissons. Les sources retenues sont la matière en suspension ($MOP > 0,7 \mu\text{m}$, filtre Whatman GF/F brûlés à 450°C pendant 12 h), les sédiments superficiels (benne Van Veen), le contenu de filets à plancton ($MOP > 63 \mu\text{m}$) et des feuilles et racines de macrophytes aquatiques. Quatre espèces de macrophytes ont été sélectionnées en fonction de leur abondance dans les Várzea étudiées : *Eichornia* sp. (aguapé), *Pistia stratiotes* (alface d'água), *Salvinia auriculata* (orelha-de-onça) et *Paspalum repens* (capim), constituant des tapis flottant qui sont également décrit comme des prairies flottantes (Junk and Howard-Williams 1984). Ces espèces qui utilisent le cycle de Calvin-Benson pour la fixation du carbone sont des C₃, excepté *P. repens* qui est une Poaceae en C₄. Elles ont été échantillonnées pendant le maximum des eaux (Juin 2009), qui correspond au pic de biomasse dans les Várzea (Silva et al. 2009). La composition isotopique de ces macrophytes peut être considérée comme similaire d'une saison à l'autre d'après les précédentes mesures sur ces mêmes espèces (Araujo-Lima et al. 1986, Benedito-Cecilio and Araujo-Lima 2002, Leite et al. 2002).

Tableau IV.1. Classification et groupes trophiques des neuf espèces de poissons échantillonnés (Fig. IV.3.).
 Table IV.1. Classification and trophic groups of the nine fish species sampled (Fig. IV.3.).

Ordre	Famille	Espèce	Nom commun (Brésil)	n	Groupe trophique	Référence
Perciformes	Cichlidae	<i>Cichla monoculus</i>	Tucunare	8	Piscivore	Oliveira et al. 2006
Characiformes	Hemiodontidae	<i>Hemiodus microlepis</i>	Orona	7	Herbivore (algues)	Mérona et al. 2008
Characiformes	Anostomidae	<i>Leporinus friderici</i>	Aracu cabeça gorda	5	Omnivore	Goulding 1980
Characiformes	Characidae-Serrasalminae	<i>Mylossoma aureum</i>	Pacu	12	Herbivore (fruits)	Mérona et Mérona 2004
Siluriformes	Loricariidae	<i>Pterygoplichthys multiradiatus</i>	Bodó	11	Détritivore	Mérona et Mérona 2004
Characiformes	Characidae-Serrasalminae	<i>Pygocentrus nattereri</i>	Piranha	6	Piscivore	Mérona et Mérona 2004
Characiformes	Anostomidae	<i>Schizodon fasciatus</i>	Aracu	20	Herbivore (racines)	Soares et al. 1986
Characiformes	Prochilodontidae	<i>Semaprochilodus insignis</i>	Jaraci	9	Détritivore	Benedito-Cecilio et Araujo-Lima 2002
Characiformes	Characidae-Triportheinae	<i>Triportheus angulatus</i>	Sardinha	8	Insectivore	Yamamoto et al. 2004



Fig. IV.3. Espèces de poissons échantillonnées. L'unité de mesure représentée est exprimée en cm.

Fig. IV.3. Sampled fish species. The measured unit is expressed as cm.

2.3 Analyse des échantillons

La composition en AG des échantillons a été obtenue après extraction, selon une méthode modifiée de Bligh et Dyer (1959) et précédemment décrite dans le chapitre I. Les analyses ont été effectuées au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (UMR BOREA), en utilisant une chromatographie en phase gazeuse couplée à un FID (DéTECTeur à Ionisation de Flamme, Varian GC 3800CP) ou Spectromètre de Masse (GC-MS, Varian 200MS). Les rapports isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$, $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$, $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) des échantillons, définis en parties pour mille (‰) par rapport à un standard (Vienna PeeDee Bélemnite pour le $\delta^{13}\text{C}$ et azote atmosphérique pour le $\delta^{15}\text{N}$), ont été déterminées par la plateforme d'analyse des isotopes stables de l'université de Davis, USA, en utilisant un spectromètre Europe Hydra 20/20.

2.4 Analyse des données

Les compositions en acide gras et les compositions isotopiques des échantillons regroupés par espèces et par groupes trophiques ont été comparés pour mettre en évidence des variations saisonnières (différences entre les deux missions) et spatiales (différences entre les deux Várzea). Les valeurs utilisées pour l'enrichissement trophique sont 2,8 ‰ pour le $\delta^{15}\text{N}$ et 1 ‰ pour le $\delta^{13}\text{C}$, correspondant aux valeurs observées dans le cas des poissons néotropicaux (Jepsen and Winemiller 2002).

La similarité des compositions en acides gras (exprimées en %) entre deux individus a été évalué par le coefficient de Bray-Curtis. Une matrice de similarités entre chaque paire d'individus a été créée pour compiler l'ensemble des comparaisons et a servi de base pour évaluer les différences statistiques de proportions en AG entre les groupes. Les différences entre groupes ont été testées en utilisant des analyses de similarités (ANOSIM) après 5000 permutations et la distribution des distances entre individus représentée graphiquement via

une nMDS (non-metric MultiDimensional Scaling). Une nMDS est une représentation optimisée de la distance calculée entre chaque échantillon selon un plan non métrique. En présence de différences significatives, une analyse de similarité des pourcentages (SIMPER) a été utilisée pour déterminer la contribution relative des AG aux différences entre ces groupes. L'ensemble du jeu d'AG a été utilisé dans ces analyses, sans effectuer de transformation sur les données.

Les différences de compositions isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ entre les facteurs espèces ($n = 9$), saisons ($n = 2$) et Várzea ($n = 2$) ont été testées en utilisant un test non paramétrique de Kruskal-Wallis (KW). Un test à posteriori non paramétrique de Mann-Whitney-Wilcoxon (MWW) a ensuite été utilisé pour identifier les différences entre deux groupes indépendants. Les analyses statistiques utilisées dans cette étude ont été effectuées via le logiciel PRIMER 5 en utilisant l'ANOSIM, le SIMPER et les nMDS. Pour chaque test, la probabilité α a été fixée à 0,05.

3 Résultats

3.1 Composition en acides gras

3.1.1 Variabilités taxonomiques et trophiques

L'ensemble de la composition en AG des espèces de poissons est résumé dans les tableaux A8-A15 en annexe. Entre chaque espèce de poissons, des différences significatives ont été mises en évidence par une ANOSIM à 1 facteur ($R_{\text{global}} = 0,55, p < 0,001$). Parmi ces espèces, quelques exceptions sont présentes, en particulier pour *S. fasciatus* qui ne se distingue pas de *H. microlepis* et *P. nattereri* (ANOSIM, $R = 0,12$ et $R = -0,03, p = 0,12$ et $p = 0,55$, respectivement), de même que *H. microlepis* avec *P. nattereri* (ANOSIM, $R = 0,07, p = 0,21$) et *T. angulatus* avec *L. friderici* (ANOSIM, $R = 0,07, p = 0,24$). En regroupant ces espèces par régime alimentaire, des différences significatives existent entre chaque groupe trophique

(ANOSIM, $R_{\text{global}} = 0,56$, $p < 0,001$) excepté quand les groupes se résument à une seule espèce tel que *T. angulatus*, *L. friderici*, *H. microlepis* et *S. fasciatus*. La similarité dans la composition en AG au sein de chaque groupe trophique est supérieure à 78 % (Tableau IV.2). De plus, parmi l'ensemble des 45 AG identifiés, sept représentent une contribution cumulée de 70 à 90 % (SIMPER) à la similarité au sein de chaque groupe : une plus forte proportion en 20:4ω6 et 22:6ω3 est observée chez les piscivores, détritivores et herbivores-racines ; une plus forte proportion en 18:1ω9 et 18:2ω6 chez les frugivores, insectivores et omnivores ; et une plus forte proportion en 16:1ω7 chez les détritivores et algivores (Fig. IV.4).

Tableau IV.2. Résultats du SIMPER pour chaque groupe trophique. Pour chaque groupe, la proportion en AG est exprimée en %

Tableau IV.2. Results of SIMPER tests for each trophic group. Values expressed as %

Groupe trophique (similarité intragroupe)	16:0	18:0	16:1ω7	18:1ω9	18:2ω6	20:4ω6	22:6ω3	$\Sigma (%)$
Détritivores (85,6 %)	22,3	10,5	5,9	9,9	4,4	8,1	5,1	66,2
Herbivores-racines (82,4 %)	27,6	8,8	3,1	15,3	5,3	7,2	3,7	71
Herbivores-fruits (78,7 %)	28,0	14,3	2,0	25,9	11,3	1,4	1,2	84,1
Herbivores-algues (82,9 %)	28,0	9,4	5,3	14,1	2,5	6,1	5,0	70,4
Insectivores (80,1 %)	23,9	9,7	4,6	25,9	6,9	4,9	4,8	80,7
Omnivores (84,8 %)	28,3	10,4	3,2	25,1	4,0	5,8	5,3	82,1
Piscivores (82,7 %)	22,9	12,1	2,5	10,9	3,8	9,4	10,0	71,6

3.1.2 Variabilités spatiales et saisonnières

Au niveau saisonnier et spatial, une différence entre CBM6 et 7 (ANOSIM, $R = 0,16$, $p = 0,002$) de même qu'entre Cabaliana et Janauacá (ANOSIM, $R = 0,07$, $p = 0,03$) est observée pour la composition en AG. Plus particulièrement, des différences saisonnières et spatiales sont observées pour certains groupes trophiques :

Pour les détritivores, une différence saisonnière de leur composition en AG est observée (ANOSIM, $R = 0,21$, $p = 0,02$) mais pas spatiale (ANOSIM, $R = 0,04$, $p = 0,23$). Cette différence saisonnière (SIMPER, dissimilarité moyenne DM = 15,1 %) s'exprime par

une plus forte proportion en 16:0, 16:1 ω 7, 18:0, 18:1 ω 9 et 18:2 ω 6 pendant 2009 et une plus forte proportion en 20:5 ω 3 et 22:6 ω 3 pendant 2010.

Pour l'algivore, sa composition en AG se différencie entre les deux campagnes (ANOSIM, $R = 0,82$, $p = 0,05$) mais pas entre les deux lacs (ANOSIM, $R = 0,43$, $p = 0,06$). Cette différence saisonnière ($DM = 21\%$) s'exprime par une plus forte proportion en 16:0, 18:0 et 18:1 ω 9 pendant 2009 et une plus forte proportion en 16:1 ω 7, 18:1 ω 7, 20:4 ω 6 et 20:5 ω 3 pendant 2010.

Pour ce qui est des herbivores-racines, une différence est observée au niveau spatial (ANOSIM, $R = 0,28$, $p = 0,01$) mais pas saisonnier (ANOSIM, $R = 0,05$, $p = 0,21$). Pour les insectivores et piscivores, espèces échantillonnées seulement en 2010, une différence spatiale pour les piscivores est observée (ANOSIM, $R = 0,32$, $p = 0,02$). Au niveau spatial, la différence au sein des piscivores et herbivores-racines est exprimée par une DM de 19,6 et 18,8 %, respectivement. Cette différence résulte chez les piscivores d'une plus forte proportion de 16:0, 16:1 ω 7 et 18:1 ω 9 à Cabaliana et d'une plus forte proportion de 18:0, 20:4 ω 6, 22:5 ω 6 et 22:6 ω 3 à Janauacá. De même, chez les herbivores-racines, cette différence résulte d'une plus forte proportion en 16:0, 18:1 ω 9, 18:2 ω 6 et 18:3 ω 3 à Cabaliana ainsi qu'une plus forte proportion en 20:4 ω 6 et 22:5 ω 6 à Janauacá.

Pour les frugivores, il n'y a aucune différence saisonnière ou spatiale (ANOSIM, $R = 0,08$, $p = 0,35$ et $R = 0,03$, $p = 0,29$ respectivement).

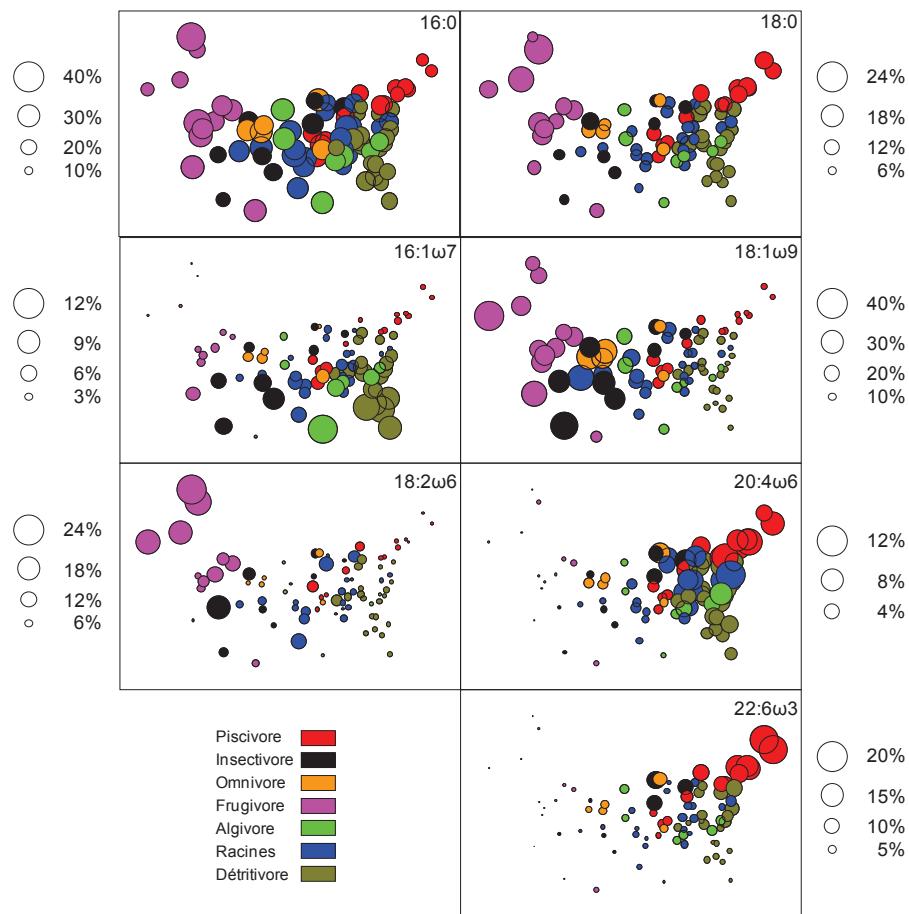


Fig. IV.4. nMDS (stress = 0,12) de la proportion individuelle d'AG sur la somme des AG (%) de poisson piscivores (cercles rouges), insectivores (cercles noirs), omnivores (cercles oranges), frugivores (cercles roses), algivores (cercles verts), herbivores-racines (cercles bleus) et détritivores (cercles marrons).

Fig. IV.4. Non-metric MDS (stress = 0.12) of individual proportion of FA (%) piscivorous fishes (red circles), insectivorous (black circles), omnivorous (orange circles), frugivorous (pink circles), algivorous (green circles), herbivorous-roots (blue circles) and detritivorous (brown circles).

3.2 Composition isotopique

3.2.1 Sources

La composition isotopique des différentes sources échantillonnées pendant les campagnes de 2009 et 2010, est comprise entre -40 et -30 ‰ pour le $\delta^{13}\text{C}$ à l'exception des macrophytes en C₄ qui sont plus riches en $\delta^{13}\text{C}$ ($-13.1 \pm 5.4 \text{ ‰}$, Fig. IV.5). La composition en $\delta^{15}\text{N}$ de l'ensemble des sources est comprise entre 0,5 et 6 ‰ (Fig. IV.5). En ce qui concerne la variabilité saisonnières entre les sources, les sédiments de 2009 sont significativement plus enrichis en ^{15}N qu'en 2010 (MWW, $p = 0,04$, Fig. IV.5). La MOP > 0,7 µm de 2009 est plus

enrichie en $\delta^{13}\text{C}$ qu'en 2010 (MWW, $p = 0,0002$, Fig. IV.5), contrairement à la MOP > 63 μm qui ne présente pas de différence saisonnière (MWW, $p > 0,05$ pour le $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, Fig. IV.5).

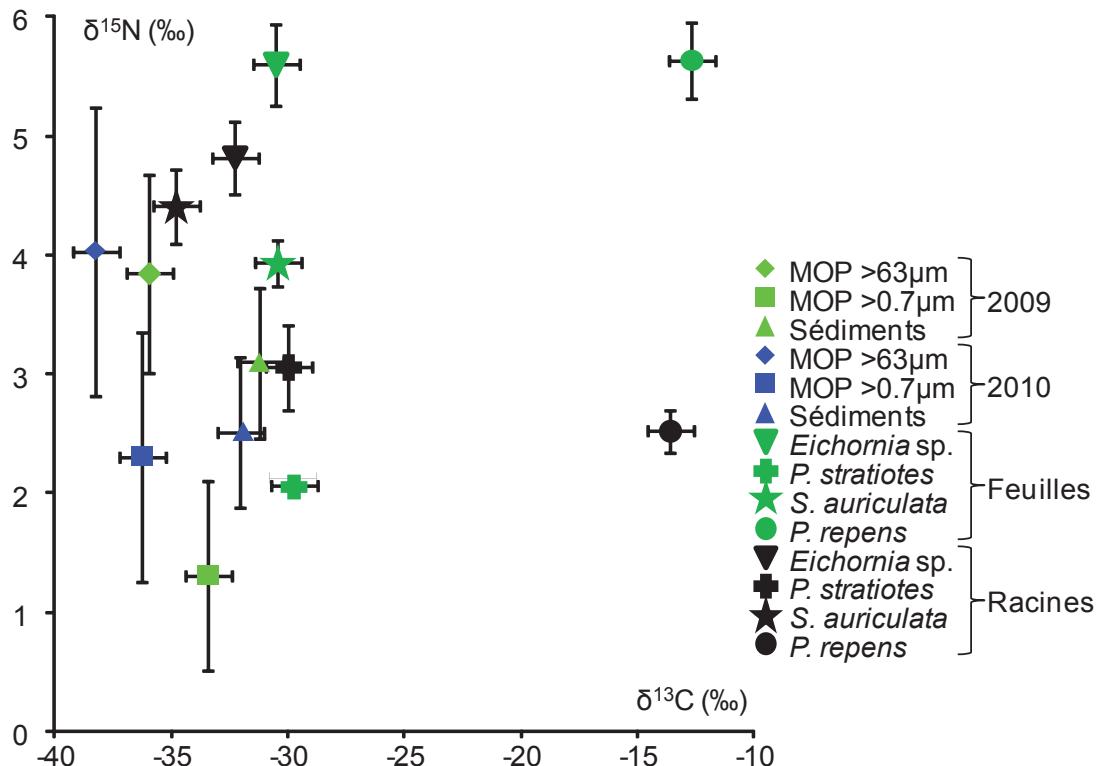


Fig. IV.5. Biplot de la composition isotopique en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (‰) des sources potentielles de nourriture pour les espèces de poissons. Chaque point représente les moyennes d'une source avec ses écart-types.

Fig. IV.5. Biplot $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ (‰) isotopic compositions of potential food sources. Each point highlights the mean values and the standard deviations.

3.2.2 Consommateurs

La composition isotopique ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) de chaque poisson échantillonné est représentée dans la figure IV.6. Les piscivores, ayant potentiellement un niveau trophique plus élevé, apparaissent comme les plus enrichis en $\delta^{15}\text{N}$, contrairement aux détritivores et frugivores qui se retrouvent en bas de graphique avec la composition en $\delta^{15}\text{N}$ la plus appauvrie (Fig. IV.6). La variabilité des compositions isotopiques entre chaque espèce de poissons, ne permet pas de dégager de tendance globale entre les saisons (KW, $\delta^{13}\text{C}$, $p = 0,27$ et $\delta^{15}\text{N}$, $p = 0,79$) ou entre les Várzea pour le carbone (KW, $\delta^{13}\text{C}$, $p = 0,06$). Toutefois une

différence significative est observée sur le $\delta^{15}\text{N}$ (KW, $p = 0,006$) avec des poissons plus enrichis à Cabaliana.

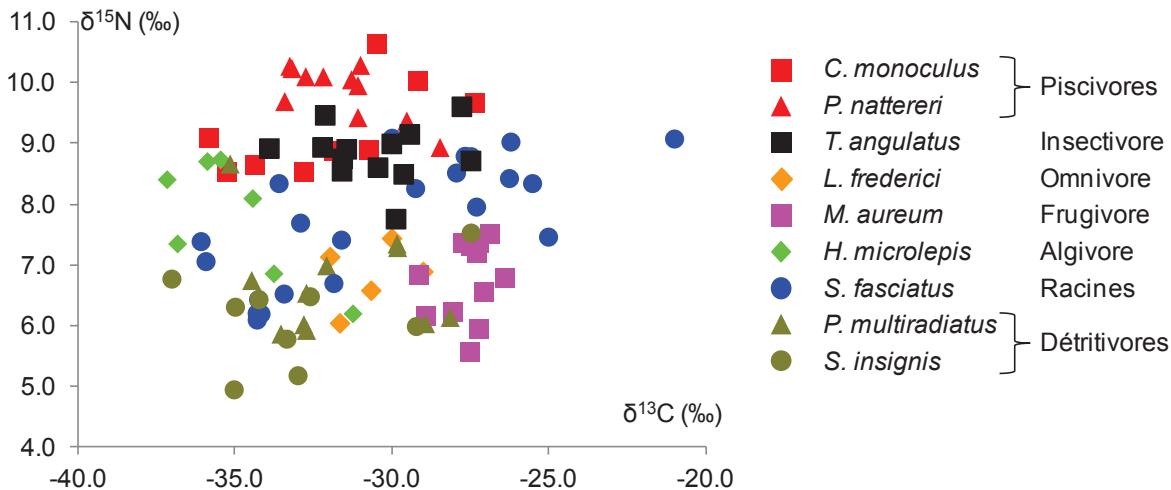


Fig. IV.6. Biplot de la composition en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (‰) des poissons échantillonnés. Chaque point représente un individu.

Fig. IV.6. $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ (‰) biplot of the sampled fishes. Each point represents a sample.

Des différences significatives sont mesurées entre espèces à chaque saison et dans chaque Várzea (Tableau IV.3). Au sein d'une même espèce, des différences de composition en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ ne sont observées que pour *S. fasciatus* et *T. angulatus*. Ainsi *S. fasciatus* est plus riche en ^{13}C à Cabaliana qu'à Janauacá pendant 2009 et 2010 (MWW, $p = 0,006$ et $p = 0,04$, respectivement). En 2010, *S. fasciatus* est également plus riche en ^{15}N à Cabaliana qu'à Janauacá (MWW, $p = 0,01$), de même que les individus de Janauacá échantillonnés en 2009 sont plus riches en ^{15}N qu'en 2010 (MWW, $p = 0,03$). En 2010, *T. angulatus* est également plus riches en ^{13}C à Cabaliana qu'à Janauacá (MWW, $p = 0,04$), ainsi qu'à Cabaliana en 2009 comparé à 2010 (MWW, $p = 0,04$).

Tableau IV.3. Résultat d'un test non paramétrique de Kruskal-Wallis des différences de compositions isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) entre saisons et Várzea

Tableau IV.3. Results of Kruskal-Wallis tests stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) differences between seasons and Várzea.

	CBM6 $\delta^{13}\text{C}$	CBM7 $\delta^{13}\text{C}$	Cabaliana $\delta^{13}\text{C}$	Janauacá $\delta^{13}\text{C}$		CBM6 $\delta^{15}\text{N}$	CBM7 $\delta^{15}\text{N}$	Cabaliana $\delta^{15}\text{N}$	Janauacá $\delta^{15}\text{N}$
KW test	0,003	9 10 ⁻⁵	0,007	1 10 ⁻⁶	3 10 ⁻⁵	1 10 ⁻⁶	0,008	6 10 ⁻⁵	

4 Discussion

4.1 Régime trophique

P. multiradiatus est considéré comme une espèce détritivore du fait de la dominance de détritus retrouvée dans ses contenus stomacaux (Mérona and Mérona 2004). Cette espèce a l'une des compositions les plus appauvries en $\delta^{15}\text{N}$ ($6,7 \pm 0,8 \text{ ‰}$), ce qui permet de la positionner en début de chaîne alimentaire (consommateur primaire, Anderson and Cabana 2007). De même, *S. insignis* consomme préférentiellement un agrégat de détritus, algues et microorganismes (Goulding et al. 1988) et son $\delta^{15}\text{N}$ est proche de celui de *P. multiradiatus* ($6,2 \pm 0,8 \text{ ‰}$). Ces espèces appartiennent à l'ordre des Siluriformes (*P. multiradiatus*) et des Characiformes (*S. insignis*) avec une plus forte contribution des macrophytes en C₄ pour les premiers (Araujo-Lima et al. 1986, Forsberg et al. 1993) et du phytoplancton pour les seconds (Araujo-Lima et al. 1986). Une préférence de *S. insignis* pour le phytoplancton est confirmée par une composition en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ proche de la MOP (Figs. IV.5 et 6). Toutefois, pour *P. multiradiatus* la préférence pour les macrophytes en C₄ n'est pas confirmée, en raison d'individus beaucoup plus appauvris en $\delta^{13}\text{C}$ ($-31,8 \pm 2,3 \text{ ‰}$) par rapport à la source de type C₄, contrairement à ceux analysés par Forsberg et al. (-23,8 ‰, 1993). Une forte contribution des microalgues dans le régime trophique de ces deux espèces de détritivores est également suggéré par la contribution des AG 16:1ω7, 18:1ω9 et 22:6ω3 (Tableau IV.2, Fig. IV.4), caractéristiques des microalgues (Napolitano 1999, Mortillaro et al. 2011). Toutefois, ces espèces n'ont pas d'adaptation anatomique pour filtrer le phytoplancton (Goulding et al. 1988). Forsberg et al. (1993) ont donc émis l'hypothèse que la MO consommée par ces poissons est composée soit de phytoplancton en décomposition dans les sédiments, soit résulte de l'assimilation sélective du phytoplancton dans des détritus organiques. La première hypothèse semble difficilement recevable au vu des différences de composition isotopique des fractions de MOP et des sédiments (Fig. IV.5). La seconde hypothèse est plus plausible

car confirmée par la présence d'adaptations morphologiques dans le système digestif, décrites pour d'autres espèces de poissons détritivores néotropicaux (Bowen 1983). Ces adaptations leur permettent de séparer et assimiler les éléments les plus nutritifs parmi les sédiments. Ceci expliquerait une accumulation en AG monoinsaturés et polyinsaturés (16:1 ω 7, 18:1 ω 9, 18:2 ω 6, 20:4 ω 6 et 22:6 ω 3, Fig. IV.4) dans les muscles de *P. multiradiatus*, bien que l'on n'en retrouve qu'une faible proportion dans les sédiments des mêmes Várzea (Mortillaro et al. 2011).

Les herbivores, composés de trois sous-groupes incluent *H. microlepis* (Mérona et al. 2008), *S. fasciatus* se nourrissant sur des racines (Soares et al. 1986) et le frugivore *M. aureum*. Les deux premiers se situent, d'après leur composition en $\delta^{15}\text{N}$, à un niveau trophique intermédiaire entre les détritivores d'une part, et les omnivores, insectivores et piscivores d'autre part (Fig. IV.6). Toutefois, le frugivore *M. aureum* (Mérona and Mérona 2004) se trouve au même niveau que les détritivores avec un $\delta^{15}\text{N}$ de $6,7 \pm 0,6\text{‰}$. La frugivorie est rependue chez les poissons Amazoniens (Goulding 1980). Toutefois, la consommation de fruit est saisonnière et s'interrompt en basses eaux lorsque cette source provenant de la forêt n'est pas accessible. Dans ce cas, le régime alimentaire des frugivores peut être complété par du plancton, des détritus, des macrophytes et des insectes (Mérona and Mérona 2004, Oliveira et al. 2006). La forte proportion en AG 18:1 ω 9 et 18:2 ω 6 ainsi que l'enrichissement en $\delta^{13}\text{C}$ ($-27,6 \pm 0,8\text{‰}$) de cette espèce est très distinct des autres espèces d'herbivores (Figs. IV.4 et IV.6). Au contraire, *H. microlepis* et *S. fasciatus* ne semblent pas avoir de régimes trophiques très distincts du fait de l'absence de différence dans leur composition respective en AG et isotopes stables. Le contenu stomacal des individus de *H. microlepis*, échantillonnés dans la Várzea do Rei à la confluence entre le fleuve Amazone et le Negro, est composé de 50 % d'œufs et d'écailles selon Mérona et Mérona (2004). De ce

fait, cette espèce est considérée comme omnivore alors que pour d'autres auteurs celle-ci est algivore ou détritivore (Silva et al. 2008). La composition isotopique des individus de *H. microlepis* échantillonnés dans cette étude (Fig. IV.6) suggère une alimentation riche en $\delta^{15}\text{N}$ comparable à celle d'un omnivore ou d'un piscivore, ainsi qu'une composition en $\delta^{13}\text{C}$ très appauvrie, comme c'est le cas du phyto et/ou du zooplancton (MOP, Fig. IV.5). Concernant *S. fasciatus*, des études précédentes suggèrent une alimentation principalement composée de débris végétaux (Mérona and Mérona 2004, Oliveira et al. 2006) et en particulier de racines (Soares et al. 1986). La composition en $\delta^{13}\text{C}$ de cette espèce, montrant une forte variabilité ($-30,3 \pm 4,1\text{‰}$), ne permet pas d'identifier avec certitude la contribution trophique majoritaire à partir d'un groupe de macrophytes potentiellement utilisables. Cependant, la Fig. IV.6 suggère une séparation en deux groupes distincts, l'un avec des individus plus appauvris en $\delta^{13}\text{C}$ (-36 à -30‰) et l'autre plus enrichis (-30 à -21‰). Ces dernières valeurs indiquent une plus forte contribution des macrophytes en C₄ au régime alimentaire de *S. fasciatus*, qui est par ailleurs l'une des rares espèces à en consommer (Forsberg et al. 1993). Ces deux sous-groupes ne sont toutefois pas retrouvés à la lecture des compositions en AG (Fig. IV.4). Cependant, les proportions en 16:1ω7, 18:1ω9, 22:6ω3 marqueurs des microalgues (Napolitano 1999, Mortillaro et al. 2011), suggéreraient que cette espèce se nourrit sur des racines de macrophytes (18:2ω6, Mortillaro et al. 2011) pour très probablement en assimiler la microalgues et la microfaune qui s'y développent (Engle and Melack 1993).

L. friderici est généralement décrit comme un omnivore (Mérona and Mérona 2004) bien que de fortes proportions de matériel végétal soient retrouvées dans ses contenus stomacaux. Ceci lui confère aussi une tendance à l'herbivorie (Manetta et al. 2003), selon l'environnement où il se trouve (Albrecht and Caramaschi 2003, Pouilly et al. 2003). Cette

tendance à l'herbivorie est confirmée par une composition en $\delta^{15}\text{N}$ appauvrie ($6,8 \pm 0,5\text{‰}$, Fig. IV.6). Toutefois, la composition très appauvrie en $\delta^{13}\text{C}$ de cette espèce suggère une faible contribution des macrophytes en C₄ (Fig. IV.6). C'est le cas également de *T. angulatus* (Fig. IV.6) considéré comme insectivore (Pouilly et al. 2003) ou omnivore (Mérona and Mérona 2004). La composition en $\delta^{15}\text{N}$ des tissus de *T. angulatus*, beaucoup plus enrichie ($8,9 \pm 0,5\text{‰}$, Fig. IV.6) que *L. friderici*, permettrait de confirmer le statut de consommateur secondaire de cette espèce. Egalement appuyé par la présence de fruits, fleurs et insectes terrestres et aquatiques dans les contenus stomachaux de *T. angulatus* (Pouilly et al. 2003, Mérona and Mérona 2004).

Enfin, *C. monoculus* et *P. nattereri* sont définis comme piscivores (Pouilly et al. 2003, Mérona and Mérona 2004). Outre les contenus stomachaux utilisés par ces études pour caractériser le régime trophique de ces espèces, la composition en $\delta^{15}\text{N}$ ($9,2 \pm 0,7$ et $9,9 \pm 0,4\text{‰}$ pour *C. monoculus* et *P. nattereri*, respectivement, Fig. IV.6) est cohérente avec l'occupation du plus haut niveau trophique par ces poissons. De plus, la composition en AG polyinsaturés et la composition en $\delta^{13}\text{C}$ (Figs. IV.4 et IV.6) sont assez proches entre piscivores et détritivores, avec de fortes proportions en 20:4ω6 et 22:6ω3 également observées chez *C. monoculus* par Inhamuns et al. (2009). Cette composition en AG et $\delta^{13}\text{C}$ suggère que ces piscivores s'alimente préférentiellement sur les espèces détritivores. Cependant, alors que *C. monoculus* est décrit comme exclusivement piscivore (Goulding 1980), *P. nattereri* pourrait lui se nourrir de sources de nourriture alternatives incluant des macrophytes, des crabes et des insectes (Sazima and Machado 1990).

4.2 Utilisation des sources de nourriture : variabilités spatiale et saisonnière

La chaîne trophique du bassin amazonien est principalement basée sur une source de carbone de type C₃, incluant des macrophytes aquatiques et du phytoplancton, avec une composition en $\delta^{13}\text{C}$ comprise entre -30 ‰ (macrophytes) et -40 ‰ (phytoplancton, Fig. IV.5) présent en abondance dans les Várzea de Cabaliana et Janauacá. Au sein de ce pool de producteur primaires disponibles, les macrophytes en C₃, ainsi que d'autres sources ayant des compositions isotopiques similaires, sont considérées comme des sources de carbone plus importantes que le phytoplancton pour les poissons des plaines d'inondation brésiliennes (Oliveira et al. 2006). Toutefois, pour l'ensemble des espèces de poissons considérées dans cette étude, une plus forte contribution des macrophytes en C₃ que celle de l'ensemble de la MOP et des sédiments ne peut être mise en évidence. Au contraire, une plus forte contribution de la MOP et en particulier des microalgues est mise en évidence par la composition en AG de *S. insignis*, *P. multiradiatus* et *H. microlepis* (Fig. IV.4). La forte contribution des macrophytes en C₃ évoqué par Oliveira et al. (2006) est donc à relativiser du fait de nombreuses sources ayant des compositions très proche entre elles, incluant aussi bien des macrophytes aquatiques, que des plantes terrestres ou du périphyton et du phytoplancton. C'est ainsi que Forsberg et al. (1993), ont regroupé dans ce carbone de type C₃ ($\delta^{13}\text{C}$ d'environ -35 ‰) des plantes terrestres et du périphyton, et ont obtenus une contribution comprise entre 82,4 et 97,5 % aux régimes trophiques de poissons adultes. De plus, ils ont estimé que pour certaines espèces tel que *S. insignis*, le phytoplancton contribuerait à 36,6 % de leur régimes trophiques. Ces auteurs en déduisent une faible contribution des macrophytes en C₄ et de la macro et microfaune associées malgré une contribution de près de 65 % à la production primaire dans les Várzea (Melack et al. 1999) et une plus forte biomasse (Junk and Piedade 1997). Cette faible contribution des macrophytes en C₄ est soutenue par une faible

valeur nutritionnelle ainsi qu'une forte composition en fibres (Forsberg et al. 1993). Toutefois, la composition en AG de *P. repens*, un macrophyte en C₄, montre qu'elle contient l'une des plus fortes concentrations en 18:2ω6 et 18:3ω3, comparé à d'autres espèces de macrophytes en C₃ (Mortillaro et al. 2011), or ces AG sont des précurseurs du 20:4ω6, 20:5ω3 et 22:6ω3 (Cunnane 1996), considérés comme vitaux au fonctionnement et métabolisme des organes et tissus des êtres vivants (Holman 1998, Arts et al. 2001).

Certaines espèces de poissons du bassin amazonien sont capables de se nourrir sur des macrophytes en C₄ (Forsberg et al. 1993, Oliveira et al. 2006). C'est le cas de *S. fasciatus* d'après leur composition en δ¹³C. Toutefois, cette ressource alimentaire ne semble pas être utilisée à Janauacá où les tissus de *S. fasciatus* sont moins enrichis en δ¹³C (-33,2 ± 2,1 ‰) qu'à Cabaliana (-26,8 ± 3,1 ‰) lors des deux saisons d'échantillonnage. Cette différence spatiale est confirmée par la composition en AG de cette espèce, avec une plus forte proportion en 18:2ω6 et 18:3ω3 dans la Várzea de Cabaliana suggérant une alimentation sur des macrophytes. Cependant, une plus forte proportion en 20:4ω6 à Janauacá pourrait provenir de microfaune se développant sur les racines (Gammaridae et Oligochaeta, Bell et al. 1994), bien que ces poissons soient moins enrichis en δ¹⁵N qu'à Cabaliana. Cette espèce dont la vitesse de croissance fluctue en fonction du régime d'inondation (Fabre and Saint-Paul 1998), est également capable de migrer sur de courtes distances afin de frayer dans le fleuve pendant la période des hautes eaux, avant de retourner dans une Várzea (Santos 1982, Fabre and Saint-Paul 1998). L'enrichissement en δ¹³C à Cabaliana par rapport à Janauacá aussi bien en 2009 que 2010, ainsi que l'absence de différences saisonnières dans la composition isotopique des individus capturés à Cabaliana, suggérerait donc deux populations distinctes ne migrant pas d'une Várzea à l'autre. Ainsi, les contributions des sources potentielles aux

régimes alimentaires de cette espèce de poissons peuvent varier, comme pour d'autres en fonction de l'habitat (Benedito-Cecilio and Araujo-Lima 2002, Petry et al. 2003).

La composition en AG de *S. insignis* et *P. multiradiatus* se distingue entre les deux saisons. Cette distinction n'est toutefois pas appuyée par leurs compositions isotopiques. Cependant, la forte proportion en AG 20:5 ω 3 et 22:6 ω 3 à cette saison pour les détritivores, suggère une adaptation de ces poissons et l'utilisation d'une source de nourriture plus riche en microalgues (Napolitano 1999). De même, la plus forte proportion en AG 16:1 ω 7, 18:1 ω 9 et 18:2 ω 6 à cette saison, suggèrent une adaptation de *P. multiradiatus* et *S. insignis* à des différences de qualité de la MO disponible entre ces deux saison.

Pour *H. microlepis*, les plus fortes contributions de 16:1 ω 7, 18:1 ω 7, 20:4 ω 6 et 20:5 ω 3 suggèrent également une adaptation de son régime trophique entre les deux saisons. En effet, lors de ces deux saisons le niveau d'eau et la superficie des Várzea diminuent, ce qui a pour conséquence une limitation des ressources alimentaire pour certaines espèces (Junk 1985b). Une pénurie alimentaire pendant ces saisons peut également conduire à une atténuation des différences de régimes trophiques entre espèces. En effet, dans le bassin amazonien, bien que les régimes alimentaires de nombreuses espèces de poissons soient similaires, ceux-ci sont plus diversifiés en hautes eaux, lorsque les proies sont plus variées et plus abondantes, qu'en basses eaux où les poissons doivent se partager le peu de nourriture disponible (Goulding 1980, Goulding et al. 1988). Toutefois, certains groupes trophiques, en particulier les omnivores et insectivores, s'adaptent en augmentant leur degré de carnivorie (Soares et al. 1986, Wantzen et al. 2002, Mérona and Mérona 2004).

Toutes les ressources trophiques ne sont pas affectées dans leur disponibilité lors de la baisse du niveau d'eau. En effet, Wantzen et al. (2002) suggèrent que la diminution du niveau

d'eau est responsable de l'augmentation en densité des poissons dans les Várzea. Cette augmentation de la densité associée à une diminution du nombre d'abris, conduirait à une plus forte disponibilité des proies potentielles pour les piscivores. De plus, les variations saisonnières observées pour les sources aux différentes phases du cycle hydrologique suggèrent un maximum de biomasse phytoplanctonique en descente des eaux (septembre 2010) et en basses eaux (octobre 2009), d'après les compositions en AG et concentration en chlorophylle α de la MOP $> 0,7 \mu\text{m}$ (Chapitre I et II). Ces travaux suggèrent également un transfert d'AG provenant de la dégradation des macrophytes aquatiques dont la biomasse est au contraire maximale en hautes eaux (Silva et al. 2009). On peut donc considérer aux deux périodes d'échantillonnage, qu'il y a de plus faibles disponibilités des macrophytes aquatiques et de la MO d'origine terrestre (Oliveira et al. 2006), mais au contraire, une plus forte disponibilité en phytoplancton et zooplancton (Carvalho 1981).

5 Conclusion

Les plaines d'inondation tropicales représentent un écosystème aquatique dominé par les macrophytes qui oscille entre une phase terrestre et aquatique (Junk 1997). Ces macrophytes constituent un abris contre les prédateurs (Hamilton et al. 1992) et un support pour le périphyton, invertébrés aquatiques et microorganismes (Engle and Melack 1993). Ces macrophytes constituent également, lors de leur dégradation, une source de nutriments (Furch and Junk 1992) et de carbone (Junk 1985c, Quay et al. 1992), potentiellement disponibles pour le phytoplancton. La disponibilité des sources de nourritures, dépendante du cycle hydrologique et de l'environnement, ainsi que l'utilisation des macrophytes comme refuge, support de nourriture et source de nutriments, suggère une utilisation prédominante du plancton dans le régime alimentaire des poissons.

DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

In 1997, Junk underlined the ecology of the floodplains (locally called Várzea) in the Amazonian basin. Based on the "flood pulse concept" (Junk et al. 1989), his work described the Várzea and the river as an indivisible unit, closely linked by their hydrologic and sedimentary exchanges. This system, based on the annual fluctuation of the water level, leads on large areas of the basin, to an oscillation between a terrestrial and an aquatic environment. Because of that oscillation, the renewal of the water brings new resources of nutrients (Furch and Junk 1993) and results in a great productivity for both macrophytes (Piedade et al. 1991) and phytoplanktonic community (Forsberg et al. 1991, Ibanez 1998).

The nature of the organic matter (OM) in the Amazon River had been previously described (Hedges et al. 1986, Hedges et al. 1994, Aufdenkampe et al. 2007). These works indicate a very old detrital origin (Mayorga et al. 2005) of the different suspended particulate organic matter (SPOM) fractions, which are mainly from terrestrial origin, as characterized by their amino acid, natural stable carbon isotope and lignin composition. This decomposing terrestrial OM in the river would be the source of the CO₂ degassing in the atmosphere measured in the Amazonian basin (Richey et al. 2002). However, the age of the OM at the origin of the CO₂ degassing, estimated to be less than 5 years, is not consistent with this old terrestrial OM (Mayorga et al. 2005).

Those studies have been done with a sampling effort principally focused on the rivers, despite the great primary production in the Várzea mentioned in Junk's work (1997). Therefore, a whole ecosystem that is regularly flooded and in close contact with the rivers is not seriously considered in the estimation of the carbon budget of the Amazonian basin. This underestimation was the main concern of the program CARBAMA launched in 2009 and this present thesis has been organized with the aims of characterizing the different sources of OM

(SPOM, plankton, macrophytes, sediments, soils) in the Amazonian basin, following the evolution of its quality during a hydrologic cycle in five rivers and in five Várzea, and intended to provide a better understanding of OM transfer in this exceptional system.

1 Várzea role in the organic matter production

Seasonal variability of the contribution of macrophytes ($C_4 + C_3$) is highlighted in the SPOM from Várzea and rivers (Chapter I). This variability, with higher contribution during falling (FW) and low water (LW), is due to the degradation of macrophytes. However the C_4 macrophytes do not strongly contribute to the SPOM composition as explained in Chapter III due to rapid degradation and transfer to the dissolved fraction of OM. Also, those C_4 macrophytes only slightly feed some fish species (Chapter IV). In many similar aquatic ecosystems where these macrophytes predominate, these are found not to be a major source of energy in the food web (Araujo-Lima et al. 1986, Hamilton et al. 1992, Forsberg et al. 1993). The degradation experiment highlighted a very high reactivity of *Paspalum repens* than observed for *Salvinia auriculata*. Indeed, the bacteria indicated a high respiratory activity in the treatment using *P. repens*. This reactivity is consistent with the work of Waichman (1996), which indicates from $\delta^{13}\text{C}$ compositions in the OM that the bacteria in the Amazon basin preferably use a C_4 autotrophic carbon source. In addition, *P. repens* is one of the most abundant macrophytes in the Amazonian basin including the Poacea *Echinochloa polystachya* and *Paspalum fasciculatum* (Piedade et al. 1991, Junk and Piedade 1993a) which all use the dicarboxylic acid pathway of photosynthetic carbon fixation, common among tropical grasses. Therefore, the respired CO_2 during the degradation of such macrophytes result from a fast recycling of this material, which would explain their low contribution to the composition of the SPOM and the food web.

Autotrophic carbon consumption by bacterioplankton, but also by aquatic fungi (Bianchi 2011, Grami et al. 2011), indicates a major contribution of these microorganisms in the carbon cycle (Quay et al. 1992, Waichman 1996). The strong contribution of these microorganisms for the decomposition of plant material is also highlighted in the Solimões River (Ghai et al. 2011). These microorganisms might also be a source of OM in the Amazonian aquatic food web. However, measurements of primary production and respiration indicated a predominance of phytoplankton biomass in Várzea compared to that of bacteria (Wissmar et al. 1981). Although it is reliant on the hydrological cycle, the predominance of phytoplankton as the primary source of organic carbon (OC) in the SPOM is demonstrated by the overall results of this thesis. This is the case in FW and LW, with a predominance of cyanobacteria on the entire study area and particularly in the Várzea of Curuaï. Indeed, cyanobacteria have adaptive mechanisms such as atmospheric CO₂ or N₂ fixation (Gu and Alexander 1996, Gu 2009), but especially the ability to migrate according to the light availability (Humphries and Lyne 1988, Agusti and Phlips 1992). These adaptations potentially give cyanobacteria a competitive advantage over other phytoplankton species in the highly turbid waters of the Amazon basin.

Throughout the results of this thesis, the terrestrial OM does not appear to strongly contribute to the SPOM. Indeed, the work of Bourbonniere and Meyers (1996), in the great lakes of North America, allowed the identification of the predominant sources between terrestrial and aquatic sources via the FA composition of the sediments. This dominance was determined through a ratio (TAR_{FA}) of long chain FAs (LCFAs) 24:0, 26:0 and 28:0, characteristics of terrestrial plants (Dunn et al. 2008), versus short chain FAs (SCFAs) 14:0, 16:0 and 18:0. The low estimated ratio in the surface sediments of Lake Erie in North America (<0.5, Bourbonniere and Meyers 1996) is comparable to those calculated in the Várzea sediments described in Chapter I (TAR_{FA} = 0.3 ± 0.1). This low value can be

explained by a predominance of algal FAs which are more labile than LCFAs (Meyers and Eadie 1993) which, with the characterization of OM in the previous chapters, confirm a lower contribution of terrestrial OM to the sediment and SPOM from Várzea.

All the sources characterized in Várzea from the Amazon basin during this work, their use in the aquatic food web and processing, suggest therefore a major contribution of microalgae and potentially of heterotrophic microplankton (bacteria and fungi), followed by the contribution of macrophytes and terrestrial plants.

2 Flow of OM between rivers and Várzea

During the high water season (HW), alkalinity and conductivity were similar between the rivers and the Várzea throughout the spatial gradient (Chapter II). During the flood, Forsberg et al. (1988) have shown a strong correlation between the alkalinity of the Várzea and the river, as a result of an inflow of water transferred from the river to the Várzea at this season. During the flood, this inflow also led to a homogenization of water masses between Várzea as reported in chapter II. Indeed, depending on the hydrological cycle, the water carried by rivers contributes to a variable proportion of the volume of the Várzea, which are also filled by local rainfall, runoff from their upland basin, and groundwater. This exchange of water masses was previously reported between the Amazon River and the Curuaí Várzea, where a positive inflow of water and sediments in the Várzea was recorded during the flood (November to May-June, Bourgoin et al. 2007, Bonnet et al. 2008). However, a negative inflow was also recorded during the drought (July to October, Bourgoin et al. 2007, Bonnet et al. 2008).

During the falling (FW) and low (LW) water seasons, a high primary production was highlighted in the Várzea (Chapters I and II). This primary production resulting mainly from

cyanobacteria was seemingly transferred to the Amazon River. Indeed, primary production does not occur in the Amazon River, due to a shallow euphotic depth, a deep water column and an intense vertical mixing (Sioli 1984). An input of phytoplankton from the two main tributaries of the Amazon (the Negro and Solimões rivers) was trivial, as primary production does not occur in these rivers (Chapter I; Fisher 1979, Hedges et al. 1994). During the drought, a transfer of OM derived from the degradation of macrophytes was also evidenced from the Várzea to the rivers. This was in agreement with Junk (1985a), who estimated a total macrophytes (predominantly the C₄ *P. repens* and *E. polystachya*) productivity of $8 \cdot 10^7 \text{ t C yr}^{-1}$ for the entire Várzea of which ~12% (i.e. $1 \cdot 10^7 \text{ t C yr}^{-1}$) is available for export to the river.

Production of OM in the Amazon basin has been described to originate from the Várzea, where part of it is then transferred to the river and degraded. Over the hydrological cycle, this transfer of OM mainly occurs during the drought. However, on an annual basis, fluxes of water have been estimated in one Várzea of the study area (Curuaí), which constitute a source of water to the Amazon River (Bourgoin et al. 2007, Bonnet et al. 2008). The upland basin of this Várzea, which may be partly responsible for flux of water to the Amazon River, is the smallest on the study area (Chapter II). Therefore, considering the fluxes of water and OM from this Várzea to the river, one may assess that the studied Várzea over the lower Amazon basin constitute a source of OM (phytoplankton, microplankton and macrophytes) fuelling CO₂ degassing in the rivers.

3 Prospect for future work

Over the four sampling campaigns realized during this thesis, numerous parameters have been measured such as DOC, dissolved inorganic carbon (DIC), Chl *a* and pheopigments. Parts of these data have been used in chapters II and III. Particularly on

chapter III, DIC data may provide further insights on remineralization of OC in the Amazonian basin. Indeed, OC is first transferred from the macrophytes decomposition to the water and then it may be respired by bacteria to its inorganic form. Therefore it will permit a better understanding of these processes involved in the carbon cycle from the Amazonian basin. Such information may also be improved by metagenomics, to provide a better knowledge of diversity and functionality of the bacteria involved in the degradation of OM.

Phytoplankton and zooplankton taxonomies might provide further information for the dynamics of this ecosystem, particularly on the variation in communities over the hydrological cycle. Indeed, it might permit us to understand the mechanisms that lead to the predominance of cyanobacteria during the drought and their role in the carbon cycling. The role of fungi in the carbon cycling is also of growing interest in aquatic environments (Bianchi 2011, Grami et al. 2011). Further studies on the Amazon basin may include molecular microbiological techniques such as enzyme kinetics to understand the role of short-term strategies used by microbial populations to consume terrestrial OM in this environment.

A spatiotemporal model was provided in chapter II, to identify patterns of variability in OM quality with environmental variables. This study would gain from data of the entire hydrological cycle. These potential results completed with a larger time series and applied to a broader area may provide a prediction of the flux and the quality of OM according to climatic event (El Niño) and/or land use (deforestation). More specifically, the great diversity of environments may be completed by sampling in black and clear Várzea, to account for the impact of water color on OM quality.

Last but not least, this characterization of OM sources along the hydrological cycle in the Várzea, with primary production and respiration measurements, will definitely help to

quantify the contribution of these sources to the carbon cycle, and further give new insights to reevaluate CO₂ degassing at the scale of the watershed.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

A

- Abril, G., M. V. Commarieu, D. Maro, M. Fontugne, F. Guerin, and H. Etcheber. 2004. A massive dissolved inorganic carbon release at spring tide in a highly turbid estuary. *Geophysical Research Letters* **31**.
- Abril, G., S. Richard, and F. Guerin. 2006. In situ measurements of dissolved gases (CO₂ and CH₄) in a wide range of concentrations in a tropical reservoir using an equilibrator. *Science of the Total Environment* **354**:246-251.
- Affonso, A. G., C. Barbosa, and E. M. L. M. Novo. 2011. Water quality changes in floodplain lakes due to the Amazon River flood pulse: Lago Grande de Curuai (Para). *Brazilian Journal of Biology* **71**:601-610.
- Agusti, S., and E. J. Phlips. 1992. Light absorption by cyanobacteria: implications of the colonial growth form. *Limnology and Oceanography* **37**:434-441.
- Ahlgren, G., P. Blomqvist, M. Boberg, and I. B. Gustafsson. 1994. Fatty acid content of the dorsal muscle: An indicator of fat quality in freshwater fish. *Journal of Fish Biology* **45**:131-157.
- Ahlgren, G., I. B. Gustafsson, and M. Boberg. 1992. Fatty acid content and chemical composition of freshwater microalgae. *Journal of Phycology* **28**:37-50.
- Albrecht, M. P., and E. P. Caramaschi. 2003. Feeding ecology of *Leporinus friderici* (Teleostei; Anostomidae) in the upper Tocantins River, Central Brazil, before and after installation of a hydroelectric plant. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **38**:33-40.
- Alfaro, A. C., F. Thomas, L. Sergent, and M. Duxbury. 2006. Identification of trophic interactions within an estuarine food web (northern New Zealand) using fatty acid biomarkers and stable isotopes. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **70**:271-286.
- Anderson, C., and G. Cabana. 2007. Estimating the trophic position of aquatic consumers in river food webs using stable nitrogen isotopes. *Journal of the North American Benthological Society* **26**:273-285.
- Araujo-Lima, C. A. R. M., B. R. Forsberg, R. Victoria, and L. Martinelli. 1986. Energy sources for detritivorous fishes in the Amazon. *Science* **234**:1256-1258.
- Arts, M. T., R. G. Ackman, and B. J. Holub. 2001. "Essential fatty acids" in aquatic ecosystems: a crucial link between diet and human health and evolution. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**:122-137.
- Arts, M. T., and B. C. Wainman. 1999. Lipids in freshwater ecosystems. Springer-Verlag New York Inc. edition.
- Aufdenkampe, A. K., E. Mayorga, J. I. Hedges, C. Llerena, P. D. Quay, J. Gudeman, A. V. Krusche, and J. E. Richey. 2007. Organic matter in the Peruvian headwaters of the Amazon: Compositional evolution from the Andes to the lowland Amazon mainstem. *Organic Geochemistry* **38**:337-364.
- Azam, F. 1998. Microbial control of oceanic carbon flux: The plot thickens. *Science* **280**:694-696.

B

- Baker, T. R., O. L. Phillips, Y. Malhi, S. Almeida, L. Arroyo, A. Di Fiore, T. Erwin, N. Higuchi, T. J. Killeen, S. G. Laurance, W. F. Laurance, S. L. Lewis, A. Monteagudo, D. A. Neill, P. N. Vargas, N. C. A. Pitman, J. N. M. Silva, and R. V. Martinez. 2004.

- Increasing biomass in Amazonian forest plots. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences **359**:353-365.
- Barroux, G. A. 2006. Etude biogéochimique d'un système lacustre de la plaine d'inondation amazonienne: Cas de la Várzea de Curuaï (Para, Brésil).
- Barth, J. A. C., and J. Veizer. 1999. Carbon cycle in St. Lawrence aquatic ecosystems at Cornwall (Ontario), Canada: Seasonal and spatial variations. Chemical Geology **159**:107-128.
- Bastviken, D., and L. Tranvik. 2001. The leucine incorporation method estimates bacterial growth equally well in both oxic and anoxic lake waters. Applied and Environmental Microbiology **67**:2916-2921.
- Batjes, N. H., and W. G. Sombroek. 1997. Possibilities for carbon sequestration in tropical and subtropical soils. Global Change Biology **3**:161-173.
- Battin, T. J., L. A. Kaplan, S. Findlay, C. S. Hopkinson, E. Marti, A. I. Packman, J. D. Newbold, and F. Sabater. 2009. Biophysical controls on organic carbon fluxes in fluvial networks (vol 1, pg 95, 2008). Nature Geoscience **2**:595-595.
- Bechtel, A., and C. J. Schubert. 2009. Biogeochemistry of particulate organic matter from lakes of different trophic levels in Switzerland. Organic Geochemistry **40**:441-454.
- Bell, J. G., C. Ghioni, and J. R. Sargent. 1994. Fatty acids compositions of 10 freshwater invertabrates which are natural food organisms of Atlantic Salmon parr (*Salmo salar*) - A comparison with commercial diets. Aquaculture **128**:301-313.
- Benedito-Cecilio, E., and C. Araujo-Lima. 2002. Variation in the carbon isotope composition of *Semaprochilodus insignis*, a detritivorous fish associated with oligotrophic and eutrophic Amazonian rivers. Journal of Fish Biology **60**:1603-1607.
- Benner, R., M. L. Fogel, E. K. Sprague, and R. E. Hodson. 1987. Depletion of ^{13}C in lignin and its implications for stable carbon isotopes studies. Nature **329**:708-710.
- Bernardes, M. C., L. A. Martinelli, A. V. Krusche, J. Gudeman, M. Moreira, R. L. Victoria, J. Ometto, M. V. R. Ballester, A. K. Aufdenkampe, J. E. Richey, and J. I. Hedges. 2004. Riverine organic matter composition as a function of land use changes, Southwest Amazon. Ecological Applications **14**:S263-S279.
- Bianchi, T. S. 2011. The role of terrestrially derived organic carbon in the coastal ocean: A changing paradigm and the priming effect. Proceedings of the National Academy of Sciences.
- Bianchi, T. S., and M. A. Allison. 2009. Large-river delta-front estuaries as natural "recorders" of global environmental change. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **106**:8085-8092.
- Blanchet, F. G. 2010. AEM: Tools to construct Asymmetric eigenvector maps (AEM) spatial variables. R package version 0.3-2/r88.
- Blanchet, F. G., P. Legendre, and D. Borcard. 2008a. Forward selection of explanatory variables. Ecology **89**:2623-2632.
- Blanchet, F. G., P. Legendre, and D. Borcard. 2008b. Modelling directional spatial processes in ecological data. Ecological Modelling **215**:325-336.
- Blanchet, F. G., P. Legendre, R. Maranger, D. Monti, and P. Pepin. 2011. Modelling the effect of directional spatial ecological processes at different scales. Oecologia **166**:357-368.
- Bligh, E. G., and W. J. Dyer. 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. Canadian Journal of Biochemistry and Physiology **37**:911-917.
- Bonnet, M. P., G. Barroux, J. M. Martinez, F. Seyler, P. Moreira-Turcq, G. Cochonneau, J. M. Melack, G. Boaventura, L. Maurice-Bourgoin, J. G. Leon, E. Roux, S. Calmant, P.

- Kosuth, J. L. Guyot, and P. Seyler. 2008. Floodplain hydrology in an Amazon floodplain lake (Lago Grande de Curuai). *Journal of Hydrology* **349**:18-30.
- Borcard, D., and P. Legendre. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* **153**:51-68.
- Borcard, D., P. Legendre, C. Avois-Jacquet, and H. Tuomisto. 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* **85**:1826-1832.
- Borcard, D., P. Legendre, and P. Drapeau. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* **73**:1045-1055.
- Boschker, H. T. S., J. F. C. de Brouwer, and T. E. Cappenberg. 1999. The contribution of macrophyte-derived organic matter to microbial biomass in salt-marsh sediments: Stable carbon isotope analysis of microbial biomarkers. *Limnology and Oceanography* **44**:309-319.
- Bouillon, S., and R. M. Connolly. 2009. Carbon Exchange Among Tropical Coastal Ecosystems. Pages 45-70 in I. Nagelkerken, editor. *Ecological Connectivity among Tropical Coastal Ecosystems*. Springer Netherlands.
- Bourbonniere, R. A., and P. A. Meyers. 1996. Sedimentary geolipid records of historical changes in the watersheds and productivities of Lakes Ontario and Erie. *Limnology and Oceanography* **41**:352-359.
- Bourgoin, L. M., M. P. Bonnet, J. M. Martinez, P. Kosuth, G. Cochonneau, P. Moreira-Turcq, J. L. Guyot, P. Vauchel, N. Filizola, and P. Seyler. 2007. Temporal dynamics of water and sediment exchanges between the Curuai floodplain and the Amazon River, Brazil. *Journal of Hydrology* **335**:140-156.
- Bowen, S. H. 1983. Detritivory in neotropical fish communities. *Environmental Biology of Fishes* **9**:137-144.
- Box, G. E. P., and D. R. Cox. 1964. An analysis of transformations. *Journal of the Royal Statistical Society Series B-Statistical Methodology* **26**:211-252.
- Buesing, N., and M. O. Gessner. 2003. Incorporation of radiolabeled leucine into protein to estimate bacterial production in plant litter, sediment, epiphytic biofilms, and water samples. *Microbial Ecology* **45**:291-301.

C

- Callede, J., J. L. Guyot, J. Ronchail, Y. L'Hote, H. Niel, and E. De Oliveira. 2004. Evolution of the River Amazon's discharge at Obidos from 1903 to 1999. *Hydrological Sciences Journal-Journal Des Sciences Hydrologiques* **49**:85-97.
- Canuel, E. A. 2001. Relations between river flow, primary production and fatty acid composition of particulate organic matter in San Francisco and Chesapeake Bays: a multivariate approach. *Organic Geochemistry* **32**:563-583.
- Caraco, N., and J. Cole. 2004. When terrestrial organic matter is sent down the river: the importance of allochthonous carbon inputs to the metabolism of lakes and rivers. Food webs at the landscape level:301-316.
- Carvalho, M. L. 1981. Alimentação do tambaqui jovem (*Colossoma macropmum* Cuvier, 1818) e sua relação com a comunidade zooplanktonica do Lago Grande-Manaquiri, Solimoes-AM. INPA/FUA, Manaus.
- Cassagne, C., R. Lessire, J. J. Bessoule, P. Moreau, A. Creach, F. Schneider, and B. Sturbois. 1994. Biosynthesis of very long chain fatty acids in higher plants. *Progress in Lipid Research* **33**:55-69.
- Chrost, R. J. 1989. Characterization and significance of Beta-Glucosidase activity in lake water. *Limnology and Oceanography* **34**:660-672.

- Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* **18**:117-143.
- Cole, J. J., N. F. Caraco, G. W. Kling, and T. K. Kratz. 1994. Carbon dioxide supersaturation in the surface waters of lakes. *Science* **265**:1568-1570.
- Cole, J. J., Y. T. Prairie, N. F. Caraco, W. H. McDowell, L. J. Tranvik, R. G. Striegl, C. M. Duarte, P. Kortelainen, J. A. Downing, J. J. Middelburg, and J. Melack. 2007. Plumbing the global carbon cycle: Integrating inland waters into the terrestrial carbon budget. *Ecosystems* **10**:171-184.
- Colombo, J. C., N. Silverberg, and J. N. Gearing. 1996. Lipid biogeochemistry in the Laurentian Trough .1. Fatty acids, sterols and aliphatic hydrocarbons in rapidly settling particles. *Organic Geochemistry* **25**:211-225.
- Costa, M. H., and J. A. Foley. 2000. Combined effects of deforestation and doubled atmospheric CO₂ concentrations on the climate of Amazonia. *Journal of Climate* **13**:18-34.
- Cowx, I. G., K. T. O'Grady, V. S. Batista, A. J. Inhamuns, C. E. C. Freitas, and D. Freire-Brasil. 1998. Characterization of the fishery in river communities in the low-Solimões/high-Amazon region. *Fisheries management and Ecology* **5**:419-435.
- Cunnane, S. C. 1996. The Canadian Society for Nutritional Sciences 1995 Young Scientist Award Lecture. Recent studies on the synthesis, beta-oxidation, and deficiency of linoleate and alpha-linolenate: Are essential fatty acids more aptly named indispensable or conditionally dispensable fatty acids? *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology* **74**:629-639.

D

- Dalsgaard, J., M. St John, G. Kattner, D. Muller-Navarra, and W. Hagen. 2003. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. *Advances in Marine Biology*, Vol 46 **46**:225-340.
- Degens, E. T., S. Kempe, and J. E. Richey. 1991. Biogeochemistry of major world rivers.
- Desvilettes, C., G. Bourdier, J. C. Breton, and P. Combrouze. 1994. Fatty acids as organic markers for the study of trophic relationships in littoral cladoceran communities of a pond. *Journal of Plankton Research* **16**:643-659.
- Dokulil, M. T., and K. Teubner. 2000. Cyanobacterial dominance in lakes. *Hydrobiologia* **438**:1-12.
- Dray, S., P. Legendre, and F. G. Blanchet. 2009. packfor: Forward Selection with permutation (Canoco p.46). R package version 0.0-7/r58.
- Dray, S., P. Legendre, and P. R. Peres-Neto. 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling* **196**:483-493.
- Duarte, C. M., and Y. T. Prairie. 2005. Prevalence of heterotrophy and atmospheric CO₂ emissions from aquatic ecosystems. *Ecosystems* **8**:862-870.
- Dubois, M., K. A. Gilles, J. K. Hamilton, P. A. Rebers, and F. Smith. 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry* **28**:350-356.
- Dunn, R. J. K., D. T. Welsh, P. R. Teasdale, S. Y. Lee, C. J. Lemckert, and T. Meziane. 2008. Investigating the distribution and sources of organic matter in surface sediment of Coombabah Lake (Australia) using elemental, isotopic and fatty acid biomarkers. *Continental Shelf Research* **28**:2535-2549.

E

- Engle, D. L., and J. M. Melack. 1993. Consequences of riverine flooding for seston and the periphyton of floating meadows in an Amazon floodplain lake. *Limnology and Oceanography* **38**:1500-1520.
- Engle, D. L., J. M. Melack, R. D. Doyle, and T. R. Fisher. 2008. High rates of net primary production and turnover of floating grasses on the Amazon floodplain: implications for aquatic respiration and regional CO₂ flux. *Global Change Biology* **14**:369-381.

F

- Fabre, N. N., and U. Saint-Paul. 1998. Annulus formation on scales and seasonal growth of the central Amazonian anostomid *Schizodon fasciatus*. *Journal of Fish Biology* **53**:1-11.
- Fellerhoff, C., M. Voss, and K. M. Wantzen. 2003. Stable carbon and nitrogen isotope signatures of decomposing tropical macrophytes. *Aquatic Ecology* **37**:361-375.
- Fiebig, D. M., M. A. Lock, and C. Neal. 1990. Soil water in the riparian zone as a source of carbon for a headwater stream. *Journal of Hydrology* **116**:217-237.
- Findlay, R. H., and F. C. Dobbs. 1993. Quantitative description of microbial communities using lipid analysis. Pages 271-284 in P. F. Kemp, B. F. Sherr, and J. J. Cole, editors. *Aquatic Microbial Ecology*. Lewis, Boca Raton, FL.
- Findlay, S. E. G., and T. L. Arsuffi. 1989. Microbial growth and detritus transformations during decomposition of leaf litter in a stream. *Freshwater Biology* **21**:261-269.
- Fiore, M. D., B. A. Neilan, J. N. Copp, J. L. M. Rodrigues, S. M. Tsai, H. Lee, and J. T. Trevors. 2005. Characterization of nitrogen-fixing cyanobacteria in the Brazilian Amazon floodplain. *Water Research* **39**:5017-5026.
- Fisher, T. R. 1979. Plankton and primary production in aquatic systems of the central Amazon basin. *Comparative Biochemistry and Physiology a-Physiology* **62**:31-38.
- Foley, J. A., A. Botta, M. T. Coe, and M. H. Costa. 2002. El Nino-Southern Oscillation and the climate, ecosystems and rivers of Amazonia. *Global Biogeochemical Cycles* **16**.
- Foley, J. A., R. DeFries, G. P. Asner, C. Barford, G. Bonan, S. R. Carpenter, F. S. Chapin, M. T. Coe, G. C. Daily, H. K. Gibbs, J. H. Helkowski, T. Holloway, E. A. Howard, C. J. Kucharik, C. Monfreda, J. A. Patz, I. C. Prentice, N. Ramankutty, and P. K. Snyder. 2005. Global consequences of land use. *Science* **309**:570-574.
- Forsberg, B. R., C. Araujolima, L. A. Martinelli, R. L. Victoria, and J. A. Bonassi. 1993. Autotrophic carbon sources for fish of the central Amazon. *Ecology* **74**:643-652.
- Forsberg, B. R., A. H. Devol, J. E. Richey, L. A. Martinelli, and H. Dossantos. 1988. Factors controlling nutrient concentrations in Amazon floodplain lakes. *Limnology and Oceanography* **33**:41-56.
- Forsberg, B. R., T. P. Pimentel, and A. D. Nobre. 1991. Photosynthetic parameters for phytoplankton in Amazon floodplain lakes, April-May 1987. *Verh. Int. Verein. Limnol.* **24**:1188-1191.
- Frankignoulle, M., A. Borges, and R. Biondo. 2001. A new design of equilibrator to monitor carbon dioxide in highly dynamic and turbid environments. *Water Research* **35**:1344-1347.
- Frostegard, A., and E. Baath. 1996. The use of phospholipid fatty acid analysis to estimate bacterial and fungal biomass in soil. *Biology and Fertility of Soils* **22**:59-65.

- Frølund, B., T. Griebel, and P. H. Nielsen. 1995. Enzymatic activity in the activated-sludge floc matrix. *Applied Microbiology and Biotechnology* **43**:755-761.
- Frølund, B., R. Palmgren, K. Keiding, and P. H. Nielsen. 1996. Extraction of extracellular polymers from activated sludge using a cation exchange resin. *Water Research* **30**:1749-1758.
- Fuhrman, J. A., and F. Azam. 1982. Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton production in marine surface waters - Evaluation and field results. *Marine Biology* **66**:109-120.
- Furch, K., and W. Junk. 1992. Nutrient dynamics of submersed decomposing Amazonian herbaceous plant species *Paspalum fasciculatum* and *Echinochloa polystachya*. *Revue d'hydrobiologie tropicale* **25**:75-85.
- Furch, K., and W. J. Junk. 1993. Seasonal nutrient dynamics in an Amazonian floodplain lake. *Archiv Fur Hydrobiologie* **128**:277-285.

G

- Gat, J. R., and E. Matsui. 1991. Atmospheric water balance in the Amazon basin: an isotopic evapotranspiration model. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres* **96**:13179-13188.
- Ghai, R., F. Rodriguez-Valera, K. D. McMahon, D. Toyama, R. Rinke, T. C. S. de Oliveira, J. W. Garcia, F. P. de Miranda, and F. Henrique-Silva. 2011. Metagenomics of the Water Column in the Pristine Upper Course of the Amazon River. *Plos One* **6**.
- Gibbs, R. J. 1967. Amazon River - Environmental factors that control its dissolved and suspended load. *Science* **156**:1734-1737.
- Goodloe, R. S., and R. J. Light. 1982. Biosynthesis of hydrocarbon in *Anabaena variabilis* - invivo incorporation of [18-¹⁴C]stearate. *Biochimica et Biophysica Acta* **711**:261-265.
- Goslee, S. C., and D. L. Urban. 2007. The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *Journal of Statistical Software* **22**:1-19.
- Goulding, M. 1980. The Fishes and the Forest. *Exploration in Amazon Natural History*. University of California Press, Berkeley, CA.
- Goulding, M., R. Barthem, and E. Ferreira. 2003. *The Smithsonian Atlas of the Amazon*. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Goulding, M., M. L. Carvalho, and E. G. F. Ferreira. 1988. Rio Negro. Rich life in poor water: Amazonian diversity and foodchain ecology as seen through fish communities. The Hague: SPB Academic Publishing.
- Grami, B., S. Rasconi, N. Niquil, M. Jobard, B. Saint-Beat, and T. Sime-Ngando. 2011. Functional Effects of Parasites on Food Web Properties during the Spring Diatom Bloom in Lake Pavin: A Linear Inverse Modeling Analysis. *Plos One* **6**.
- Grasshoff, K., M. Ehrhardt, K. Kremling, and T. Almgren. 1999. Methods of seawater analysis.
- Gu, B. 2009. Variations and controls of nitrogen stable isotopes in particulate organic matter of lakes. *Oecologia* **160**:421-431.
- Gu, B. H., and V. Alexander. 1996. Stable carbon isotope evidence for atmospheric CO₂ uptake by cyanobacterial surface scums in a eutrophic lake. *Applied and Environmental Microbiology* **62**:1803-1804.
- Gu, B. H., D. M. Schell, and V. Alexander. 1994. Stable carbon and nitrogen isotopic analysis of the plankton food web in a sub-arctic lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **51**:1338-1344.

Guyot, J. L., J. Callède, M. Molinier, V. Guimaraes, and E. De Oliveira. 1998. La variabilité hydrologique actuelle dans le bassin de l'Amazone. Bulletin de l'Institut Francais D'études Andines **27**:779-788.

Guyot, J. L., J. M. Jouanneau, J. Quintanilla, and J. G. Wasson. 1993. Dissolved and suspended sediment loads exported from the Andes by the Beni River (Bolivian Amazonia), during a flood. *Geodinamica Acta* **6**:233-241.

H

Hall, D., S. Y. Lee, and T. Meziane. 2006. Fatty acids as trophic tracers in an experimental estuarine food chain: Tracer transfer. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **336**:42-53.

Hall, E. K., G. A. Singer, M. J. Kainz, and J. T. Lennon. 2010. Evidence for a temperature acclimation mechanism in bacteria: an empirical test of a membrane-mediated trade-off. *Functional Ecology* **24**:898-908.

Hamilton, S. K., and W. M. Lewis. 1987. Causes of seasonality in the chemistry of a lake on the Orinoco River floodplain, Venezuela. *Limnology and Oceanography* **32**:1277-1290.

Hamilton, S. K., W. M. Lewis, and S. J. Sippel. 1992. Energy sources for aquatic animals in the Orinoco River floodplain: evidence from stable isotopes. *Oecologia* **89**:324-330.

Hedges, J. I., W. A. Clark, P. D. Quay, J. E. Richey, A. H. Devol, and U. D. Santos. 1986. Compositions and fluxes of particulate organic material in the Amazon river. *Limnology and Oceanography* **31**:717-738.

Hedges, J. I., G. L. Cowie, J. E. Richey, P. D. Quay, R. Benner, M. Strom, and B. R. Forsberg. 1994. Origins and processing of organic matter in the Amazon river as indicated by carbohydrates and amino acids. *Limnology and Oceanography* **39**:743-761.

Hedges, J. I., E. Mayorga, E. Tsamakis, M. E. McClain, A. Aufdenkampe, P. Quay, J. E. Richey, R. Benner, S. Opsahl, B. Black, T. Pimentel, J. Quintanilla, and L. Maurice. 2000. Organic matter in Bolivian tributaries of the Amazon River: A comparison to the lower mainstream. *Limnology and Oceanography* **45**:1449-1466.

Hernes, P. J., A. C. Robinson, and A. K. Aufdenkampe. 2007. Fractionation of lignin during leaching and sorption and implications for organic matter "freshness". *Geophysical Research Letters* **34**:6.

Hess, L. L., J. M. Melack, E. M. L. M. Novo, C. C. F. Barbosa, and M. Gastil. 2003. Dual-season mapping of wetland inundation and vegetation for the central Amazon basin. *Remote Sensing of Environment* **87**:404-428.

Holman, R. T. 1998. The slow discovery of the importance of omega 3 essential fatty acids in human health. *Journal of Nutrition* **128**:427S-433S.

Houghton, R. A., D. L. Skole, C. A. Nobre, J. L. Hackler, K. T. Lawrence, and W. H. Chomentowski. 2000. Annual fluxes of carbon from deforestation and regrowth in the Brazilian Amazon. *Nature* **403**:301-304.

Howard-Williams, C., and W. J. Junk. 1976. The decomposition of aquatic macrophytes in the floating meadows of a Central amazonian varzea lake. Pages 115-123 *Biogeographica*. The Hague.

Hu, J. F., H. B. Zhang, and P. A. Peng. 2006. Fatty acid composition of surface sediments in the subtropical Pearl River estuary and adjacent shelf, Southern China. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **66**:346-356.

- Hugueny, B., and M. Pouilly. 1999. Morphological correlates of diet in an assemblage of West African freshwater fishes. *Journal of Fish Biology* **54**:1310-1325.
- Humphries, S. E., and V. D. Lyne. 1988. Cyanophyte blooms: the role of cell buoyancy. *Limnology and Oceanography* **33**:79-91.
- Hunsinger, G. B., S. Mitra, S. E. G. Findlay, and D. T. Fischer. 2010. Wetland-driven shifts in suspended particulate organic matter composition of the Hudson River estuary, New York. *Limnology and Oceanography* **55**:1653-1667.
- Huszar, V. L. D., and C. S. Reynolds. 1997. Phytoplankton periodicity and sequences of dominance in an Amazonian flood-plain lake (Lago Batata, Para, Brazil): responses to gradual environmental change. *Hydrobiologia* **346**:169-181.

I

- Ibanez, M. D. R. 1998. Phytoplankton composition and abundance of a central Amazonian floodplain lake. *Hydrobiologia* **362**:79-83.
- Inhamuns, A. J., M. R. B. Franco, and W. S. Batista. 2009. Seasonal variations in total fatty acid composition of muscles and eye sockets of tucunare (*Cichla* sp.) from the Brazilian Amazon area. *Food Chemistry* **117**:272-275.
- Irion, G., W. J. Junk, and J. A. S. N. De Mello. 1997. The large central Amazonian river floodplains near Manaus: Geological, climatological, hydrological and geomorphological aspects. Pages 23-46 in W. J. Junk, editor. *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System*. Springer, Berlin Heidelberg New York.

J

- Jepsen, D. B., and K. O. Winemiller. 2002. Structure of tropical river food webs revealed by stable isotope ratios. *Oikos* **96**:46-55.
- Junk, W. J. 1985a. Aquatic plants of the Amazon system. Pages 319-337 in B. R. Davies and K. F. Walker, editors. *The Ecology of River Systems*. Junk, Dordrecht.
- Junk, W. J. 1985b. Temporary fat storage, an adaptation of some fish species to the water level fluctuations and related environmental changes of the Amazon River. *Amazoniana* **9**:315-351.
- Junk, W. J. 1985c. The Amazon floodplain: a sink or source for organic carbon. *Mitteilungen aus dem Geologische-Palaontologischen Institut der Universitat Hamburg. SCOPE/UNEP Sonderband* **58**:267-283.
- Junk, W. J. 1997. *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Junk, W. J., P. B. Bayley, and R. E. Sparks. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. Pages 110-127. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*.
- Junk, W. J., and C. Howard-Williams. 1984. Ecology of aquatic macrophytes in Amazonia. Pages 269-293 in H. Sioli, editor. *The Amazon, Limnology and Landscape Ecology of a Mighty Tropical River and its Basin*. Junk, Dordrecht.
- Junk, W. J., and M. F. T. Piedade. 1997. Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plants. Pages 147-185 in W. J. Junk, editor. *The central Amazon floodplain: Ecology of a pulsing system*. Springer, Berlin Heidelberg New York.
- Junk, W. J., and M. T. F. Piedade. 1993a. Biomass and primary production of herbaceous plant communities in the Amazon floodplain. *Hydrobiologia* **263**:155-162.

- Junk, W. J., and M. T. F. Piedade. 1993b. Herbaceous plants of the Amazon floodplain near Manaus - Species diversity and adaptations to the flood pulse. *Amazoniana - Limnologia Et Oecologia Regionalis Systemae Fluminis Amazonas* **12**:467-484.
- Junk, W. J., M. T. F. Piedade, F. Wittmann, J. Schöngart, and P. Parolin. 2010. *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management*. Springer, Dordrecht Heidelberg London New York.

K

- Kaiser, E., D. B. Arscott, K. Tockner, and B. Sulzberger. 2003. Sources and distribution of organic carbon and nitrogen in the Tagliamento River, Italy. Pages 103-116 in *Symposium on Biogeochemical Controls on the Mobility and Bioavailability of Metals in Soils and Groundwater*, Monte Verita, Switzerland.
- Kalff, J. 2002. *Limnology: Inland water ecosystems*. Prentice Hall New Jersey.
- Kaneda, T. 1991. Iso-fatty and anteiso-fatty acids in bacteria - Biosynthesis, function, and taxonomic significance. *Microbiological Reviews* **55**:288-302.
- Kaplan, L. A., and J. D. Newbold. 1993. Biogeochemistry of dissolved organic carbon entering streams. Pages 139-165 in T. E. Ford, editor. *Aquatic microbiology: An ecological approach*.
- Konhauser, K. O., W. S. Fyfe, and B. I. Kronberg. 1994. Multi-element chemistry of some Amazonian waters and soils. *Chemical Geology* **111**:155-175.
- Koussoroplis, A. M., A. Bec, M. E. Perga, E. Koutrakis, G. Bourdier, and C. Desvilettes. 2011. Fatty acid transfer in the food web of a coastal Mediterranean lagoon: Evidence for high arachidonic acid retention in fish. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **91**:450-461.
- Kwetegyeka, J., J. Masa, B. T. Kiremire, G. B. Mpango, and O. Grahl-Nielsen. 2011. Fatty acids of polar lipids in heart tissue are good taxonomic markers for tropical African freshwater fish. *African Journal of Aquatic Science* **36**:115-127.

L

- Laliberte, E., A. Paquette, P. Legendre, and A. Bouchard. 2009. Assessing the scale-specific importance of niches and other spatial processes on beta diversity: a case study from a temperate forest. *Oecologia* **159**:377-388.
- Legendre, P., and S. Durand. 2010. rdaTest: Canonical redundancy analysis. R package version 1.7.
- Legendre, P., and E. D. Gallagher. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* **129**:271-280.
- Legendre, P., and L. Legendre. 1998. *Numerical ecology*. Second edition. Elsevier, Amsterdam.
- Leite, R. G., C. Araujo-Lima, R. L. Victoria, and L. A. Martinelli. 2002. Stable isotope analysis of energy sources for larvae of eight fish species from the Amazon floodplain. *Ecology of Freshwater Fish* **11**:56-63.
- Leveque, C., T. Oberdorff, D. Paugy, M. L. J. Stiassny, and P. A. Tedesco. 2008. Global diversity of fish (Pisces) in freshwater. *Hydrobiologia* **595**:545-567.
- Lewis, S. L., O. L. Phillips, T. R. Baker, J. Lloyd, Y. Malhi, S. Almeida, N. Higuchi, W. F. Laurance, D. A. Neill, and J. N. M. Silva. 2004. Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots.

Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences **359**:421-436.

- Lewis, W. M., S. K. Hamilton, M. A. Lasi, M. Rodriguez, and J. F. Saunders. 2000. Ecological determinism on the Orinoco floodplain. *Bioscience* **50**:681-692.
- Ludwig, W., J. L. Probst, and S. Kempe. 1996. Predicting the oceanic input of organic carbon by continental erosion. *Global Biogeochemical Cycles* **10**:23-41.

M

- Malhi, Y., J. T. Roberts, R. A. Betts, T. J. Killeen, W. H. Li, and C. A. Nobre. 2008. Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science* **319**:169-172.
- Mallet, C., M. Basset, G. Fonty, C. Desviletes, G. Bourdier, and D. Debroas. 2004. Microbial population dynamics in the sediments of a eutrophic lake (Aydat, France) and characterization of some heterotrophic bacterial isolates. *Microbial Ecology* **48**:66-77.
- Manetta, G., E. Benedito-Cecilio, and M. Martinelli. 2003. Carbon sources and trophic position of the main species of fishes of Baía River, Paraná River floodplain, Brazil. *Brazilian journal of biology* **63**:283-290.
- Martinelli, L. A., A. H. Devol, R. L. Victoria, and J. E. Richey. 1991. Stable carbon isotope variation in C₃ and C₄ plants along the Amazon river. *Nature* **353**:57-59.
- Martinelli, L. A., R. L. Victoria, P. B. de Camargo, M. D. Piccolo, L. Mertes, J. E. Richey, A. H. Devol, and B. R. Forsberg. 2003. Inland variability of carbon-nitrogen concentrations and $\delta^{13}\text{C}$ in Amazon floodplain (varzea) vegetation and sediment. *Hydrological Processes* **17**:1419-1430.
- Martinez, J. M., and T. Le Toan. 2007. Mapping of flood dynamics and spatial distribution of vegetation in the Amazon floodplain using multitemporal SAR data. *Remote Sensing of Environment* **108**:209-223.
- Matsui, E., E. Salati, M. Ribeiro, C. M. Reis, A. Tancredi, and J. Gat. 1983. Precipitation in the Central Amazon basin:-The isotopic composition of rain and atmospheric moisture at Belém and Manaus. *Acta Amazonica* **13**:307-369.
- Mayorga, E., A. K. Aufdenkampe, C. A. Masiello, A. V. Krusche, J. I. Hedges, P. D. Quay, J. E. Richey, and T. A. Brown. 2005. Young organic matter as a source of carbon dioxide outgassing from Amazonian rivers. *Nature* **436**:538-541.
- Melack, J. 1984. Amazon floodplain lakes: Shape, fetch, and stratification. *Verhandlung Internationale Vereinigung Limnologie* **22**.
- Melack, J. M., B. R. Forsberg, R. L. Victoria, and J. E. Richey. 1999. Biogeochemistry of Amazon floodplain lakes and associated wetlands. Pages 1-50 *in* M. McClain, R. Victoria, and J. Richey, editors. *The biogeochemistry of the Amazon Basin and its role in a changing world*. Oxford University Press.
- Melack, J. M., and L. L. Hess. 2010. Remote sensing of the distribution and extent of wetlands in the Amazon basin. Pages 43-59 *in* W. J. Junk, M. T. F. Piedade, F. Wittmann, J. Schöngart, and P. Parolin, editors. *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Ecology, Biodiversity and Sustainable Management*. Springer, New York.
- Melack, J. M., E. M. L. M. Novo, B. R. Forsberg, M. T. F. Piedade, and L. Maurice. 2009. Floodplain ecosystem processes. Pages 525-541 *in* M. Keller, M. Bustamante, J. Gash, and P. S. Dias, editors. *Amazonia and Global Change*. AGU, Washington.
- Merigoux, S., and D. Ponton. 1998. Body shape, diet and ontogenetic diet shifts in young fish of the Sinnamary River, French Guiana, South America. *Journal of Fish Biology* **52**:556-569.

- Mertes, L. A. K., D. L. Daniel, J. M. Melack, B. Nelson, L. A. Martinelli, and B. R. Forsberg. 1995. Spatial patterns of hydrology, geomorphology, and vegetation on the floodplain of the Amazon River in Brazil from a remote-sensing perspective. *Geomorphology* **13**:215-232.
- Meybeck, M. 1993. Riverine transport of atmospheric carbon - Sources, global typology and budget. *Water Air and Soil Pollution* **70**:443-463.
- Meyer, J. L., J. B. Wallace, and S. L. Eggert. 1998. Leaf litter as a source of dissolved organic carbon in streams. *Ecosystems* **1**:240-249.
- Meyers, P. A. 2003. Applications of organic geochemistry to paleolimnological reconstructions: a summary of examples from the Laurentian Great Lakes. *Organic Geochemistry* **34**:261-289.
- Meyers, P. A., and B. J. Eadie. 1993. Sources, degradation and recycling of organic matter associated with sinking particles in Lake Michigan. *Organic Geochemistry* **20**:47-56.
- Meziane, T., L. Bodineau, C. Retiere, and G. Thoumelin. 1997. The use of lipid markers to define sources of organic matter in sediment and food web of the intertidal salt-marsh-flat ecosystem of Mont-Saint-Michel Bay, France. *Journal of Sea Research* **38**:47-58.
- Mfilinge, P. L., T. Meziane, Z. Bachok, and M. Tsuchiya. 2003a. Fatty acids in decomposing mangrove leaves: microbial activity, decay and nutritional quality. *Marine Ecology-Progress Series* **265**:97-105.
- Mfilinge, P. L., T. Meziane, Z. Bachok, and M. Tsuchiya. 2003b. Total lipid and fatty acid classes in decomposing mangrove leaves of *Bruguiera gymnorhiza* and *Kandelia candel*: Significance with respect to lipid input. Pages 613-622 in 4th International Workshop on the Oceanography and Fisheries in the East China Sea, Okinawa, JAPAN.
- Milliman, J. D. 1991. Flux and fate of fluvial sediment and water in coastal seas. Pages 69-89 in R. F. C. Mantoura, J.-M. Martin, and R. Wollast, editors. *Ocean margin process in global change*. Wiley, J., Chichester, U.K., New York.
- Mitrovic, S. M., R. L. Oliver, C. Rees, L. C. Bowling, and R. T. Buckney. 2003. Critical flow velocities for the growth and dominance of *Anabaena circinalis* in some turbid freshwater rivers. *Freshwater Biology* **48**:164-174.
- Molinier, M., J.-L. Guyot, V. Guimaraes, and E. Oliverira. 1996. Les régimes hydrologiques de l'Amazone et de ses affluents. Pages 209-227 in P. Chevallier and B. Pouyaud, editors. *L'hydrologie tropicale: géoscience et outil pour le développement*. IAHS Press, Wallingford.
- Moreira-Turcq, P., G. Barroux, M. Bernardes, M. P. Bonet, L. Maurice-Bourgoin, M. Perez, and P. Seyler. 2005. Dynamics of organic carbon between the Amazon River and flood plain lakes. Pages 19-26 in L. Heathwaite, B. Webb, D. Rosenberry, D. Weaver, and M. Hayash, editors. *Dynamics and Biogeochemistry of River Corridors and Wetlands*. Int Assoc Hydrological Sciences, Wallingford.
- Moreira-Turcq, P., J. M. Jouanneau, B. Turcq, P. Seyler, O. Weber, and J. L. Guyot. 2004. Carbon sedimentation at Lago Grande de Curuai, a floodplain lake in the low Amazon region: insights into sedimentation rates. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* **214**:27-40.
- Moreira-Turcq, P., P. Seyler, J. L. Guyot, and H. Etcheber. 2003a. Exportation of organic carbon from the Amazon River and its main tributaries. *Hydrological Processes* **17**:1329-1344.
- Moreira-Turcq, P. F., P. Seyler, J. L. Guyot, and H. Etcheber. 2003b. Characteristics of organic matter in the mixing zone of the Rio Negro and Rio Solimoes of the Amazon River. *Hydrological Processes* **17**:1393-1404.

- Morison, J. I. L., M. T. F. Piedade, E. Muller, S. P. Long, W. J. Junk, and M. B. Jones. 2000. Very high productivity of the C₄ aquatic grass *Echinochloa polystachya* in the Amazon floodplain confirmed by net ecosystem CO₂ flux measurements. *Oecologia* **125**:400-411.
- Mortillaro, J. M., G. Abril, P. Moreira-Turc, R. Sobrinho, M. Perez, and T. Meziane. 2011. Fatty acid and stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) signatures of particulate organic matter in the Lower Amazon River: Seasonal contrasts and connectivity between floodplain lakes and the mainstem. *Organic Geochemistry* **42**:1159-1168.
- Mortillaro, J. M., F. Rigal, H. Rybarczyk, M. Bernardes, G. Abril, and T. Meziane. Submitted. Particulate organic matter distribution along the lower Amazon River: addressing aquatic ecology concepts using fatty acids.
- Mérona, B., B. Hugueny, F. L. Tejerina-Garro, and E. Gautheret. 2008. Diet-morphology relationship in a fish assemblage from a medium-sized river of French Guiana: the effect of species taxonomic proximity. *Aquatic Living Resources* **21**:171-184.
- Mérona, B., and J. R. Mérona. 2004. Food resource partitioning in a fish community of the central Amazon floodplain. *Neotropical Ichthyology* **2**:75-84.

N

- Napolitano, G. E. 1999. Fatty acids as trophic and chemical markers in freshwater ecosystems. Pages 21-44 in M. T. Arts and B. C. Wainman, editors. *Lipids in freshwater ecosystems*.
- Nerot, C., T. Meziane, A. Provost-Govrich, H. Rybarczyk, and S. Y. Lee. 2009. Role of grapsid crabs, *Parasesarma erythrodactyla*, in entry of mangrove leaves into an estuarine food web: a mesocosm study. *Marine Biology* **156**:2343-2352.
- Nesterov, V. N., O. A. Rozentsvet, and S. V. Murzaeva. 2009. Changes in lipid composition in the tissues of fresh-water plant *Hydrilla verticillata* induced by accumulation and elimination of heavy metals. *Russian Journal of Plant Physiology* **56**:85-93.

O

- Oksanen, J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens, and H. Wagner. 2010. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 1.17-12.
- Oliveira, A. C. B., M. G. M. Soares, L. A. Martinelli, and M. Z. Moreira. 2006. Carbon sources of fish in an Amazonian floodplain lake. *Aquatic Sciences* **68**:229-238.

P

- Parrish, C. C., T. A. Abrajano, S. M. Budge, R. J. Helleur, E. D. Hudson, K. Pulchan, and C. Ramos. 2000. Lipid and Phenolic Biomarkers in Marine Ecosystems: Analysis and Applications. Pages 193-223 in P. Wangersky, editor. *The Handbook of Environmental Chemistry*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Parsons, T. R., Y. Maita, and C. M. Lalli. 1984. *A manual of chemical and biological methods for seawater analysis*. Pergamon Press, Oxford.
- Peterson, B. J., and B. Fry. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**:293-320.

- Petry, P., P. B. Bayley, and D. F. Markle. 2003. Relationships between fish assemblages, macrophytes and environmental gradients in the Amazon River floodplain. *Journal of Fish Biology* **63**:547-579.
- Pettit, N. E., P. Bayliss, P. M. Davies, S. K. Hamilton, D. M. Warfe, S. E. Bunn, and M. M. Douglas. 2011. Seasonal contrasts in carbon resources and ecological processes on a tropical floodplain. *Freshwater Biology* **56**:1047-1064.
- Philips, E. J., K. E. Havens, and M. R. M. Lopes. 2008. Seasonal dynamics of phytoplankton in two Amazon flood plain lakes of varying hydrologic connectivity to the main river channel. *Fundamental and Applied Limnology* **172**:99-109.
- Piedade, M. T. F., W. J. Junk, and S. P. Long. 1991. The productivity of the C₄ grass *Echinochloa polystachya* on the Amazon floodplain. *Ecology* **72**:1456-1463.
- Pimm, S. L., J. H. Lawton, and J. E. Cohen. 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature* **350**:669-674.
- Pond, D. W., D. R. Dixon, M. V. Bell, A. E. Fallick, and J. R. Sargent. 1997. Occurrence of 16:2(n-4) and 18:2(n-4) fatty acids in the lipids of the hydrothermal vent shrimps *Rimicaris exoculata* and *Alvinocaris markensis*: nutritional and trophic implications. *Marine Ecology-Progress Series* **156**:167-174.
- Porter, K. G., and Y. S. Feig. 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnology and Oceanography* **25**:943-948.
- Pouilly, M., F. Lino, J. G. Bretenoux, and C. Rosales. 2003. Dietary-morphological relationships in a fish assemblage of the Bolivian Amazonian floodplain. *Journal of Fish Biology* **62**:1137-1158.
- Prentice, I. C., and J. Lloyd. 1998. C-quest in the Amazon Basin. *Nature* **396**:619-620.

Q

- Quay, P. D., D. O. Wilbur, J. E. Richey, J. I. Hedges, A. H. Devol, and R. Victoria. 1992. Carbon cycling in the Amazon River: Implications from the ¹³C compositions of particles and solutes. *Limnology and Oceanography* **37**:857-871.

R

- Rai, H., and G. Hill. 1984. Microbiology of Amazonian waters. Pages 413-441 in H. Sioli, editor. *The Amazon, Limnology and Landscape Ecology of a Mighty Tropical River and its Basin*. Junk, W., Dordrecht.
- Ravet, J. L., M. T. Brett, and G. B. Arhonditsis. 2010. The effects of seston lipids on zooplankton fatty acid composition in Lake Washington, Washington, USA. *Ecology* **91**:180-190.
- Raymond, P. A. 2005. Carbon cycle - The age of the Amazon's breath. *Nature* **436**:469-470.
- Raymond, P. A., and J. E. Bauer. 2001. Riverine export of aged terrestrial organic matter to the North Atlantic Ocean. *Nature* **409**:497-500.
- Raymond, P. A., N. F. Caraco, and J. J. Cole. 1997. Carbon dioxide concentration and atmospheric flux in the Hudson River. *Estuaries* **20**:381-390.
- Rejmankova, E., and D. Sirova. 2007. Wetland macrophyte decomposition under different nutrient conditions: Relationships between decomposition rate, enzyme activities and microbial biomass. *Soil Biology & Biochemistry* **39**:526-538.
- Reynolds, C. S., and A. E. Walsby. 1975. Water blooms. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*:437-481.

- Richey, J. E., J. I. Hedges, A. H. Devol, P. D. Quay, R. Victoria, L. Martinelli, and B. R. Forsberg. 1990. Biogeochemistry of carbon in the Amazon River. *Limnology and Oceanography* **35**:352-371.
- Richey, J. E., J. M. Melack, A. K. Aufdenkampe, V. M. Ballester, and L. L. Hess. 2002. Outgassing from Amazonian rivers and wetlands as a large tropical source of atmospheric CO₂. *Nature* **416**:617-620.
- Richey, J. E., L. A. K. Mertes, T. Dunne, R. L. Victoria, B. R. Forsberg, A. Tancredi, and E. Oliveira. 1989. Sources and routing of the Amazon River flood wave. *Global Biogeochem. Cycles* **3**:191-204.
- Riera, P., and C. Hubas. 2003. Trophic ecology of nematodes from various microhabitats of the Roscoff Aber Bay (France): importance of stranded macroalgae evidenced through δ¹³C and δ¹⁵N. *Marine Ecology-Progress Series* **260**:151-159.
- Rontani, J. F. 1998. Photodegradation of unsaturated fatty acids in senescent cells of phytoplankton: photoproduct structural identification and mechanistic aspects. *Journal of Photochemistry and Photobiology a-Chemistry* **114**:37-44.
- Rozentsvet, O. A., S. V. Saksonov, and V. M. Dembitsky. 2002. Hydrocarbons, fatty acids, and lipids of freshwater grasses of the Potamogetonaceae family. *Biochemistry-Moscow* **67**:351-356.

S

- Salati, E., J. Marques, and L. C. B. Molion. 1978. Origin and distribution of rain in the Amazon basin. *Interciencia* **3**:200-205.
- Saleska, S. R., S. D. Miller, D. M. Matross, M. L. Goulden, S. C. Wofsy, H. R. da Rocha, P. B. de Camargo, P. Crill, B. C. Daube, H. C. de Freitas, L. Hutyra, M. Keller, V. Kirchhoff, M. Menton, J. W. Munger, E. H. Pyle, A. H. Rice, and H. Silva. 2003. Carbon in amazon forests: Unexpected seasonal fluxes and disturbance-induced losses. *Science* **302**:1554-1557.
- Saliot, A., L. Mejanelle, P. Scribe, J. Filliaux, C. Pepe, A. Jabaud, and J. Dagaut. 2001. Particulate organic carbon, sterols, fatty acids and pigments in the Amazon River system. *Biogeochemistry* **53**:79-103.
- Santos, G. M. 1982. Caracterização, hábitos alimentares e reprodutivos de quatro espécies de "aracú" e considerações ecológicas sobre o grupo no lago Janauaca-AM. (Osteichthyes, Characoidei, Anostomidae). *Acta Amazonica* **12**:713-739.
- Sazima, I., and F. A. Machado. 1990. Underwater observations of Piranhas in western Brazil. *Environmental Biology of Fishes* **28**:17-31.
- Schmidt, G. W. 1982. Primary production of phytoplankton in the three types of Amazonian waters. V. Some investigations on the phytoplankton and its primary productivity in the clear water of the lower Rio Tapajós (Pará, Brazil). *Amazoniana* **7**:335-348.
- Schomburg, G. 1987. Gas chromatographie Grundlagen - Praxis - Kapillartechnik 2ed. Wiley-VCH.
- Scribe, P., J. Filliaux, J. Laureillard, V. Denant, and A. Saliot. 1991. Fatty acids as biomarkers of planktonic inputs in the stratified estuary of the Krka river, Adriatic sea - Relationship with pigments. *Marine Chemistry* **32**:299-312.
- Sedell, J. R., J. E. Richey, and F. J. Swanson. 1989. The river continuum concept: A basis for the expected ecosystem behavior of very large rivers? Pages 49-55 in D. P. Dodge, editor. *Proceedings of the International Large River Symposium*. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences.

- Setaro, F. V., and J. M. Melack. 1984. Responses of phytoplankton to experimental nutrient enrichment in an Amazon floodplain lake. *Limnology and Oceanography* **29**:972-984.
- Sicko-goad, L., M. S. Simmons, D. Lazinsky, and J. Hall. 1988. Effect of light cycle on diatom fatty-acid composition and quantitative morphology. *Journal of Phycology* **24**:1-7.
- Silva, C. C., E. J. G. Ferreira, and C. P. Deus. 2008. Diet of five species of Hemiodontidae (Teleostei, Characiformes) in the area of influence of the Balbina reservoir, Uatuma River, State of Amazonas, Brazil. *Iheringia Serie Zoologia* **98**:464-468.
- Silva, T. S. F., M. P. F. Costa, and J. M. Melack. 2009. Annual net primary production of macrophytes in the Eastern Amazon floodplain. *Wetlands* **29**:747-758.
- Silva, T. S. F., M. P. F. Costa, and J. M. Melack. 2010. Spatial and temporal variability of macrophyte cover and productivity in the eastern Amazon floodplain: A remote sensing approach. *Remote Sensing of Environment* **114**:1998-2010.
- Simon, M., and F. Azam. 1989. Protein content and protein synthesis rates of planktonic marine bacteria. *Marine Ecology-Progress Series* **51**:201-213.
- Sioli, H. 1968. Hydrochemistry and geology in the Brazilian Amazon Region. *Amazonia*, Kiel.
- Sioli, H. 1984. The Amazon, Limnology and Landscape ecology of a mighty tropical river and its basin. Junk, Dordrecht.
- Sippel, S., S. Hamilton, and J. Melack. 1992. Inundation area and morphometry of lakes on the Amazon River floodplain, Brazil. *Archiv fur Hydrobiologie* **123**:385-400.
- Smith, B. N., and S. Epstein. 1971. Two categories of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios for higher plants. *Plant Physiology* **47**:380-384.
- Soares, M. G. M., R. G. Almeida, and W. J. Junk. 1986. The trophic status of the fish fauna in lago Camaleao, a macrophyte dominated floodplain lake in the middle Amazon. *Amazoniana-Limnologia Et Oecologia Regionalis Systemae Fluminis Amazonas* **9**:511-526.
- Souza, M. J. F. T., M. B. Raseira, M. L. Ruffino, C. O. Silva, V. S. Batista, R. B. Barthem, and e. al. 2007. *Estatística Pesqueira do Amazonas e Pará - 2004*. IBAMA, Manaus.
- Stallard, R. F., and J. M. Edmond. 1983. Geochemistry of the Amazon. 2. The influence of geology and weathering environment on the dissolved load. *Journal of Geophysical Research-Oceans and Atmospheres* **88**:9671-9688.
- Stephens, B. B., K. R. Gurney, P. P. Tans, C. Sweeney, W. Peters, L. Bruhwiler, P. Ciais, M. Ramonet, P. Bousquet, and T. Nakazawa. 2007. Weak northern and strong tropical land carbon uptake from vertical profiles of atmospheric CO_2 . *Science* **316**:1732.
- Suberkropp, K., and H. Weyers. 1996. Application of fungal and bacterial production methodologies to decomposing leaves in streams. *Applied and Environmental Microbiology* **62**:1610-1615.
- Sugimura, Y., and Y. Suzuki. 1988. A high-temperature catalytic oxidation method for the determination of non-volatile dissolved organic carbon in seawater by direct injection of liquid sample. *Marine Chemistry* **24**:105-131.

T

- Teranes, J. L., and S. M. Bernasconi. 2000. The record of nitrate utilization and productivity limitation provided by $\delta^{15}\text{N}$ values in lake organic matter - A study of sediment trap and core sediments from Baldegersee, Switzerland. *Limnology and Oceanography* **45**:801-813.

- Thorp, J. H., and M. D. Delong. 1994. The Riverine Productivity Model - An heuristic view of carbon sources and organic processing in large river ecosystems. *Oikos* **70**:305-308.
- Thorp, J. H., M. D. Delong, K. S. Greenwood, and A. F. Casper. 1998. Isotopic analysis of three food web theories in constricted and floodplain regions of a large river. *Oecologia* **117**:551-563.
- Townsend-Small, A., M. E. McClain, and J. A. Brandes. 2005. Contributions of carbon and nitrogen from the Andes Mountains to the Amazon River: Evidence from an elevational gradient of soils, plants, and river material. *Limnology and Oceanography* **50**:672-685.

V

- Vainshtein, M., H. Hippe, and R. M. Kroppenstedt. 1992. Cellular fatty acid composition of *Desulfovibrio* species and its use in classification of sulfate-reducing bacteria. *Systematic and Applied Microbiology* **15**:554-566.
- Vander Zanden, M. J., and J. B. Rasmussen. 2001. Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography* **46**:2061-2066.
- Vannote, R. L., G. W. Minshall, K. W. Cummins, J. R. Sedell, and C. E. Cushing. 1980. River continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **37**:130-137.
- Victoria, R. L., L. A. Martinelli, J. E. Richey, A. H. Devol, B. R. Forsberg, and M. N. G. Ribeiro. 1989. Spatial and temporal variations in soil chemistry on the Amazon floodplain. *GeoJournal* **19**:45-52.
- Volkman, J. K., R. B. Johns, F. T. Gillan, G. J. Perry, and H. J. Bavor. 1980. Microbial lipids of an intertidal sediment .1. Fatty acids and hydrocarbons. *Geochimica Et Cosmochimica Acta* **44**:1133-1143.

W

- Waichman, A. V. 1996. Autotrophic carbon sources for heterotrophic bacterioplankton in a floodplain lake of central Amazon. *Hydrobiologia* **341**:27-36.
- Wantzen, K. M., F. D. Machado, M. Voss, H. Boriss, and W. J. Junk. 2002. Seasonal isotopic shifts in fish of the Pantanal wetland, Brazil. *Aquatic Sciences* **64**:239-251.
- Waterloo, M. J., S. M. Oliveira, D. P. Drucker, A. D. Nobre, L. A. Cuartas, M. G. Hodnett, I. Langedijk, W. W. P. Jans, J. Tomasella, A. C. de Araujo, T. P. Pimentel, and J. C. M. Estrada. 2006. Export of organic carbon in run-off from an Amazonian rainforest blackwater catchment. *Hydrological Processes* **20**:2581-2597.
- Waterson, E. J., and E. A. Canuel. 2008. Sources of sedimentary organic matter in the Mississippi River and adjacent Gulf of Mexico as revealed by lipid biomarker and delta(13) C-TOC analyses. *Organic Geochemistry* **39**:422-439.
- Wetzel, R. G. 1995. Death, detritus, and energy flow in aquatic ecosystems. *Freshwater Biology* **33**:83-89.
- Wetzel, R. G. 2001. Limnology: lake and river ecosystems. Third edition. Academic press.
- Wetzel, R. G., and G. E. Likens. 2000. Limnological analyses. Springer.
- Whitton, B. A. 1975. River ecology. University of California press, Berkley, Los Angeles.
- Wissmar, R. C., J. E. Richey, R. F. Stallard, and J. M. Edmond. 1981. Plankton metabolism and carbon processes in the Amazon River, its tributaries, and floodplain waters, Peru-Brazil, May-June 1977. *Ecology* **62**:1622-1633.

Wittmann, F., J. Schöngart, J. C. Montero, T. Motzer, W. J. Junk, M. T. F. Piedade, H. L. Queiroz, and M. Worbes. 2006. Tree species composition and diversity gradients in white-water forests across the Amazon Basin. *Journal of Biogeography* **33**:1334-1347.

X

Xu, Y., and R. Jaffe. 2007. Lipid biomarkers in suspended particles from a subtropical estuary: Assessment of seasonal changes in sources and transport of organic matter. *Marine Environmental Research* **64**:666-678.

Y

Yamamoto, K. C., M. G. M. Soares, and F. C. E. d. C. 2004. Alimentação de *Triportheus angulatus* (Spix & Agassiz, 1829) no Camaleão, Manaus, AM, Brasil. *Acta Amazonica* **34**:653-659.

ANNEXES

Table A1. Fatty acid (FA) composition ($\text{mg g}^{-1} \pm \text{S.D.}$) of leaves and roots of 4 macrophyte species from HW (nd, not detected).

Tableau A1. Composition en acides gras (AG, $\text{mg g}^{-1} \pm \text{S.D.}$) des feuilles et racines de 4 espèces de macrophyte échantillonnées en HW (nd, non détecté).

FA (mg g^{-1})	<i>Eichornia</i> sp.			<i>Paspalum repens</i>			<i>Pistia stratiotes</i>			<i>Salvinia auriculata</i>		
	Leaves	Roots	Leaves	Roots	Leaves	Roots	Leaves	Roots	Leaves	Roots	Leaves	Roots
12:0	0.04 ± 0.01	0.04 ± 0.01	0.07 ± 0.01	0.07 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.03 ± 0.02	0.16 ± 0.02	0.05 ± 0.02	0.10 ± 0.02	0.39 ± 0.02	0.10 ± 0.01	0.90 ± 0.01
14:0	0.05 ± 0.01	0.87 ± 0.12	0.11 ± 0.02	0.52 ± 0.02	0.07 ± 0.01	0.07 ± 0.01	0.05 ± 0.02	0.05 ± 0.02	0.10 ± 0.02	0.39 ± 0.02	0.10 ± 0.01	0.90 ± 0.01
15:0	0.03 ± 0.00	0.13 ± 0.02	0.03 ± 0.01	0.07 ± 0.01	0.05 ± 0.02	0.05 ± 0.02	0.06 ± 0.01	0.06 ± 0.01	0.08 ± 0.01	0.08 ± 0.01	0.09 ± 0.01	0.09 ± 0.01
16:0	2.17 ± 0.27	4.41 ± 0.30	4.63 ± 0.79	2.93 ± 1.02	3.88 ± 0.40	1.98 ± 0.49	6.43 ± 4.90	6.43 ± 1.10	7.70 ± 1.10	7.70 ± 1.45		
17:0	0.03 ± 0.00	0.10 ± 0.01	0.08 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.02 ± 0.01	0.04 ± 0.00	0.04 ± 0.00	0.06 ± 0.01	0.06 ± 0.01	0.08 ± 0.01	0.08 ± 0.03
18:0	0.11 ± 0.02	0.47 ± 0.04	0.66 ± 0.08	0.17 ± 0.05	0.29 ± 0.03	0.16 ± 0.03	0.46 ± 0.16	0.46 ± 0.10	0.80 ± 0.10	0.80 ± 0.21		
19:0	nd.	nd.	0.06 ± 0.02	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.
20:0	nd.	nd.	0.02 ± 0.01	0.14 ± 0.00	0.03 ± 0.00	0.10 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.03 ± 0.00	0.05 ± 0.01	0.05 ± 0.01	0.16 ± 0.02	
21:0	nd.	nd.	nd.	0.01 ± 0.00	nd.	nd.	nd.	nd.	0.01 ± 0.00	nd.	nd.	0.01 ± 0.00
22:0	0.01 ± 0.00	0.03 ± 0.01	0.37 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.07 ± 0.00	0.04 ± 0.00	0.06 ± 0.00	0.06 ± 0.01	0.10 ± 0.01	0.10 ± 0.01		
Σ SFA ^a	2.44 ± 0.28	6.13 ± 0.45	6.11 ± 0.90	3.85 ± 1.27	4.49 ± 0.44	2.45 ± 0.44	5.7 ± 0.57	7.62 ± 1.31	9.89 ± 1.85			
24:0	0.05 ± 0.01	0.11 ± 0.05	0.51 ± 0.05	0.10 ± 0.05	0.21 ± 0.01	0.12 ± 0.02	0.24 ± 0.01	0.24 ± 0.00	0.22 ± 0.00	0.22 ± 0.05		
25:0	0.02 ± 0.00	0.02 ± 0.00	0.03 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.02 ± 0.00	0.02 ± 0.00	0.04 ± 0.00	0.02 ± 0.00	0.01 ± 0.00	0.01 ± 0.00		
26:0	0.03 ± 0.01	0.06 ± 0.02	0.21 ± 0.02	0.04 ± 0.02	0.10 ± 0.01	0.04 ± 0.02	0.06 ± 0.00	0.06 ± 0.01	0.06 ± 0.01	0.06 ± 0.01		
28:0	0.04 ± 0.01	0.02 ± 0.02	0.05 ± 0.01	0.02 ± 0.01	0.05 ± 0.01	0.04 ± 0.01	0.05 ± 0.01	0.05 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.03 ± 0.00		
Σ LCFA ^b	0.14 ± 0.02	0.20 ± 0.08	0.80 ± 0.08	0.17 ± 0.02	0.37 ± 0.02	0.24 ± 0.06	0.38 ± 0.03	0.32 ± 0.02	0.32 ± 0.06			
anteiso15:0	0.05 ± 0.01	0.04 ± 0.01	0.27 ± 0.03	0.03 ± 0.01	0.09 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.12 ± 0.01	0.12 ± 0.04	0.18 ± 0.04	0.18 ± 0.01		
iso15:0	0.02 ± 0.00	0.07 ± 0.02	0.07 ± 0.01	0.05 ± 0.02	0.05 ± 0.02	0.03 ± 0.00	0.06 ± 0.01	0.06 ± 0.02	0.13 ± 0.02	0.13 ± 0.02		
iso16:0	nd.	nd.	0.02 ± 0.01	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.
iso17:0	0.15 ± 0.04	0.16 ± 0.04	0.48 ± 0.11	0.19 ± 0.06	0.35 ± 0.06	0.35 ± 0.06	0.32 ± 0.06	0.32 ± 0.03	0.26 ± 0.03	0.26 ± 0.03		
Σ BFA ^c	0.22 ± 0.05	0.29 ± 0.07	0.82 ± 0.14	0.27 ± 0.08	0.48 ± 0.08	0.48 ± 0.08	0.51 ± 0.03	0.51 ± 0.07	0.57 ± 0.05			
15:1	0.04 ± 0.00	0.09 ± 0.02	0.04 ± 0.00	0.05 ± 0.00	0.12 ± 0.01	0.05 ± 0.04	0.06 ± 0.00	0.06 ± 0.01	0.07 ± 0.01	0.07 ± 0.01		
16:1ω7	0.20 ± 0.05	2.17 ± 0.28	0.83 ± 0.22	1.54 ± 0.52	0.36 ± 0.27	0.14 ± 0.14	2.98 ± 1.39	2.98 ± 0.43	2.98 ± 0.49			
16:1ω9	0.02 ± 0.00	0.09 ± 0.04	0.03 ± 0.01	0.04 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.06 ± 0.02	0.06 ± 0.02	0.08 ± 0.02	0.08 ± 0.02		
17:1	0.01 ± 0.00	0.04 ± 0.01	0.03 ± 0.00	0.02 ± 0.00	0.03 ± 0.01	0.01 ± 0.00	0.01 ± 0.00	0.01 ± 0.00	0.12 ± 0.04	0.12 ± 0.03		
18:1ω5	0.00 ± 0.00	0.03 ± 0.02	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.
18:1ω7	0.02 ± 0.00	0.48 ± 0.13	0.10 ± 0.01	0.12 ± 0.04	0.11 ± 0.04	0.11 ± 0.02	0.24 ± 0.02	0.24 ± 0.07	0.43 ± 0.18	0.43 ± 0.18		
18:1ω9	0.22 ± 0.03	0.52 ± 0.03	0.43 ± 0.04	0.40 ± 0.11	0.34 ± 0.11	0.35 ± 0.05	0.91 ± 0.11	0.91 ± 0.18	1.06 ± 0.18	1.06 ± 0.24		
18:1ω11	nd.	nd.	0.03 ± 0.01	nd.	nd.	0.01 ± 0.00	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.
20:1ω9	nd.	nd.	0.08 ± 0.03	0.00 ± 0.00	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.
20:1ω11	nd.	nd.	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.00	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.
22:1ω9	0.03 ± 0.00	0.10 ± 0.04	0.10 ± 0.01	0.05 ± 0.01	0.08 ± 0.00	0.08 ± 0.01	0.23 ± 0.01	0.23 ± 0.01	0.12 ± 0.02	0.12 ± 0.01		
24:1	nd.	nd.	nd.	0.01 ± 0.02	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.
Σ MUFA ^d	0.54 ± 0.08	3.64 ± 0.29	1.58 ± 0.23	2.23 ± 0.69	1.07 ± 0.14	0.80 ± 0.14	3.27 ± 0.22	3.27 ± 0.71	4.87 ± 1.71			
16:2ω4	nd.	nd.	0.17 ± 0.05	nd.	nd.	0.07 ± 0.02	nd.	nd.	nd.	nd.	0.24 ± 0.05	
16:3ω3	nd.	nd.	0.15 ± 0.04	0.01 ± 0.00	nd.	0.04 ± 0.01	nd.	nd.	nd.	nd.	0.16 ± 0.03	
18:2ω6	0.85 ± 0.09	0.68 ± 0.11	3.46 ± 0.27	0.60 ± 0.20	1.44 ± 0.15	0.23 ± 0.15	0.35 ± 0.09	1.27 ± 0.12	4.15 ± 0.35	4.15 ± 0.90		
18:3ω3	1.93 ± 0.44	0.25 ± 0.05	12.12 ± 1.71	0.34 ± 0.11	3.69 ± 0.51	0.14 ± 0.14	2.62 ± 0.03	2.62 ± 0.48	6.20 ± 4.60	6.20 ± 1.22		
18:3ω6	nd.	nd.	0.04 ± 0.04	nd.	nd.	0.04 ± 0.01	nd.	nd.	nd.	0.05 ± 0.01	0.08 ± 0.02	
18:4ω3	nd.	nd.	0.03 ± 0.02	nd.	nd.	0.02 ± 0.01	nd.	nd.	nd.	nd.	0.12 ± 0.03	
20:2	nd.	nd.	0.02 ± 0.01	0.01 ± 0.00	nd.	0.01 ± 0.00	nd.	nd.	nd.	nd.	0.02 ± 0.00	
20:3ω6	nd.	nd.	0.03 ± 0.00	nd.	nd.	0.01 ± 0.00	nd.	nd.	nd.	0.06 ± 0.01	0.03 ± 0.00	
20:4ω6	nd.	nd.	0.22 ± 0.06	nd.	nd.	0.11 ± 0.02	0.01 ± 0.01	0.02 ± 0.01	0.23 ± 0.04	0.21 ± 0.06		
20:5ω3	nd.	nd.	0.24 ± 0.11	nd.	nd.	0.08 ± 0.01	nd.	nd.	0.07 ± 0.00	0.22 ± 0.04		
22:2	0.01 ± 0.00	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	
22:4ω6	nd.	nd.	0.01 ± 0.00	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	0.00 ± 0.00	
22:5ω3	nd.	nd.	0.01 ± 0.01	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	0.01 ± 0.00	
22:6ω3	nd.	nd.	0.02 ± 0.01	0.03 ± 0.05	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	nd.	0.03 ± 0.00	
Σ PUFA ^e	2.80 ± 0.54	1.55 ± 0.22	15.61 ± 1.91	1.21 ± 0.37	5.16 ± 0.62	4.40 ± 0.40	4.30 ± 0.12	4.30 ± 0.93	11.08 ± 2.24			
Σ Total FA	6.14 ± 0.95	11.81 ± 0.89	24.92 ± 3.06	7.73 ± 2.44	11.57 ± 1.19	3.94 ± 0.86	16.08 ± 2.97	26.73 ± 5.05				
%SFA	39.74 ± 1.86	51.91 ± 0.19	24.52 ± 1.30	49.81 ± 0.84	38.81 ± 0.98	62.18 ± 1.66	47.39 ± 0.71	37.00 ± 0.74				
%LCFA	2.28 ± 0.32	1.69 ± 0.72	3.21 ± 0.70	2.20 ± 0.75	3.20 ± 0.59	6.09 ± 2.34	2.36 ± 0.56	1.20 ± 0.39				
%BFA	3.58 ± 0.23	2.46 ± 0.56	3.29 ± 0.18	3.49 ± 0.03	4.15 ± 0.42	1.27 ± 0.39	3.17 ± 0.17	2.13 ± 0.22				
%MUFA	8.79 ± 0.42	30.82 ± 1.26	6.34 ± 0.15	28.85 ± 0.43	9.25 ± 0.68	20.30 ± 1.26	20.34 ± 1.03	18.22 ± 0.58				
%PUFA	45.60 ± 1.76	13.12 ± 1.43	62.64 ± 0.97	15.65 ± 0.09	44.60 ± 1.71	10.15 ± 2.08	26.74 ± 1.39	41.45 ± 0.61				

^a Saturated; ^b long chain; ^c branched; ^d monounsaturated; ^e polyunsaturated.

Table A2. Fatty acid (FA) composition ($\text{mg g}^{-1} \pm \text{S.D.}$) of plankton samples (20 μm and 63 μm mesh) collected from HW and LW (nd, not detected).

Tableau A2. Composition en acides gras (AG, $\text{mg g}^{-1} \pm \text{S.D.}$) d'échantillons de plancton (20 μm et 63 μm) prélevés en HW et LW (nd, non détecté).

FA (mg g^{-1})	Flooded forest				Intermediate				Open lake									
	20	63	20	63	20	63	20	63	20	63	20	63						
n = 3	\pm	SD	n = 8	\pm	SD	n = 5	\pm	SD	n = 6	\pm	SD	n = 6	\pm	SD				
11:0	nd.	\pm	nd.	0.33	\pm	0.44	0.92	\pm	0.00	0.07	\pm	0.04	0.71	\pm	0.24	0.06	\pm	0.04
12:0	3.10	\pm	3.19	0.23	\pm	0.18	0.15	\pm	0.18	0.13	\pm	0.08	0.07	\pm	0.04	0.10	\pm	0.09
13:0	0.66	\pm	0.00	0.18	\pm	0.18	nd.	\pm	nd.	0.07	\pm	0.04	0.02	\pm	0.00	0.03	\pm	0.01
14:0	12.73	\pm	4.89	2.78	\pm	1.78	1.93	\pm	1.91	2.96	\pm	1.57	0.94	\pm	0.80	1.47	\pm	1.30
15:0	4.12	\pm	1.97	1.24	\pm	0.89	0.37	\pm	0.34	0.73	\pm	0.34	0.16	\pm	0.09	0.29	\pm	0.15
16:0	33.80	\pm	19.86	11.31	\pm	6.31	8.28	\pm	5.78	11.63	\pm	3.71	5.37	\pm	5.93	5.87	\pm	4.29
17:0	0.97	\pm	0.43	1.03	\pm	0.64	0.24	\pm	0.21	0.90	\pm	0.45	0.27	\pm	0.40	0.53	\pm	0.54
18:0	9.09	\pm	5.82	2.93	\pm	1.67	1.29	\pm	1.07	3.08	\pm	1.32	0.92	\pm	0.84	1.49	\pm	1.05
19:0	0.14	\pm	0.12	0.07	\pm	0.05	0.02	\pm	0.00	0.06	\pm	0.02	0.02	\pm	0.02	0.04	\pm	0.03
20:0	0.39	\pm	0.42	0.11	\pm	0.06	0.07	\pm	0.05	0.10	\pm	0.04	0.03	\pm	0.02	0.05	\pm	0.02
21:0	nd.	\pm	nd.	0.04	\pm	0.01	nd.	\pm	nd.	0.03	\pm	0.01	0.00	\pm	0.00	0.01	\pm	0.00
22:0	0.53	\pm	0.52	0.17	\pm	0.11	0.08	\pm	0.07	0.16	\pm	0.07	0.06	\pm	0.05	0.10	\pm	0.07
Σ SFA^a	64.74	\pm	33.33	20.20	\pm	11.35	12.55	\pm	8.86	19.85	\pm	6.56	8.06	\pm	8.26	9.98	\pm	7.32
24:0	0.86	\pm	0.67	0.13	\pm	0.10	0.09	\pm	0.08	0.13	\pm	0.06	0.05	\pm	0.03	0.08	\pm	0.03
25:0	0.78	\pm	0.00	0.02	\pm	0.00	0.02	\pm	0.00	0.02	\pm	0.00	0.02	\pm	0.01	0.01	\pm	0.00
26:0	0.43	\pm	0.00	0.03	\pm	0.00	0.01	\pm	0.00	0.03	\pm	0.00	0.02	\pm	0.01	0.03	\pm	0.01
28:0	0.46	\pm	0.00	0.01	\pm	0.00	nd.	\pm	nd.	nd.	\pm	nd.	nd.	\pm	nd.	\pm	nd.	
Σ LCFA^b	1.41	\pm	1.56	0.14	\pm	0.11	0.10	\pm	0.07	0.15	\pm	0.07	0.08	\pm	0.04	0.12	\pm	0.03
iso14:0	0.13	\pm	0.00	0.18	\pm	0.13	nd.	\pm	nd.	0.12	\pm	0.06	0.08	\pm	0.07	0.05	\pm	0.03
anteiso15:0	1.45	\pm	1.15	0.21	\pm	0.12	0.13	\pm	0.07	0.16	\pm	0.04	0.09	\pm	0.06	0.09	\pm	0.04
iso15:0	0.95	\pm	0.67	0.97	\pm	0.81	0.14	\pm	0.12	0.72	\pm	0.34	0.13	\pm	0.14	0.27	\pm	0.22
iso16:0	0.37	\pm	0.24	0.29	\pm	0.25	0.07	\pm	0.08	0.21	\pm	0.12	0.04	\pm	0.03	0.07	\pm	0.05
10Me16:0	nd.	\pm	nd.	0.70	\pm	0.57	0.12	\pm	0.12	0.48	\pm	0.40	nd.	\pm	nd.	0.03	\pm	0.03
anteiso17:0	0.38	\pm	0.29	0.17	\pm	0.09	0.03	\pm	0.00	0.15	\pm	0.06	0.05	\pm	0.05	0.09	\pm	0.07
iso17:0	1.46	\pm	0.35	0.58	\pm	0.40	0.13	\pm	0.09	0.56	\pm	0.27	0.16	\pm	0.13	0.30	\pm	0.16
Σ BFA^c	4.74	\pm	1.86	3.10	\pm	1.76	0.62	\pm	0.28	2.40	\pm	0.93	0.55	\pm	0.40	0.90	\pm	0.55
15:1	0.96	\pm	1.17	0.15	\pm	0.10	0.11	\pm	0.12	0.16	\pm	0.05	0.09	\pm	0.05	0.10	\pm	0.05
16:1 ω 5	nd.	\pm	nd.	0.33	\pm	0.23	nd.	\pm	nd.	0.30	\pm	0.14	0.10	\pm	0.05	0.13	\pm	0.08
16:1 ω 7	8.72	\pm	6.16	5.01	\pm	3.71	3.22	\pm	2.23	5.46	\pm	2.24	2.80	\pm	3.74	3.52	\pm	4.25
16:1 ω 9	4.86	\pm	4.34	1.32	\pm	1.13	0.45	\pm	0.38	0.95	\pm	0.82	0.15	\pm	0.10	0.23	\pm	0.14
17:1	0.62	\pm	0.34	0.46	\pm	0.24	0.14	\pm	0.13	0.33	\pm	0.14	0.09	\pm	0.08	0.19	\pm	0.12
18:1 ω 5	0.46	\pm	0.34	0.45	\pm	0.46	0.04	\pm	0.05	0.22	\pm	0.21	0.02	\pm	0.02	0.05	\pm	0.03
18:1 ω 7	2.18	\pm	0.95	2.23	\pm	1.60	0.52	\pm	0.42	2.15	\pm	1.40	0.34	\pm	0.41	0.69	\pm	0.56
18:1 ω 9	8.35	\pm	6.15	2.88	\pm	1.36	1.34	\pm	1.05	2.69	\pm	1.10	0.81	\pm	0.61	1.11	\pm	0.44
18:1 ω 11	0.16	\pm	0.14	0.19	\pm	0.11	0.11	\pm	0.09	0.17	\pm	0.09	0.10	\pm	0.01	0.12	\pm	0.04
20:1 ω 9	nd.	\pm	nd.	0.18	\pm	0.11	0.05	\pm	0.01	0.08	\pm	0.05	0.03	\pm	0.02	0.06	\pm	0.04
20:1 ω 11	nd.	\pm	nd.	0.17	\pm	0.09	0.09	\pm	0.05	0.13	\pm	0.06	0.04	\pm	0.05	0.08	\pm	0.07
22:1 ω 9	0.44	\pm	0.00	0.65	\pm	1.03	0.84	\pm	1.29	0.20	\pm	0.27	0.09	\pm	0.11	0.12	\pm	0.14
24:1	nd.	\pm	nd.	0.30	\pm	0.00	0.04	\pm	0.00	0.13	\pm	0.08	0.10	\pm	0.10	0.18	\pm	0.07
Σ MUFA^d	26.75	\pm	18.94	14.32	\pm	8.29	6.95	\pm	5.17	12.97	\pm	5.39	4.76	\pm	5.01	6.58	\pm	5.56
16:2 ω 4	5.81	\pm	0.00	0.37	\pm	0.20	0.50	\pm	0.48	0.41	\pm	0.28	0.28	\pm	0.23	0.29	\pm	0.29
16:3 ω 3	6.11	\pm	0.00	0.49	\pm	0.00	0.54	\pm	0.45	0.29	\pm	0.13	0.08	\pm	0.08	0.08	\pm	0.05
18:2 ω 6	2.87	\pm	1.51	1.96	\pm	0.87	0.98	\pm	0.88	2.01	\pm	0.70	1.16	\pm	1.47	1.14	\pm	0.96
18:3 ω 3	4.59	\pm	2.56	3.55	\pm	1.88	1.34	\pm	1.06	3.45	\pm	1.36	1.69	\pm	2.20	1.39	\pm	1.12
18:3 ω 6	0.35	\pm	0.27	0.25	\pm	0.16	0.09	\pm	0.10	0.24	\pm	0.11	0.07	\pm	0.08	0.11	\pm	0.11
18:4 ω 3	2.69	\pm	1.49	0.71	\pm	0.60	0.34	\pm	0.34	0.73	\pm	0.48	0.14	\pm	0.13	0.23	\pm	0.18
20:2	0.70	\pm	0.00	0.16	\pm	0.07	0.02	\pm	0.02	0.09	\pm	0.06	0.09	\pm	0.13	0.18	\pm	0.18
20:3 ω 6	nd.	\pm	nd.	0.13	\pm	0.08	nd.	\pm	nd.	0.14	\pm	0.07	0.09	\pm	0.09	0.11	\pm	0.11
20:4 ω 6	1.08	\pm	0.26	2.14	\pm	1.55	0.32	\pm	0.35	2.22	\pm	1.46	0.33	\pm	0.46	0.71	\pm	0.64
20:5 ω 3	4.73	\pm	3.21	2.00	\pm	1.45	0.67	\pm	0.66	2.63	\pm	1.36	0.75	\pm	1.01	1.32	\pm	1.50
22:2	0.55	\pm	0.00	0.06	\pm	0.02	nd.	\pm	nd.	0.09	\pm	0.02	0.05	\pm	0.04	0.07	\pm	0.05
22:4 ω 6	0.43	\pm	0.25	0.47	\pm	0.31	0.14	\pm	0.13	0.62	\pm	0.45	0.08	\pm	0.09	0.23	\pm	0.13
22:5 ω 3	0.10	\pm	0.00	0.19	\pm	0.11	0.06	\pm	0.03	0.25	\pm	0.23	0.15	\pm	0.21	0.29	\pm	0.30
22:6 ω 3	3.34	\pm	1.70	1.29	\pm	0.80	0.59	\pm	0.79	1.14	\pm	0.58	0.24	\pm	0.21	0.48	\pm	0.34
Σ PUFA^e	34.2	\pm	9.81	14.1	\pm													

Table A3. Fatty acid (FA) composition ($\mu\text{g g}^{-1} \pm \text{S.D.}$) of sediment samples from HW and LW (nd, not detected).

Tableau A3. Composition en acides gras (AG, $\mu\text{g g}^{-1} \pm \text{S.D.}$) d'échantillons de sédiments prélevés en HW et LW (nd, non détecté).

FA ($\mu\text{g g}^{-1}$)	Flooded forest				Intermediate				Open lake			
	HW		LW		HW		LW		HW		LW	
	n = 15	\pm	SD	n = 15	\pm	SD	n = 15	\pm	SD	n = 15	\pm	SD
11:0	nd.	\pm	nd.	0.54	\pm	0.63	nd.	\pm	nd.	0.33	\pm	0.16
12:0	6.02	\pm	4.78	6.04	\pm	7.16	5.36	\pm	9.28	2.11	\pm	1.15
13:0	2.48	\pm	1.98	2.29	\pm	2.46	9.17	\pm	19.02	0.83	\pm	0.57
14:0	11.79	\pm	6.52	9.01	\pm	6.88	21.24	\pm	37.36	6.23	\pm	2.56
15:0	7.04	\pm	4.88	5.82	\pm	6.06	27.90	\pm	56.35	3.28	\pm	2.17
16:0	45.52	\pm	27.98	25.02	\pm	15.74	112.28	\pm	194.39	21.57	\pm	9.67
17:0	3.20	\pm	2.18	2.28	\pm	1.43	8.22	\pm	15.54	1.73	\pm	0.80
18:0	15.61	\pm	10.94	5.64	\pm	2.58	41.04	\pm	64.53	4.38	\pm	0.95
19:0	0.71	\pm	0.37	0.72	\pm	0.34	0.87	\pm	1.12	0.40	\pm	0.09
20:0	3.96	\pm	2.66	2.78	\pm	1.05	9.63	\pm	16.79	3.04	\pm	2.19
21:0	0.97	\pm	0.43	0.86	\pm	0.39	1.50	\pm	2.29	0.59	\pm	0.23
22:0	6.96	\pm	3.69	6.00	\pm	3.23	7.75	\pm	10.37	3.78	\pm	1.32
Σ SFA^a	104.26	\pm	56.54	67.00	\pm	43.96	244.96	\pm	423.86	48.27	\pm	20.67
24:0	11.22	\pm	6.25	8.00	\pm	3.77	10.11	\pm	12.88	5.74	\pm	2.13
25:0	1.79	\pm	0.91	1.43	\pm	0.49	2.00	\pm	2.17	1.22	\pm	0.34
26:0	8.87	\pm	4.52	7.00	\pm	3.19	5.46	\pm	3.95	4.17	\pm	1.37
27:0	nd.	\pm	nd.	0.97	\pm	0.38	nd.	\pm	nd.	0.73	\pm	0.26
28:0	6.35	\pm	3.34	4.87	\pm	2.28	3.46	\pm	2.14	3.34	\pm	1.41
Σ LCFA^b	28.23	\pm	15.21	22.27	\pm	9.62	21.03	\pm	20.82	15.20	\pm	5.17
iso14:0	4.09	\pm	2.21	2.49	\pm	1.89	5.11	\pm	8.36	1.51	\pm	0.76
anteiso15:0	8.82	\pm	5.29	6.87	\pm	4.26	14.98	\pm	25.34	5.15	\pm	2.21
iso15:0	12.68	\pm	9.24	7.25	\pm	4.05	41.76	\pm	78.79	8.40	\pm	4.55
iso16:0	4.57	\pm	2.90	2.90	\pm	1.57	9.21	\pm	15.77	2.87	\pm	1.17
10Me16:0	5.70	\pm	2.78	4.85	\pm	4.04	5.56	\pm	6.26	3.76	\pm	1.48
anteiso17:0	2.42	\pm	1.52	1.75	\pm	0.86	8.81	\pm	16.68	1.95	\pm	0.87
iso17:0	4.12	\pm	2.99	2.22	\pm	1.27	12.98	\pm	24.56	2.84	\pm	1.42
Σ BFA^c	42.40	\pm	23.34	28.33	\pm	13.15	98.41	\pm	169.41	26.48	\pm	10.92
15:1	2.49	\pm	1.44	2.45	\pm	0.86	1.54	\pm	1.27	1.49	\pm	0.45
16:1 ω 5	2.94	\pm	3.19	1.39	\pm	1.18	12.82	\pm	24.93	2.37	\pm	2.18
16:1 ω 7	18.77	\pm	15.15	15.81	\pm	11.04	17.05	\pm	27.34	9.86	\pm	4.57
16:1 ω 9	4.92	\pm	3.37	1.53	\pm	1.10	7.91	\pm	12.28	1.53	\pm	0.72
17:1	1.83	\pm	1.28	1.54	\pm	0.64	3.12	\pm	4.71	0.96	\pm	0.32
18:1 ω 5	0.31	\pm	0.15	0.20	\pm	0.15	0.20	\pm	0.11	0.23	\pm	0.11
18:1 ω 7	6.01	\pm	4.39	3.35	\pm	2.82	11.19	\pm	19.77	3.99	\pm	2.23
18:1 ω 9	10.62	\pm	8.82	4.76	\pm	3.21	54.75	\pm	106.33	6.01	\pm	4.16
18:1 ω 11	0.32	\pm	0.35	nd.	\pm	nd.	nd.	\pm	nd.	0.16	\pm	0.06
20:1 ω 9	0.48	\pm	0.43	0.12	\pm	0.10	nd.	\pm	nd.	0.18	\pm	0.11
20:1 ω 11	0.72	\pm	0.48	0.08	\pm	0.05	10.27	\pm	5.19	0.16	\pm	0.08
22:1 ω 9	0.61	\pm	0.16	3.48	\pm	1.67	0.14	\pm	0.02	2.84	\pm	0.99
24:1	0.37	\pm	0.04	nd.	\pm	nd.	nd.	\pm	nd.	nd.	\pm	nd.
Σ MUFA^d	50.39	\pm	35.70	34.71	\pm	24.70	118.99	\pm	203.68	29.78	\pm	14.17
16:2 ω 4	nd.	\pm	nd.	nd.	\pm	nd.	0.80	\pm	0.28	0.62	\pm	0.27
18:2 ω 6	3.55	\pm	3.70	1.53	\pm	2.23	27.64	\pm	56.14	1.02	\pm	0.84
18:3 ω 3	2.52	\pm	1.95	1.22	\pm	0.64	4.28	\pm	6.83	1.28	\pm	0.45
18:3 ω 6	0.84	\pm	0.47	0.48	\pm	0.21	1.29	\pm	2.14	0.40	\pm	0.12
18:4 ω 3	0.43	\pm	0.13	0.26	\pm	0.13	0.05	\pm	0.03	nd.	\pm	nd.
20:2	nd.	\pm	nd.	nd.	\pm	nd.	0.31	\pm	0.13	nd.	\pm	nd.
20:3 ω 6	1.24	\pm	0.45	0.93	\pm	0.36	0.92	\pm	0.60	0.66	\pm	0.17
20:4 ω 6	1.51	\pm	1.13	0.63	\pm	0.61	1.86	\pm	3.15	0.56	\pm	0.37
20:5 ω 3	0.87	\pm	0.34	0.58	\pm	0.57	0.62	\pm	0.59	0.42	\pm	0.35
22:2	1.09	\pm	0.40	0.83	\pm	0.31	0.58	\pm	0.27	0.54	\pm	0.22
22:4 ω 6	nd.	\pm	nd.	nd.	\pm	nd.	nd.	\pm	nd.	0.09	\pm	0.01
22:5 ω 3	1.11	\pm	0.00	0.20	\pm	0.08	nd.	\pm	nd.	0.11	\pm	0.01
22:6 ω 3	nd.	\pm	nd.	0.20	\pm	0.14	5.63	\pm	1.92	0.19	\pm	0.11
Σ PUFA^e	13.99	\pm	8.11	7.78	\pm	3.72	44.41	\pm	70.17	6.50	\pm	2.09
Σ Total FA	239.27	\pm	135.67	160.09	\pm	91.48	527.80	\pm	882.65	126.23	\pm	50.33
%SFA	43.57	\pm	4.95	41.85	\pm	4.80	46.41	\pm	9.65	38.24	\pm	1.78
%LCFA	11.80	\pm	2.95	13.91	\pm	4.31	3.98	\pm	5.71	12.04	\pm	4.61
%BFA	17.72	\pm	2.10	17.70	\pm	2.77	18.65	\pm	3.10	20.98	\pm	2.70
%MUFA	21.06	\pm	3.21	21.68	\pm	2.35	22.54	\pm	4.46	23.59	\pm	3.18
%PUFA	5.85	\pm	1.11	4.86	\pm	1.09	8.41	\pm	3.80	5.15	\pm	0.73

^a Saturated; ^b long chain; ^c branched; ^d monounsaturated; ^e polyunsaturated.

Table A4. Fatty acid (FA) composition ($\mu\text{g g}^{-1} \pm \text{S.D.}$) of soil samples from LW (nd, not detected).

Tableau A4. Composition en acides gras (AG, $\mu\text{g g}^{-1} \pm \text{S.D.}$) d'échantillons de sols prélevés en LW (nd, non détecté).

FA ($\mu\text{g g}^{-1}$)	Solimões River		Amazon River		Várzea Janauacá		Várzea Canaçari	
	n = 3	SD	n = 18	SD	n = 6	SD	n = 3	SD
12:0	0.19	± 0.11	0.85	± 0.67	1.19	± 1.11	0.55	± 0.22
13:0	nd.	± nd.	0.18	± 0.14	0.49	± 0.29	0.13	± 0.11
14:0	0.26	± 0.16	1.60	± 1.07	1.16	± 0.79	0.78	± 0.38
15:0	0.12	± 0.11	0.76	± 0.52	0.84	± 0.62	0.45	± 0.31
16:0	2.00	± 1.51	13.21	± 10.23	11.90	± 8.90	10.56	± 7.73
17:0	0.09	± 0.08	0.59	± 0.51	0.52	± 0.40	0.35	± 0.21
18:0	0.57	± 0.51	3.81	± 3.05	3.32	± 2.47	2.59	± 2.14
20:0	0.17	± 0.15	1.58	± 1.22	0.98	± 0.99	1.43	± 0.95
21:0	0.05	± 0.04	0.30	± 0.23	nd.	± nd.	0.13	± 0.08
22:0	0.36	± 0.47	4.18	± 4.63	1.22	± 1.24	2.62	± 1.92
Σ SFA ^a	3.81	± 2.83	27.06	± 20.23	21.62	± 16.26	19.59	± 13.72
24:0	0.82	± 1.13	5.63	± 5.72	1.66	± 1.65	3.25	± 2.23
25:0	0.19	± 0.21	0.77	± 0.58	0.38	± 0.30	0.50	± 0.33
26:0	0.62	± 0.83	3.40	± 3.57	1.04	± 0.96	2.13	± 1.52
28:0	0.83	± 0.85	2.11	± 1.93	0.58	± 0.45	1.20	± 0.87
29:0	nd.	± nd.	1.28	± 1.77	1.26	± 1.54	2.99	± nd.
Σ LCFA ^b	2.46	± 2.94	13.19	± 11.43	4.92	± 4.20	10.07	± 5.77
iso14:0	nd.	± nd.	0.30	± 0.18	0.36	± 0.31	0.80	± 1.21
anteiso15:0	0.17	± 0.15	0.95	± 0.65	0.85	± 0.83	0.42	± 0.32
iso15:0	0.62	± 0.70	3.31	± 3.09	1.82	± 1.61	1.95	± 1.60
iso16:0	0.39	± 0.49	2.02	± 1.93	1.16	± 0.98	1.38	± 1.11
10Me16:0	nd.	± nd.	0.53	± 0.27	nd.	± nd.	nd.	± nd.
anteiso17:0	0.31	± 0.20	1.04	± 0.96	0.70	± 0.61	0.87	± 0.03
iso17:0	0.31	± 0.37	1.37	± 1.26	1.21	± 0.85	0.99	± 0.73
Σ BFA ^c	1.80	± 1.91	9.52	± 7.80	6.10	± 5.04	6.41	± 4.72
15:1	0.07	± 0.06	0.84	± 0.61	0.30	± 0.18	0.20	± 0.11
16:1ω5	0.76	± 0.01	3.45	± 3.14	2.69	± 2.27	2.66	± 1.99
16:1ω7	0.17	± 0.13	0.89	± 0.86	0.49	± 0.42	0.49	± 0.34
16:1ω9	0.11	± 0.07	0.38	± 0.26	0.30	± 0.28	0.31	± 0.12
17:1	0.14	± nd.	0.41	± 0.49	nd.	± nd.	0.43	± 0.01
18:1ω5	0.02	± nd.	0.40	± 0.34	0.30	± 0.22	nd.	± nd.
18:1ω7	0.17	± 0.14	1.59	± 1.53	0.94	± 0.90	1.34	± 0.35
18:1ω9	0.66	± 0.51	6.05	± 5.74	6.55	± 6.23	5.83	± 6.03
18:1ω11	nd.	± nd.	0.33	± 0.31	nd.	± nd.	nd.	± nd.
20:1ω9	0.05	± 0.03	0.16	± 0.12	0.11	± 0.09	0.13	± 0.05
20:1ω11	nd.	± nd.	0.41	± 0.50	nd.	± nd.	nd.	± nd.
22:1ω9	1.81	± 0.51	2.54	± 1.43	1.73	± 0.46	2.47	± 1.05
24:1	nd.	± nd.	1.48	± 0.98	nd.	± nd.	nd.	± nd.
Σ MUFA ^d	3.96	± 1.90	18.93	± 12.93	13.41	± 10.26	13.86	± 9.86
16:2ω4	0.46	± 0.38	0.89	± 0.90	0.95	± 0.68	0.70	± 0.45
18:2ω6	0.15	± 0.11	1.98	± 1.92	1.19	± 1.64	1.10	± 1.02
18:3ω3	0.41	± 0.60	3.71	± 4.46	0.89	± 1.07	2.21	± 1.78
18:4ω3	nd.	± nd.	0.75	± 0.01	nd.	± nd.	0.05	± nd.
20:2	nd.	± nd.	1.03	± nd.	nd.	± nd.	nd.	± nd.
20:3ω6	0.08	± 0.06	0.54	± 0.37	nd.	± nd.	0.16	± 0.10
20:4ω6	0.06	± 0.03	0.29	± 0.27	0.12	± 0.09	0.15	± 0.07
20:5ω3	0.04	± nd.	nd.	± nd.	nd.	± nd.	nd.	± nd.
22:2	0.11	± 0.05	0.78	± 0.82	nd.	± nd.	0.29	± 0.22
22:4ω6	0.01	± nd.	nd.	± nd.	nd.	± nd.	nd.	± nd.
22:5ω3	0.01	± nd.	1.97	± nd.	nd.	± nd.	nd.	± nd.
22:6ω3	0.01	± nd.	nd.	± nd.	nd.	± nd.	nd.	± nd.
Σ PUFA ^e	1.34	± 0.77	11.94	± 7.62	3.15	± 2.79	4.66	± 3.06
Σ Total FA	13.37	± 10.32	80.64	± 57.70	49.20	± 37.98	54.59	± 36.94
%SFA	28.50	± 6.39	33.56	± 5.42	43.94	± 5.50	35.89	± 3.79
%LCFA	18.40	± 11.42	16.36	± 6.87	10.00	± 3.13	18.45	± 3.30
%BFA	13.46	± 6.98	11.81	± 2.33	12.40	± 2.95	11.74	± 4.76
%MUFA	29.62	± 20.04	23.47	± 5.66	27.26	± 6.42	25.39	± 5.91
%PUFA	10.02	± 1.30	14.81	± 5.69	6.40	± 1.99	8.54	± 2.27

^a Saturated; ^b long chain; ^c branched; ^d monounsaturated; ^e polyunsaturated.

Table A5. Fatty acid (FA) composition ($\mu\text{g l}^{-1} \pm \text{S.D.}$) of SPOM samples from Várzea in HW and LW (nd, not detected).

Tableau A5. Composition en acides gras (AG, $\mu\text{g l}^{-1} \pm \text{S.D.}$) d'échantillons de SPOM prélevés dans les Várzea en HW et LW (nd, non détecté).

FA ($\mu\text{g l}^{-1}$)	Flooded forest				Intermediate				Open lake			
	HW n = 15	\pm SD	LW n = 15	\pm SD	HW n = 18	\pm SD	LW n = 21	\pm SD	HW n = 18	\pm SD	LW n = 9	\pm SD
11:0	nd.	\pm nd.	4.59	\pm 1.31	nd.	\pm nd.	1.53	\pm 0.99	nd.	\pm nd.	4.00	\pm 0.68
12:0	1.03	\pm 0.70	0.90	\pm 0.57	0.73	\pm 0.54	0.73	\pm 0.28	0.93	\pm 0.61	1.82	\pm 0.77
13:0	0.43	\pm 0.38	0.94	\pm 1.48	0.21	\pm 0.13	0.17	\pm 0.05	0.18	\pm 0.17	0.45	\pm 0.23
14:0	3.75	\pm 1.73	12.66	\pm 7.39	3.21	\pm 1.92	14.72	\pm 10.35	4.37	\pm 3.19	22.39	\pm 17.63
15:0	2.32	\pm 1.48	4.73	\pm 5.93	1.37	\pm 0.81	1.46	\pm 0.45	1.47	\pm 0.66	3.25	\pm 1.32
16:0	11.58	\pm 4.66	54.68	\pm 23.26	12.29	\pm 9.93	34.28	\pm 9.81	16.22	\pm 12.89	62.01	\pm 17.57
17:0	0.92	\pm 0.54	1.24	\pm 0.97	0.63	\pm 0.45	0.54	\pm 0.22	0.48	\pm 0.29	1.28	\pm 0.47
18:0	2.94	\pm 1.18	4.89	\pm 1.70	5.65	\pm 5.76	5.63	\pm 4.46	7.43	\pm 6.89	8.32	\pm 2.52
19:0	0.05	\pm 0.01	0.13	\pm 0.04	nd.	\pm nd.	0.09	\pm 0.04	0.06	\pm 0.03	0.18	\pm 0.10
20:0	0.11	\pm 0.05	0.31	\pm 0.14	0.13	\pm 0.04	0.22	\pm 0.06	0.16	\pm 0.06	0.45	\pm 0.21
22:0	0.15	\pm 0.08	0.52	\pm 0.30	0.18	\pm 0.04	0.39	\pm 0.14	0.20	\pm 0.11	0.47	\pm 0.26
Σ SFA ^a	23.28	\pm 9.84	85.59	\pm 35.31	24.40	\pm 17.12	59.76	\pm 21.66	31.50	\pm 20.91	104.62	\pm 36.24
24:0	0.17	\pm 0.06	0.57	\pm 0.28	0.27	\pm 0.07	0.44	\pm 0.12	0.28	\pm 0.07	0.68	\pm 0.39
25:0	0.06	\pm 0.02	0.09	\pm 0.02	0.12	\pm 0.04	0.12	\pm 0.04	0.09	\pm 0.02	0.29	\pm 0.14
26:0	0.06	\pm 0.02	0.25	\pm 0.14	0.11	\pm 0.03	0.22	\pm 0.08	0.13	\pm 0.03	0.37	\pm 0.25
Σ LCFA ^b	0.29	\pm 0.09	0.91	\pm 0.42	0.50	\pm 0.12	0.78	\pm 0.22	0.50	\pm 0.11	1.34	\pm 0.73
iso14:0	0.35	\pm 0.18	0.78	\pm 0.31	0.29	\pm 0.16	0.52	\pm 0.14	0.35	\pm 0.29	1.83	\pm 0.64
anteiso15:0	0.41	\pm 0.19	1.42	\pm 0.48	0.33	\pm 0.18	0.97	\pm 0.27	0.48	\pm 0.23	2.35	\pm 0.86
iso15:0	0.80	\pm 0.35	2.47	\pm 0.70	0.55	\pm 0.23	1.43	\pm 0.47	0.77	\pm 0.35	3.92	\pm 0.95
iso16:0	0.27	\pm 0.13	0.43	\pm 0.18	0.21	\pm 0.10	0.31	\pm 0.09	0.26	\pm 0.11	0.95	\pm 0.38
10Me16:0	0.29	\pm 0.12	2.68	\pm 2.11	nd.	\pm nd.	0.63	\pm 0.18	0.47	\pm 0.05	1.38	\pm 0.67
anteiso17:0	0.21	\pm 0.01	0.47	\pm 0.17	nd.	\pm nd.	0.28	\pm 0.06	0.14	\pm 0.05	0.79	\pm 0.51
iso17:0	0.43	\pm 0.25	1.09	\pm 0.52	0.37	\pm 0.17	0.69	\pm 0.17	0.63	\pm 0.29	1.42	\pm 0.82
Σ BFA ^c	2.76	\pm 1.08	9.34	\pm 2.09	1.75	\pm 0.76	4.83	\pm 0.96	3.10	\pm 1.21	12.64	\pm 3.67
15:1	0.33	\pm 0.20	0.67	\pm 0.23	0.35	\pm 0.19	0.67	\pm 0.27	0.40	\pm 0.14	1.62	\pm 0.63
16:1ω5	0.81	\pm 0.43	nd.	\pm nd.	nd.	\pm nd.	nd.	\pm nd.	0.27	\pm 0.02	nd.	\pm nd.
16:1ω7	4.69	\pm 2.73	21.00	\pm 11.70	2.65	\pm 1.04	24.14	\pm 15.87	4.31	\pm 3.19	43.92	\pm 29.94
16:1ω9	2.37	\pm 1.26	3.12	\pm 0.90	2.16	\pm 1.11	2.00	\pm 0.64	2.28	\pm 1.20	5.64	\pm 2.95
17:1	0.35	\pm 0.18	2.04	\pm 1.51	0.19	\pm 0.06	0.52	\pm 0.26	0.30	\pm 0.23	0.48	\pm 0.17
18:1ω5	0.41	\pm 0.15	0.37	\pm 0.14	0.25	\pm 0.10	0.31	\pm 0.19	0.25	\pm 0.08	1.13	\pm 0.51
18:1ω7	2.01	\pm 1.42	2.60	\pm 0.65	1.23	\pm 0.43	1.99	\pm 0.31	1.52	\pm 0.56	3.86	\pm 1.12
18:1ω9	3.06	\pm 1.40	11.16	\pm 5.51	2.81	\pm 1.52	5.40	\pm 1.52	3.69	\pm 1.98	9.33	\pm 2.48
18:1ω11	0.10	\pm 0.04	0.42	\pm 0.24	nd.	\pm nd.	0.68	\pm 0.50	0.14	\pm 0.03	1.60	\pm 1.83
20:1ω9	0.06	\pm 0.04	0.27	\pm 0.10	nd.	\pm nd.	0.09	\pm 0.02	0.09	\pm 0.01	0.19	\pm 0.04
20:1ω11	0.10	\pm 0.01	0.36	\pm 0.26	0.12	\pm 0.07	0.27	\pm 0.13	0.35	\pm 0.08	0.20	\pm 0.05
22:1ω9	0.15	\pm 0.07	0.15	\pm 0.08	0.19	\pm 0.13	0.10	\pm 0.04	0.11	\pm 0.05	0.26	\pm 0.12
24:1	nd.	\pm nd.	0.10	\pm 0.08	nd.	\pm nd.	0.08	\pm 0.03	nd.	\pm nd.	0.42	\pm 0.66
Σ MUFA ^d	14.44	\pm 7.31	42.26	\pm 14.47	9.95	\pm 4.10	36.25	\pm 16.74	13.71	\pm 7.20	68.65	\pm 33.20
16:2ω4	nd.	\pm nd.	0.98	\pm 0.87	0.26	\pm 0.06	0.95	\pm 0.69	0.57	\pm 0.56	2.59	\pm 2.62
16:3ω3	nd.	\pm nd.	1.12	\pm 0.06	0.09	\pm 0.01	0.61	\pm 0.29	0.78	\pm 0.55	5.06	\pm 2.14
18:2ω6	0.76	\pm 0.38	8.76	\pm 4.30	0.91	\pm 0.52	2.54	\pm 0.84	1.28	\pm 1.08	5.44	\pm 2.04
18:3ω3	1.87	\pm 0.64	12.36	\pm 6.06	1.97	\pm 1.62	3.78	\pm 2.13	2.60	\pm 2.86	6.21	\pm 1.09
18:3ω6	0.16	\pm 0.09	0.85	\pm 0.55	0.19	\pm 0.09	0.40	\pm 0.18	0.22	\pm 0.13	0.62	\pm 0.30
18:4ω3	0.73	\pm 0.27	1.80	\pm 1.23	0.80	\pm 0.66	0.96	\pm 0.93	0.98	\pm 1.18	0.55	\pm 0.18
20:2	0.20	\pm 0.14	0.17	\pm 0.03	0.16	\pm 0.14	0.07	\pm 0.01	0.22	\pm 0.19	nd.	\pm nd.
20:3ω3	nd.	\pm nd.	0.26	\pm 0.11	nd.	\pm nd.	nd.	\pm nd.	nd.	\pm nd.	nd.	\pm nd.
20:3ω6	0.06	\pm 0.04	0.31	\pm 0.11	0.08	\pm 0.04	0.11	\pm 0.03	nd.	\pm nd.	0.27	\pm 0.13
20:4ω6	0.21	\pm 0.15	1.92	\pm 1.44	0.15	\pm 0.09	0.82	\pm 0.43	0.21	\pm 0.13	2.18	\pm 2.21
20:5ω3	0.56	\pm 0.33	2.25	\pm 1.30	0.41	\pm 0.18	1.74	\pm 1.16	0.57	\pm 0.51	4.46	\pm 4.40
22:2	0.06	\pm 0.04	nd.	\pm nd.	0.05	\pm 0.02	0.05	\pm 0.01	0.08	\pm 0.06	0.17	\pm 0.01
22:4ω6	0.13	\pm 0.05	0.67	\pm 0.34	0.15	\pm 0.04	0.24	\pm 0.21	0.13	\pm 0.11	0.33	\pm 0.12
22:5ω3	0.03	\pm 0.01	0.29	\pm 0.14	nd.	\pm nd.	0.29	\pm 0.15	0.03	\pm 0.02	0.67	\pm 0.39
22:6ω3	0.36	\pm 0.30	0.87	\pm 0.67	0.22	\pm 0.11	0.59	\pm 0.35	0.38	\pm 0.37	1.03	\pm 0.98
Σ PUFA ^e	5.34	\pm 1.75	32.61	\pm 15.17	5.56	\pm 3.17	13.20	\pm 4.94	8.18	\pm 6.13	29.58	\pm 11.41
Σ Total FA	46.11	\pm 19.54	170.71	\pm 65.52	42.16	\pm 24.76	114.82	\pm 40.50	56.99	\pm 35.58	216.83	\pm 90.05
%SFA	50.49	\pm 3.35	50.14	\pm 4.19	57.87	\pm 5.51	52.05	\pm 3.40	55.27	\pm 6.41	48.25	\pm 5.57
%LCFA	0.63	\pm 0.30	0.53	\pm 0.30	1.19	\pm 0.75	0.68	\pm 0.33	0.88	\pm 0.77	0.62	\pm 0.14
%BFA	5.99	\pm 0.81	5.47	\pm 0.85	4.15	\pm 0.79	4.21	\pm 1.68	5.44	\pm 1.46	5.83	\pm 0.90
%MUFA	31.32	\pm 3.41	24.76	\pm 6.10	23.60	\pm 3.99	31.57	\pm 5.06	24.06	\pm 3.31	31.66	\pm 3.39
%PUFA	11.58	\pm 3.11	19.10	\pm 4.02	13.19	\pm 4.04						

Table A6. Fatty acid (AG) composition ($\mu\text{g l}^{-1} \pm \text{S.D.}$) of SPOM samples from rivers of white water in HW and LW (nd, not detected).

Tableau A6. Composition en acides gras (AG, $\mu\text{g l}^{-1} \pm \text{S.D.}$) d'échantillons de SPOM prélevés dans les rivières d'eau blanches en HW et LW (nd, non détecté).

FA($\mu\text{g l}^{-1}$)	Solimões				Amazonas				Madeira			
	HW n = 3	\pm SD	LW n = 3	\pm SD	HW n = 12	\pm SD	LW n = 12	\pm SD	HW n = 3	\pm SD	n = 3	\pm SD
12:0	0.45	\pm 0.16	0.61	\pm 0.37	0.83	\pm 0.51	0.40	\pm 0.19	0.49	\pm 0.17	0.56	\pm 0.30
13:0	0.15	\pm 0.05	0.08	\pm 0.04	0.24	\pm 0.09	0.09	\pm 0.04	0.13	\pm 0.04	0.10	\pm 0.04
14:0	1.82	\pm 0.37	2.26	\pm 0.91	2.22	\pm 0.71	2.11	\pm 0.73	1.72	\pm 0.30	3.81	\pm 1.10
15:0	1.20	\pm 0.38	0.94	\pm 0.33	1.62	\pm 0.61	1.02	\pm 0.40	1.18	\pm 0.16	0.98	\pm 0.22
16:0	7.47	\pm 1.91	7.63	\pm 1.29	6.33	\pm 1.33	7.10	\pm 2.05	5.07	\pm 0.61	8.98	\pm 2.25
17:0	1.31	\pm 0.38	0.24	\pm 0.06	0.28	\pm 0.08	0.20	\pm 0.14	0.27	\pm 0.08	0.37	\pm 0.19
18:0	3.48	\pm 0.88	1.75	\pm 0.29	3.88	\pm 2.06	1.91	\pm 0.61	3.54	\pm 2.19	1.98	\pm 1.01
19:0	nd.	\pm nd.	nd.	\pm nd.	0.01	\pm 0.01	0.08	\pm 0.07	nd.	\pm nd.	0.12	\pm 0.03
20:0	0.09	\pm 0.02	0.12	\pm 0.03	0.10	\pm 0.03	0.12	\pm 0.03	0.10	\pm 0.01	0.10	\pm 0.00
22:0	0.11	\pm 0.02	0.18	\pm 0.02	0.11	\pm 0.03	0.15	\pm 0.03	0.17	\pm 0.06	0.14	\pm 0.01
Σ SFA ^a	16.08	\pm 4.09	13.81	\pm 3.31	15.62	\pm 3.80	13.18	\pm 3.78	12.67	\pm 2.83	17.14	\pm 5.03
24:0	0.21	\pm 0.05	0.29	\pm 0.04	0.19	\pm 0.05	0.30	\pm 0.05	0.26	\pm 0.01	0.26	\pm 0.03
25:0	0.12	\pm 0.02	0.09	\pm 0.01	0.08	\pm 0.03	0.11	\pm 0.03	0.20	\pm 0.01	0.08	\pm 0.00
26:0	0.11	\pm 0.05	0.17	\pm 0.04	0.09	\pm 0.03	0.15	\pm 0.04	0.10	\pm 0.02	0.11	\pm 0.03
Σ LCFA ^b	0.44	\pm 0.11	0.55	\pm 0.09	0.36	\pm 0.10	0.56	\pm 0.11	0.56	\pm 0.04	0.45	\pm 0.06
iso14:0	0.18	\pm 0.05	0.27	\pm 0.12	0.19	\pm 0.08	0.25	\pm 0.11	0.23	\pm 0.07	0.29	\pm 0.09
anteiso15:0	0.24	\pm 0.06	0.50	\pm 0.19	0.40	\pm 0.30	0.45	\pm 0.13	0.20	\pm 0.03	0.43	\pm 0.10
iso15:0	0.50	\pm 0.07	0.67	\pm 0.05	0.44	\pm 0.09	0.50	\pm 0.14	0.42	\pm 0.13	0.51	\pm 0.15
iso16:0	0.26	\pm 0.06	0.22	\pm 0.06	0.20	\pm 0.06	0.24	\pm 0.10	0.17	\pm 0.04	0.23	\pm 0.04
10Me16:0	0.49	\pm 0.08	nd.	\pm nd.								
iso17:0	0.26	\pm 0.11	0.57	\pm 0.20	0.29	\pm 0.16	0.21	\pm 0.15	0.55	\pm 0.21	0.60	\pm 0.15
Σ BFA ^c	1.93	\pm 0.33	2.23	\pm 0.55	1.52	\pm 0.42	1.65	\pm 0.50	1.57	\pm 0.47	2.06	\pm 0.53
15:1	nd.	\pm nd.	0.67	\pm 0.48	0.23	\pm 0.21	0.50	\pm 0.23	0.23	\pm 0.06	0.40	\pm 0.09
16:1 ω 5	0.30	\pm 0.06	0.32	\pm 0.06	nd.	\pm nd.	0.34	\pm 0.10	nd.	\pm nd.	0.27	\pm 0.05
16:1 ω 7	2.62	\pm 0.52	2.88	\pm 0.53	1.59	\pm 0.31	1.96	\pm 0.56	1.52	\pm 0.54	6.39	\pm 1.78
16:1 ω 9	2.07	\pm 0.43	1.79	\pm 0.70	1.86	\pm 1.18	2.45	\pm 1.31	1.50	\pm 0.28	1.83	\pm 0.31
17:1	0.21	\pm 0.04	nd.	\pm nd.	0.09	\pm 0.06	0.05	\pm 0.10	nd.	\pm nd.	0.26	\pm 0.04
18:1 ω 5	0.35	\pm 0.08	0.17	\pm 0.02	0.21	\pm 0.08	0.17	\pm 0.09	0.16	\pm 0.05	0.15	\pm 0.02
18:1 ω 7	1.22	\pm 0.22	1.03	\pm 0.24	0.91	\pm 0.15	0.72	\pm 0.21	0.83	\pm 0.23	0.60	\pm 0.09
18:1 ω 9	2.36	\pm 0.32	2.30	\pm 0.74	1.73	\pm 0.62	2.09	\pm 0.65	1.37	\pm 0.25	1.96	\pm 0.24
18:1 ω 11	0.04	\pm 0.01	0.04	\pm 0.01	0.01	\pm 0.02	nd.	\pm nd.	nd.	\pm nd.	nd.	\pm nd.
22:1 ω 9	0.34	\pm 0.08	0.07	\pm 0.04	0.11	\pm 0.10	0.03	\pm 0.04	0.20	\pm 0.09	0.04	\pm 0.00
24:1	nd.	\pm nd.	nd.	\pm nd.	nd.	\pm nd.	0.02	\pm 0.04	nd.	\pm nd.	nd.	\pm nd.
Σ MUFA ^d	9.51	\pm 1.73	9.27	\pm 2.70	6.74	\pm 2.17	8.33	\pm 2.71	5.81	\pm 1.31	11.90	\pm 2.35
16:2 ω 4	nd.	\pm nd.	0.19	\pm 0.03	nd.	\pm nd.	0.14	\pm 0.11	nd.	\pm nd.	1.11	\pm 0.22
16:3 ω 3	nd.	\pm nd.	nd.	\pm nd.	nd.	\pm nd.	0.04	\pm 0.07	nd.	\pm nd.	0.68	\pm 0.07
18:2 ω 6	0.24	\pm 0.09	0.72	\pm 0.14	0.23	\pm 0.13	0.47	\pm 0.12	0.24	\pm 0.11	0.75	\pm 0.09
18:3 ω 3	0.17	\pm 0.06	1.06	\pm 0.24	0.26	\pm 0.25	0.51	\pm 0.15	0.20	\pm 0.07	0.84	\pm 0.08
18:3 ω 6	0.12	\pm 0.04	0.12	\pm 0.00	0.15	\pm 0.06	0.12	\pm 0.06	0.24	\pm 0.09	0.16	\pm 0.04
18:4 ω 3	0.08	\pm 0.09	0.13	\pm 0.02	0.02	\pm 0.03	0.06	\pm 0.02	nd.	\pm nd.	0.18	\pm 0.00
20:2	nd.	\pm nd.	nd.	\pm nd.	0.09	\pm 0.08	nd.	\pm nd.	nd.	\pm nd.	nd.	\pm nd.
20:3 ω 6	nd.	\pm nd.	nd.	\pm nd.	0.03	\pm 0.04	0.03	\pm 0.06	nd.	\pm nd.	nd.	\pm nd.
20:4 ω 6	0.20	\pm 0.17	0.23	\pm 0.10	0.04	\pm 0.04	0.12	\pm 0.08	nd.	\pm nd.	0.16	\pm 0.02
20:5 ω 3	0.30	\pm 0.30	0.36	\pm 0.00	0.12	\pm 0.06	0.19	\pm 0.09	0.20	\pm 0.04	0.85	\pm 0.02
22:2	0.06	\pm 0.01	nd.	\pm nd.	0.03	\pm 0.04	0.01	\pm 0.03	nd.	\pm nd.	nd.	\pm nd.
22:4 ω 6	0.09	\pm 0.01	0.05	\pm 0.00	0.02	\pm 0.03	0.04	\pm 0.07	nd.	\pm nd.	nd.	\pm nd.
22:5 ω 3	0.04	\pm 0.06	0.32	\pm 0.32	nd.	\pm nd.	0.33	\pm 0.16	nd.	\pm nd.	0.38	\pm 0.17
22:6 ω 3	0.16	\pm 0.14	0.09	\pm 0.01	0.09	\pm 0.08	0.06	\pm 0.02	nd.	\pm nd.	0.11	\pm 0.01
Σ PUFA ^e	1.65	\pm 0.94	3.27	\pm 0.78	1.17	\pm 0.32	2.13	\pm 0.54	0.88	\pm 0.07	5.22	\pm 0.33
Total FA	29.61	\pm 6.92	29.13	\pm 7.16	25.41	\pm 5.68	25.85	\pm 7.37	21.49	\pm 3.03	36.77	\pm 8.37
%SFA	54.31	\pm 2.85	47.41	\pm 1.02	61.47	\pm 4.59	50.99	\pm 1.65	58.96	\pm 8.31	46.61	\pm 2.97
%LCFA	1.49	\pm 0.52	1.89	\pm 0.60	1.42	\pm 0.45	2.17	\pm 0.71	2.61	\pm 0.55	1.22	\pm 0.41
%BFA	6.52	\pm 0.32	7.66	\pm 0.85	5.98	\pm 1.97	6.38	\pm 0.71	7.31	\pm 1.73	5.60	\pm 0.18
%MUFA	32.12	\pm 3.14	31.82	\pm 1.90	26.52	\pm 3.96	32.22	\pm 2.11	27.04	\pm 5.83	32.36	\pm 0.91
%PUFA	5.57	\pm 1.91	11.23	\pm 0.71	4.60	\pm 1.22	8.24	\pm 1.27	4.09	\pm 0.67	14.20	\pm 1.52

^aSaturated; ^blong chain; ^cbranched; ^dmonounsaturated; ^epolyunsaturated.

Table A7. Fatty acid (FA) composition ($\mu\text{g l}^{-1} \pm \text{S.D.}$) of SPOM samples from rivers of clear and black water in HW and LW (nd, not detected).

Tableau A7. Composition en acides gras (AG, $\mu\text{g l}^{-1} \pm \text{S.D.}$) d'échantillons de SPOM prélevés dans les rivières d'eau claire et noire en HW et LW (nd, non détecté).

FA($\mu\text{g l}^{-1}$)	Tapajós				Negro			
	HW n = 3	\pm SD	LW n = 3	\pm SD	HW n = 3	\pm SD	n = 3	\pm SD
11:0	nd.	\pm nd.	0.82	\pm 0.14	nd.	\pm nd.	nd.	\pm nd.
12:0	0.31	\pm 0.06	0.37	\pm 0.12	0.69	\pm 0.25	0.47	\pm 0.47
13:0	0.13	\pm 0.04	0.08	\pm 0.02	0.20	\pm 0.02	nd.	\pm nd.
14:0	2.93	\pm 0.48	3.41	\pm 0.26	2.34	\pm 0.27	2.21	\pm 1.29
15:0	0.67	\pm 0.13	0.89	\pm 0.24	1.95	\pm 0.17	0.72	\pm 0.48
16:0	9.69	\pm 1.71	16.05	\pm 1.38	6.80	\pm 0.25	7.26	\pm 2.84
17:0	0.35	\pm 0.09	0.31	\pm 0.05	1.04	\pm 0.09	0.19	\pm 0.11
18:0	6.57	\pm 4.81	2.16	\pm 0.11	2.44	\pm 0.89	1.75	\pm 0.57
19:0	nd.	\pm nd.	0.05	\pm 0.02	nd.	\pm nd.	0.04	\pm 0.05
20:0	0.09	\pm 0.03	0.11	\pm 0.03	nd.	\pm nd.	0.09	\pm 0.02
22:0	0.23	\pm 0.03	0.17	\pm 0.04	0.23	\pm 0.01	0.17	\pm 0.01
Σ SFA^a	20.97	\pm 7.20	24.42	\pm 2.16	15.69	\pm 0.52	12.90	\pm 5.81
24:0	0.28	\pm 0.02	0.27	\pm 0.08	0.21	\pm 0.02	0.22	\pm 0.02
25:0	0.10	\pm 0.01	0.07	\pm 0.02	0.10	\pm 0.01	0.07	\pm 0.01
26:0	0.12	\pm 0.01	0.12	\pm 0.03	0.07	\pm 0.01	0.08	\pm 0.01
Σ LCFA^b	0.50	\pm 0.03	0.46	\pm 0.12	0.38	\pm 0.05	0.37	\pm 0.04
iso14:0	0.37	\pm 0.09	0.34	\pm 0.04	0.18	\pm 0.01	nd.	\pm nd.
anteiso15:0	0.21	\pm 0.04	0.60	\pm 0.07	0.20	\pm 0.03	0.29	\pm 0.17
iso15:0	0.55	\pm 0.08	1.04	\pm 0.04	0.43	\pm 0.04	0.45	\pm 0.21
iso16:0	0.11	\pm 0.05	0.18	\pm 0.05	0.16	\pm 0.02	0.15	\pm 0.09
iso17:0	0.39	\pm 0.25	0.34	\pm 0.05	0.34	\pm 0.08	nd.	\pm nd.
Σ BFA^c	1.63	\pm 0.50	2.50	\pm 0.16	1.31	\pm 0.02	0.89	\pm 0.48
15:1	nd.	\pm nd.	0.54	\pm 0.11	nd.	\pm nd.	0.35	\pm 0.27
16:1 ω 5	nd.	\pm nd.	1.90	\pm 0.13	nd.	\pm nd.	nd.	\pm nd.
16:1 ω 7	3.02	\pm 0.53	5.17	\pm 0.45	1.35	\pm 0.16	1.92	\pm 0.77
16:1 ω 9	0.80	\pm 0.15	1.75	\pm 0.65	1.04	\pm 0.16	1.38	\pm 1.11
17:1	0.25	\pm 0.04	0.34	\pm 0.01	nd.	\pm nd.	nd.	\pm nd.
18:1 ω 5	nd.	\pm nd.	0.21	\pm 0.05	0.19	\pm 0.04	0.11	\pm 0.05
18:1 ω 7	0.72	\pm 0.14	0.70	\pm 0.06	1.18	\pm 0.12	0.95	\pm 0.24
18:1 ω 9	1.71	\pm 0.41	2.86	\pm 0.47	1.45	\pm 0.01	1.53	\pm 0.63
18:1 ω 11	nd.	\pm nd.	0.18	\pm 0.02	nd.	\pm nd.	nd.	\pm nd.
20:1 ω 9	nd.	\pm nd.	0.07	\pm 0.02	nd.	\pm nd.	0.03	\pm 0.01
20:1 ω 11	nd.	\pm nd.	0.05	\pm 0.01	nd.	\pm nd.	0.07	\pm 0.01
22:1 ω 9	0.04	\pm 0.01	0.08	\pm 0.01	0.13	\pm 0.06	0.05	\pm 0.02
24:1	nd.	\pm nd.	0.04	\pm 0.01	nd.	\pm nd.	nd.	\pm nd.
Σ MUFA^d	6.54	\pm 1.27	13.89	\pm 1.40	5.34	\pm 0.45	6.39	\pm 3.06
16:2 ω 4	nd.	\pm nd.	0.24	\pm 0.00	nd.	\pm nd.	nd.	\pm nd.
18:2 ω 6	1.06	\pm 0.21	1.67	\pm 0.06	0.24	\pm 0.02	0.53	\pm 0.30
18:3 ω 3	2.47	\pm 0.46	1.88	\pm 0.04	0.35	\pm 0.07	0.82	\pm 0.20
18:3 ω 6	0.11	\pm 0.02	0.18	\pm 0.01	0.13	\pm 0.05	0.09	\pm 0.02
18:4 ω 3	1.26	\pm 0.24	0.25	\pm 0.01	0.20	\pm 0.06	0.22	\pm 0.04
20:4 ω 6	0.28	\pm 0.05	0.26	\pm 0.01	0.10	\pm 0.02	0.10	\pm 0.04
20:5 ω 3	1.05	\pm 0.23	0.29	\pm 0.02	0.54	\pm 0.12	0.13	\pm 0.02
22:2	nd.	\pm nd.	nd.	\pm nd.	nd.	\pm nd.	0.04	\pm 0.01
22:4 ω 6	0.25	\pm 0.04	0.08	\pm 0.02	nd.	\pm nd.	0.06	\pm 0.01
22:5 ω 3	0.04	\pm 0.01	0.13	\pm 0.03	nd.	\pm nd.	0.15	\pm 0.16
22:6 ω 3	0.80	\pm 0.15	0.10	\pm 0.00	0.46	\pm 0.10	0.08	\pm 0.01
Σ PUFA^e	7.32	\pm 1.42	5.08	\pm 0.00	2.02	\pm 0.40	2.22	\pm 0.78
Σ Total FA	36.96	\pm 9.95	46.35	\pm 3.80	24.74	\pm 1.10	22.77	\pm 10.15
%SFA	56.74	\pm 6.44	52.69	\pm 0.39	63.42	\pm 2.24	56.65	\pm 0.77
%LCFA	1.35	\pm 0.47	0.99	\pm 0.24	1.54	\pm 0.13	1.62	\pm 0.68
%BFA	4.41	\pm 0.51	5.39	\pm 0.11	5.30	\pm 0.15	3.91	\pm 0.47
%MUFA	17.69	\pm 2.71	29.97	\pm 0.60	21.58	\pm 1.29	28.06	\pm 0.91
%PUFA	19.81	\pm 2.97	10.96	\pm 0.86	8.16	\pm 1.32	9.75	\pm 1.28

^a Saturated; ^b long chain; ^c branched; ^d monounsaturated; ^e polyunsaturated.

Table A8. Fatty acid (FA) composition (% ± S.D.) of *Pterygoplichthys multiradiatus*.**Tableau A8.** Composition en acides gras (AG, % ± S.D.) de *Pterygoplichthys multiradiatus*.

FA (%)	<i>Pterygoplichthys multiradiatus</i>							
	Cabaliana			Janauacá				
	2009	2010	2009	±	SD	n = 6	±	SD
12:0	0.07	0.24	0.14	±	0.08	0.17	±	0.08
13:0	0.08	0.49	0.20	±	0.20	0.17	±	0.08
14:0	2.28	3.71	1.25	±	1.25	2.53	±	0.58
15:0	1.41	3.96	0.42	±	0.42	1.67	±	0.46
16:0	20.55	21.87	0.50	±	0.50	21.69	±	2.20
17:0	1.74	3.58	0.26	±	0.26	2.61	±	0.49
18:0	12.39	10.00	1.13	±	1.13	11.31	±	1.94
19:0	0.27	0.53	0.12	±	0.12	0.39	±	0.08
20:0	0.10	0.25	0.05	±	0.05	0.13	±	0.04
22:0	0.30	0.28	0.05	±	0.05	0.27	±	0.02
ΣSFA	39.19	44.91	1.70	±	1.70	40.90	±	2.81
24:0	0.07	0.11	0.03	±	0.03	0.11	±	0.05
14:0iso	0.09	0.30	0.12	±	0.12	0.16	±	0.07
15:0iso	0.73	2.09	0.61	±	0.61	1.08	±	0.37
15:0anteiso	0.11	0.54	0.22	±	0.22	0.29	±	0.20
16:0iso	0.18	0.64	0.15	±	0.15	0.35	±	0.25
10Me16:0	0.42	0.79	0.17	±	0.17	0.45	±	0.14
17:0iso	0.49	0.97	0.18	±	0.18	0.73	±	0.38
17:0anteiso	0.36	0.32	0.17	±	0.17	0.43	±	0.17
ΣBFA	2.45	5.76	1.43	±	1.43	3.60	±	1.48
16:1ω5	0.79	0.55	0.07	±	0.07	0.63	±	0.20
16:1ω7	3.33	6.86	1.38	±	1.38	6.05	±	1.89
16:1ω9	0.97	1.25	0.23	±	0.23	0.80	±	0.15
17:1	0.41	0.97	0.17	±	0.17	0.78	±	0.36
18:1ω5	0.18	0.20	0.05	±	0.05	0.19	±	0.04
18:1ω7	2.97	4.38	0.62	±	0.62	3.79	±	0.84
18:1ω9	13.57	9.20	1.91	±	1.91	11.55	±	2.17
18:1ω11	0.20	0.10	0.03	±	0.03	0.14	±	0.05
20:1ω9	0.33	0.40	0.09	±	0.09	0.34	±	0.07
20:1ω11	0.11	0.17	0.05	±	0.05	0.11	±	0.03
24:1	0.04	0.01	0.02	±	0.02	0.12	±	0.07
ΣMUFA	22.89	24.11	1.82	±	1.82	24.50	±	2.32
16:2ω6	0.18	0.19	0.06	±	0.06	0.07	±	0.02
16:4ω3	0.13	0.25	0.08	±	0.08	0.19	±	0.11
18:2ω6	5.60	3.94	0.37	±	0.37	5.74	±	1.63
18:3ω3	1.67	2.10	0.34	±	0.34	2.50	±	1.08
18:3ω6	0.21	0.22	0.08	±	0.08	0.36	±	0.19
18:4ω3	0.26	0.25	0.09	±	0.09	0.30	±	0.16
20:2	0.67	0.34	0.12	±	0.12	0.42	±	0.09
20:3ω3	0.22	0.14	0.01	±	0.01	0.15	±	0.04
20:3ω6	0.94	0.87	0.14	±	0.14	1.28	±	0.23
20:4ω3	0.26	0.27	0.04	±	0.04	0.29	±	0.04
20:4ω6	10.01	7.71	1.07	±	1.07	8.15	±	1.23
20:5ω3	1.17	0.85	0.06	±	0.06	1.19	±	0.21
22:4ω6	1.79	0.98	0.12	±	0.12	1.51	±	0.36
22:5ω3	1.77	1.01	0.06	±	0.06	1.93	±	0.37
22:5ω6	4.48	3.32	0.58	±	0.58	2.89	±	0.64
22:6ω3	6.10	2.77	0.49	±	0.49	4.02	±	0.84
ΣPUFA	35.47	25.23	1.53	±	1.53	31.00	±	3.78

Table A9. Fatty acid (FA) composition (% ± S.D.) of *Semaprochilodus insignis*.**Tableau A9.** Composition en acides gras (AG, % ± S.D.) de *Semaprochilodus insignis*.

FA (%)	Semaprochilodus insignis									
	Cabaliana			Janauacá						
	2010	2009	2010	n = 2	±	SD	n = 4	±	SD	
12:0	0.11	± 0.05	0.13	0.17	± 0.05		0.11	± 0.05	0.05	
13:0	0.09	± 0.05	0.19	0.08	± 0.06		0.08	± 0.06		
14:0	0.96	± 0.31	2.15	1.35	± 0.65		0.57	± 0.54		
15:0	1.74	± 0.48	1.78	1.14	± 0.54		1.14	± 0.54		
16:0	22.52	± 0.63	24.72	22.12	± 3.13		0.89	± 3.13		
17:0	1.91	± 0.31	1.71	1.91	± 0.28		0.56	± 0.28		
18:0	9.75	± 0.96	9.60	11.07	± 0.86		0.93	± 0.86		
19:0	0.44	± 0.12	0.31	0.52	± 0.00		0.11	± 0.00		
20:0	0.18	± 0.02	0.20	0.16	± 0.02		0.10	± 0.02		
22:0	0.18	± 0.03	0.20	0.17	± 0.02		0.03	± 0.02		
ΣSFA	37.89	± 1.74	41.00	2.59	38.87	± 3.75				
24:0	0.11	± 0.03	0.08	0.05	0.10	± 0.06				
14:0iso	0.06	± 0.03	0.15	0.06	± 0.06		0.06	± 0.01		
15:0iso	0.44	± 0.17	0.98	0.51	± 0.21		0.35	± 0.21		
15:0anteiso	0.10	± 0.04	0.24	0.11	± 0.05		0.11	± 0.05		
16:0iso	0.26	± 0.08	0.39	0.27	± 0.07		0.16	± 0.07		
10Me16:0	0.77	± 0.28	1.18	0.71	± 0.18		0.18	± 0.18		
17:0iso	1.09	± 0.35	1.33	0.88	± 0.05		0.48	± 0.05		
17:0anteiso	0.41	± 0.16	0.54	0.25	± 0.06		0.10	± 0.06		
ΣBFA	3.25	± 0.96	4.88	1.13	2.89	± 0.98				
16:1ω5	0.42	± 0.09	0.67	0.42	± 0.01		0.08	± 0.01		
16:1ω7	4.69	± 1.17	8.23	3.53	± 0.91		1.63	± 0.91		
16:1ω9	1.06	± 0.32	1.39	1.07	± 0.17		0.44	± 0.17		
17:1	0.75	± 0.11	0.59	0.56	± 0.03		0.22	± 0.03		
18:1ω5	0.20	± 0.03	0.26	0.15	± 0.03		0.10	± 0.03		
18:1ω7	4.35	± 1.04	5.38	4.89	± 0.13		0.57	± 0.13		
18:1ω9	8.41	± 1.79	7.86	10.20	± 0.78		2.15	± 0.78		
18:1ω11	0.14	± 0.07	0.25	0.09	± 0.00		0.09	± 0.00		
20:1ω9	0.62	± 0.08	0.67	0.50	± 0.08		0.11	± 0.08		
20:1ω11	0.09	± 0.02	0.12	0.08	± 0.01		0.06	± 0.01		
24:1	0.04	± 0.02	0.03	0.05	± 0.03		0.01	± 0.03		
ΣMUFA	20.78	± 1.88	25.44	1.57	21.53	± 1.43				
16:2ω6	0.12	± 0.05	0.12	0.11	± 0.07		0.07	± 0.07		
16:4ω3	0.16	± 0.03	0.14	0.21	± 0.07		0.08	± 0.07		
18:2ω6	3.27	± 0.64	3.90	3.30	± 0.44		0.33	± 0.44		
18:3ω3	1.95	± 0.27	2.44	1.60	± 0.37		0.43	± 0.37		
18:3ω6	0.14	± 0.03	0.24	0.11	± 0.04		0.08	± 0.04		
18:4ω3	0.15	± 0.05	0.16	0.16	± 0.08		0.05	± 0.08		
20:2	0.62	± 0.15	0.64	0.64	± 0.01		0.16	± 0.01		
20:3ω3	0.64	± 0.06	0.61	0.64	± 0.08		0.07	± 0.08		
20:3ω6	1.38	± 0.17	1.45	1.36	± 0.06		0.36	± 0.06		
20:4ω3	0.90	± 0.07	0.65	0.70	± 0.05		0.05	± 0.05		
20:4ω6	8.63	± 0.75	6.52	8.82	± 0.75		0.79	± 0.75		
20:5ω3	4.03	± 0.82	2.03	3.37	± 0.17		0.02	± 0.17		
22:4ω6	1.16	± 0.40	0.83	1.13	± 0.44		0.08	± 0.44		
22:5ω3	2.59	± 0.44	1.68	2.54	± 0.85		0.32	± 0.85		
22:5ω6	4.62	± 0.76	2.68	4.07	± 1.01		0.62	± 1.01		
22:6ω3	7.73	± 1.07	4.59	7.94	± 3.28		1.20	± 3.28		
ΣPUFA	38.09	± 3.60	28.68	2.83	36.70	± 5.26				

Table A10. Fatty acid (FA) composition (% ± S.D.) of *Schizodon fasciatus*.**Tableau A10.** Composition en acides gras (AG, % ± S.D.) de *Schizodon fasciatus*.

	Schizodon fasciatus											
	Cabaliana				Janauacá							
	2009		2010		2009		2010		2009		2010	
FA (%)	n = 4	±	SD	n = 4	±	SD	n = 7	±	SD	n = 5	±	SD
12:0	0.10	±	0.11	0.08	±	0.06	0.06	±	0.02	0.16	±	0.07
13:0	0.05	±	0.02	0.04	±	0.04	0.06	±	0.04	0.06	±	0.02
14:0	1.80	±	0.23	1.52	±	0.26	1.20	±	0.30	1.52	±	0.52
15:0	1.15	±	0.28	1.09	±	0.84	1.44	±	0.42	1.54	±	0.20
16:0	27.58	±	2.59	29.79	±	2.03	25.52	±	2.77	28.78	±	2.02
17:0	1.41	±	0.29	1.34	±	0.82	1.91	±	0.62	2.02	±	0.39
18:0	8.38	±	1.32	9.01	±	0.94	8.91	±	0.91	8.79	±	0.48
19:0	0.26	±	0.05	0.22	±	0.07	0.30	±	0.08	0.29	±	0.05
20:0	0.18	±	0.08	0.13	±	0.03	0.29	±	0.13	0.14	±	0.03
22:0	0.15	±	0.04	0.11	±	0.05	0.30	±	0.08	0.16	±	0.04
ΣSFA	41.06	±	2.80	43.34	±	2.65	39.98	±	2.62	43.46	±	2.06
24:0	0.07	±	0.02	0.05	±	0.01	0.11	±	0.02	0.07	±	0.03
14:0iso	0.12	±	0.13	0.03	±	0.02	0.04	±	0.01	0.04	±	0.01
15:0iso	0.68	±	0.41	0.30	±	0.14	0.33	±	0.11	0.27	±	0.09
15:0anteiso	0.10	±	0.05	0.05	±	0.02	0.05	±	0.02	0.05	±	0.01
16:0iso	0.34	±	0.21	0.14	±	0.08	0.26	±	0.13	0.15	±	0.04
10Me16:0	0.24	±	0.11	0.10	±	0.08	0.19	±	0.14	0.13	±	0.12
17:0iso	1.21	±	0.53	0.59	±	0.33	1.01	±	0.63	0.53	±	0.16
17:0anteiso	0.28	±	0.15	0.15	±	0.09	0.32	±	0.20	0.11	±	0.05
ΣBFA	3.04	±	1.57	1.42	±	0.75	2.30	±	1.18	1.35	±	0.30
16:1ω5	0.45	±	0.22	0.18	±	0.06	0.31	±	0.15	0.15	±	0.08
16:1ω7	4.38	±	0.77	3.42	±	1.51	2.36	±	0.84	2.99	±	0.98
16:1ω9	0.82	±	0.16	0.64	±	0.04	0.65	±	0.08	0.57	±	0.24
17:1	0.42	±	0.15	0.62	±	0.14	0.54	±	0.29	0.79	±	0.20
18:1ω5	0.15	±	0.11	0.10	±	0.04	0.21	±	0.08	0.08	±	0.02
18:1ω7	2.76	±	0.51	2.59	±	0.34	4.55	±	0.94	3.53	±	0.93
18:1ω9	13.94	±	1.46	18.94	±	5.59	17.65	±	9.13	10.20	±	1.85
18:1ω11	0.33	±	0.33	0.14	±	0.16	0.16	±	0.19	0.16	±	0.07
20:1ω9	1.17	±	0.27	1.28	±	0.59	1.04	±	0.32	0.59	±	0.17
20:1ω11	0.15	±	0.10	0.20	±	0.22	0.51	±	0.52	0.12	±	0.10
24:1	0.05	±	0.07	0.04	±	0.03	0.85	±	0.61	0.08	±	0.06
ΣMUFA	24.63	±	1.72	28.15	±	5.86	28.82	±	8.92	19.26	±	2.05
16:2ω6	0.22	±	0.05	0.11	±	0.10	0.08	±	0.04	0.07	±	0.02
16:4ω3	0.12	±	0.05	0.08	±	0.03	0.14	±	0.07	0.10	±	0.04
18:2ω6	7.94	±	2.49	4.05	±	1.36	5.29	±	3.38	4.15	±	0.93
18:3ω3	6.33	±	1.42	4.10	±	1.85	2.25	±	1.21	3.48	±	0.74
18:3ω6	0.18	±	0.03	0.13	±	0.06	0.09	±	0.03	0.07	±	0.01
18:4ω3	0.20	±	0.02	0.14	±	0.04	0.13	±	0.03	0.14	±	0.03
20:2	0.96	±	0.15	0.69	±	0.21	1.22	±	0.43	0.99	±	0.23
20:3ω3	0.82	±	0.13	0.57	±	0.16	0.47	±	0.20	0.89	±	0.20
20:3ω6	1.01	±	0.16	1.02	±	0.17	1.00	±	0.64	0.87	±	0.15
20:4ω3	0.54	±	0.11	1.08	±	1.17	0.30	±	0.10	0.57	±	0.09
20:4ω6	4.01	±	1.04	5.64	±	3.09	7.90	±	3.10	9.96	±	2.64
20:5ω3	2.44	±	0.65	2.44	±	0.86	1.87	±	0.63	3.68	±	0.31
22:4ω6	0.47	±	0.15	0.64	±	0.36	0.94	±	0.50	0.89	±	0.14
22:5ω3	1.59	±	0.51	1.43	±	0.20	1.42	±	0.63	1.86	±	0.33
22:5ω6	1.08	±	0.37	1.85	±	1.49	2.51	±	1.11	3.32	±	0.62
22:6ω3	3.38	±	1.00	3.12	±	0.67	3.27	±	1.10	4.87	±	0.95
ΣPUFA	31.27	±	4.12	27.09	±	3.16	28.90	±	9.27	35.92	±	3.59

Table A11. Fatty acid (FA) composition (% ± S.D.) of *Mylossoma aureum*.**Tableau A11.** Composition en acides gras (AG, % ± S.D.) de *Mylossoma aureum*

FA (%)	Mylossoma aureum								
	Cabaliana		2010		Janauacá		2009		
	2009	n = 4	±	SD	n = 2	±	SD	n = 6	±
12:0	3.84	±	5.83	2.12	±	2.96	4.07	±	2.89
13:0	0.01	±	0.01	0.04	±	0.04	0.01	±	0.00
14:0	2.93	±	3.48	2.50	±	2.87	3.48	±	1.64
15:0	0.09	±	0.02	0.10	±	0.01	0.11	±	0.02
16:0	25.35	±	3.66	33.26	±	7.49	27.97	±	6.22
17:0	0.19	±	0.03	0.23	±	0.10	0.20	±	0.04
18:0	17.16	±	5.13	11.26	±	5.02	13.44	±	2.07
19:0	0.04	±	0.02	0.04	±	0.01	0.03	±	0.01
20:0	0.90	±	0.59	0.60	±	0.06	0.65	±	0.59
22:0	0.19	±	0.07	0.11	±	0.07	0.10	±	0.05
ΣSFA	50.71	±	7.22	50.26	±	3.35	50.06	±	9.15
24:0	0.12	±	0.03	0.06	±	0.06	0.04	±	0.01
14:0iso	0.01	±	0.01	0.00	±	0.00	0.00	±	0.00
15:0iso	0.02	±	0.02	0.01	±	0.01	0.03	±	0.04
15:0anteiso	0.00	±	0.00	0.00	±	0.00	0.01	±	0.01
16:0iso	0.00	±	0.00	0.00	±	0.00	0.01	±	0.01
10Me16:0	0.01	±	0.01	0.01	±	0.01	0.01	±	0.01
17:0iso	0.02	±	0.02	0.01	±	0.00	0.03	±	0.02
17:0anteiso	0.01	±	0.01	0.01	±	0.00	0.01	±	0.01
ΣBFA	0.20	±	0.04	0.10	±	0.06	0.14	±	0.09
16:1ω5	0.04	±	0.03	0.06	±	0.07	0.07	±	0.02
16:1ω7	1.15	±	0.62	1.69	±	1.74	2.68	±	1.41
16:1ω9	0.28	±	0.10	0.24	±	0.17	0.37	±	0.08
17:1	0.03	±	0.01	0.10	±	0.02	0.06	±	0.01
18:1ω5	0.05	±	0.04	0.15	±	0.04	0.09	±	0.03
18:1ω7	1.34	±	0.63	1.60	±	0.22	2.62	±	1.30
18:1ω9	22.46	±	5.01	23.46	±	5.88	28.98	±	6.56
18:1ω11	0.00	±	0.00	0.02	±	0.03	0.01	±	0.02
20:1ω9	0.78	±	0.27	0.84	±	0.79	1.34	±	0.38
20:1ω11	0.05	±	0.02	0.28	±	0.28	0.07	±	0.02
24:1	0.00	±	0.00	0.00	±	0.00	0.00	±	0.01
ΣMUFA	26.18	±	5.47	28.43	±	8.58	36.31	±	6.89
16:2ω6	0.00	±	0.00	0.00	±	0.00	0.00	±	0.00
16:4ω3	0.06	±	0.10	0.04	±	0.06	0.02	±	0.02
18:2ω6	13.66	±	6.73	14.86	±	9.61	8.44	±	5.73
18:3ω3	1.41	±	0.83	0.96	±	0.55	0.66	±	0.33
18:3ω6	0.12	±	0.06	0.13	±	0.07	0.08	±	0.04
18:4ω3	0.05	±	0.03	0.44	±	0.58	0.04	±	0.01
20:2	0.65	±	0.10	0.78	±	0.17	0.55	±	0.16
20:3ω3	0.13	±	0.13	1.00	±	1.34	0.08	±	0.02
20:3ω6	0.82	±	0.25	1.02	±	0.57	0.54	±	0.18
20:4ω3	0.08	±	0.10	0.02	±	0.02	0.04	±	0.02
20:4ω6	2.11	±	0.88	0.73	±	0.36	1.20	±	0.57
20:5ω3	0.30	±	0.30	0.10	±	0.03	0.19	±	0.11
22:4ω6	0.22	±	0.11	0.10	±	0.09	0.15	±	0.07
22:5ω3	0.33	±	0.25	0.10	±	0.07	0.18	±	0.11
22:5ω6	0.96	±	0.40	0.42	±	0.27	0.47	±	0.19
22:6ω3	2.01	±	1.21	0.51	±	0.12	0.84	±	0.51
ΣPUFA	22.92	±	3.73	21.20	±	11.99	13.48	±	6.83

Table A12. Fatty acid (FA) composition (% ± S.D.) of *Triportheus angulatus*.**Tableau A12.** Composition en acides gras (AG, % ± S.D.) de *Triportheus angulatus*.

FA (%)	Triportheus angulatus					
	Cabaliana			Janauacá		
	2010	n = 3	±	SD	n = 5	±
12:0	0.08	±	0.02	0.14	±	0.09
13:0	0.09	±	0.06	0.10	±	0.08
14:0	1.65	±	0.58	2.15	±	0.72
15:0	1.07	±	0.67	1.01	±	0.52
16:0	25.19	±	1.52	23.18	±	3.19
17:0	1.07	±	0.54	0.80	±	0.14
18:0	11.08	±	2.21	8.95	±	0.88
19:0	0.15	±	0.07	0.12	±	0.04
20:0	0.29	±	0.21	0.22	±	0.06
22:0	0.15	±	0.06	0.13	±	0.06
ΣSFA	40.81	±	2.05	36.80	±	3.48
24:0	0.05	±	0.02	0.05	±	0.05
14:0iso	0.03	±	0.03	0.05	±	0.02
15:0iso	0.23	±	0.22	0.28	±	0.14
15:0anteiso	0.04	±	0.04	0.06	±	0.03
16:0iso	0.12	±	0.10	0.12	±	0.04
10Me16:0	0.40	±	0.42	0.36	±	0.17
17:0iso	0.39	±	0.32	0.34	±	0.12
17:0anteiso	0.13	±	0.12	0.11	±	0.05
ΣBFA	1.39	±	1.24	1.38	±	0.47
16:1ω5	0.18	±	0.12	0.15	±	0.05
16:1ω7	4.54	±	2.59	4.68	±	1.63
16:1ω9	0.82	±	0.53	0.83	±	0.23
17:1	0.72	±	0.44	0.49	±	0.15
18:1ω5	0.11	±	0.03	0.14	±	0.05
18:1ω7	3.05	±	0.41	2.99	±	0.38
18:1ω9	23.40	±	7.87	27.33	±	7.80
18:1ω11	0.03	±	0.02	0.02	±	0.04
20:1ω9	0.65	±	0.37	0.43	±	0.09
20:1ω11	0.05	±	0.02	0.06	±	0.02
24:1	0.01	±	0.01	0.01	±	0.01
ΣMUFA	33.55	±	10.35	37.12	±	9.30
16:2ω6	0.08	±	0.03	0.07	±	0.06
16:4ω3	0.07	±	0.05	0.07	±	0.03
18:2ω6	5.16	±	3.40	8.01	±	5.32
18:3ω3	2.19	±	0.90	2.00	±	0.58
18:3ω6	0.07	±	0.02	0.11	±	0.05
18:4ω3	0.14	±	0.07	0.17	±	0.06
20:2	0.43	±	0.25	0.49	±	0.21
20:3ω3	0.30	±	0.19	0.25	±	0.10
20:3ω6	0.65	±	0.24	0.78	±	0.40
20:4ω3	0.37	±	0.22	0.28	±	0.07
20:4ω6	5.65	±	4.26	4.40	±	2.88
20:5ω3	2.25	±	2.44	1.27	±	0.74
22:4ω6	0.35	±	0.23	0.30	±	0.17
22:5ω3	0.73	±	0.64	0.54	±	0.40
22:5ω6	1.34	±	0.63	0.93	±	0.81
22:6ω3	4.49	±	4.27	5.05	±	4.68
ΣPUFA	24.25	±	10.71	24.71	±	8.09

Table A13. Fatty acid (FA) composition (% \pm S.D.) of *Pygocentrus nattereri* and *Cichla monoculus*.

Tableau A13. Composition en acides gras (AG, % \pm S.D.) de *Pygocentrus nattereri* et *Cichla monoculus*.

FA (%)	Pygocentrus nattereri						Cichla monoculus					
	Caballiana			Janauacá			Caballiana			Janauacá		
	n = 3	\pm	SD	n = 3	\pm	SD	n = 2	\pm	SD	n = 2	\pm	SD
2010												
12:0	0.16	\pm	0.10	0.13	\pm	0.03	0.08	\pm	0.01	0.14	\pm	0.06
13:0	0.23	\pm	0.10	0.13	\pm	0.08	0.11	\pm	0.02	0.04	\pm	0.01
14:0	2.13	\pm	0.16	1.22	\pm	0.51	1.69	\pm	0.05	0.94	\pm	0.22
15:0	2.00	\pm	0.59	1.41	\pm	0.50	1.85	\pm	0.01	1.19	\pm	0.30
16:0	27.71	\pm	0.54	23.15	\pm	2.25	24.00	\pm	2.02	20.05	\pm	2.80
17:0	1.76	\pm	0.14	1.38	\pm	0.14	1.48	\pm	0.01	1.84	\pm	0.46
18:0	10.45	\pm	0.44	11.21	\pm	0.36	11.45	\pm	0.42	13.54	\pm	0.36
19:0	0.22	\pm	0.01	0.28	\pm	0.10	0.56	\pm	0.05	0.64	\pm	0.15
20:0	0.22	\pm	0.04	0.19	\pm	0.02	0.34	\pm	0.03	0.41	\pm	0.12
22:0	0.18	\pm	0.06	0.18	\pm	0.06	0.27	\pm	0.02	0.23	\pm	0.04
ΣSFA	45.05	\pm	0.81	39.29	\pm	3.55	41.81	\pm	1.49	39.04	\pm	2.54
24:0	0.07	\pm	0.04	0.10	\pm	0.08	0.20	\pm	0.01	0.20	\pm	0.10
14:0iso	0.06	\pm	0.01	0.04	\pm	0.01	0.05	\pm	0.01	0.03	\pm	0.01
15:0iso	0.42	\pm	0.07	0.26	\pm	0.11	0.28	\pm	0.01	0.19	\pm	0.04
15:0anteiso	0.07	\pm	0.01	0.06	\pm	0.03	0.07	\pm	0.01	0.05	\pm	0.02
16:0iso	0.18	\pm	0.04	0.16	\pm	0.03	0.16	\pm	0.03	0.17	\pm	0.02
10Me16:0	0.38	\pm	0.05	0.28	\pm	0.03	0.27	\pm	0.14	0.37	\pm	0.06
17:0iso	0.59	\pm	0.07	0.53	\pm	0.07	0.37	\pm	0.02	0.66	\pm	0.10
17:0anteiso	0.19	\pm	0.04	0.15	\pm	0.04	0.14	\pm	0.02	0.16	\pm	0.03
ΣBFA	1.97	\pm	0.28	1.58	\pm	0.03	1.55	\pm	0.19	1.83	\pm	0.19
16:1 ω 5	0.18	\pm	0.02	0.15	\pm	0.01	0.23	\pm	0.06	0.15	\pm	0.04
16:1 ω 7	4.61	\pm	0.32	2.38	\pm	0.79	1.95	\pm	0.13	1.77	\pm	0.34
16:1 ω 9	0.91	\pm	0.10	0.56	\pm	0.06	0.76	\pm	0.07	0.82	\pm	0.17
17:1	0.61	\pm	0.14	0.62	\pm	0.13	1.04	\pm	0.14	1.33	\pm	0.66
18:1 ω 5	0.19	\pm	0.03	0.11	\pm	0.02	0.13	\pm	0.03	0.14	\pm	0.03
18:1 ω 7	4.01	\pm	0.10	3.61	\pm	0.48	3.12	\pm	0.05	3.76	\pm	0.48
18:1 ω 9	15.62	\pm	0.48	13.24	\pm	4.46	8.34	\pm	1.02	8.27	\pm	1.91
18:1 ω 11	0.08	\pm	0.00	0.06	\pm	0.01	0.04	\pm	0.00	0.05	\pm	0.02
20:1 ω 9	1.14	\pm	0.13	0.62	\pm	0.13	0.33	\pm	0.08	0.27	\pm	0.07
20:1 ω 11	0.10	\pm	0.02	0.14	\pm	0.02	0.10	\pm	0.01	0.10	\pm	0.02
24:1	0.03	\pm	0.00	0.03	\pm	0.03	0.03	\pm	0.01	0.04	\pm	0.02
ΣMUFA	27.50	\pm	1.00	21.52	\pm	4.97	16.06	\pm	1.32	16.72	\pm	2.49
16:2 ω 6	0.12	\pm	0.06	0.05	\pm	0.02	0.01	\pm	0.02	0.11	\pm	0.09
16:4 ω 3	0.13	\pm	0.03	0.12	\pm	0.03	0.06	\pm	0.01	0.18	\pm	0.05
18:2 ω 6	3.41	\pm	0.17	5.20	\pm	3.13	3.65	\pm	0.22	3.38	\pm	1.76
18:3 ω 3	3.49	\pm	0.51	2.52	\pm	2.01	1.73	\pm	0.26	1.08	\pm	0.09
18:3 ω 6	0.09	\pm	0.01	0.09	\pm	0.06	0.15	\pm	0.01	0.11	\pm	0.02
18:4 ω 3	0.26	\pm	0.09	0.16	\pm	0.08	0.14	\pm	0.02	0.12	\pm	0.03
20:2	0.52	\pm	0.05	0.60	\pm	0.09	0.37	\pm	0.03	0.40	\pm	0.08
20:3 ω 3	0.69	\pm	0.03	0.40	\pm	0.02	0.38	\pm	0.01	0.32	\pm	0.07
20:3 ω 6	0.63	\pm	0.09	0.94	\pm	0.27	0.80	\pm	0.00	0.55	\pm	0.20
20:4 ω 3	0.80	\pm	0.05	0.39	\pm	0.09	0.44	\pm	0.02	0.29	\pm	0.14
20:4 ω 6	4.80	\pm	0.59	9.78	\pm	3.85	12.87	\pm	0.91	10.31	\pm	1.27
20:5 ω 3	2.06	\pm	0.18	2.19	\pm	1.08	1.86	\pm	0.21	1.44	\pm	0.54
22:4 ω 6	0.59	\pm	0.12	1.42	\pm	0.70	1.82	\pm	0.11	2.02	\pm	0.49
22:5 ω 3	1.53	\pm	0.28	2.14	\pm	1.42	2.48	\pm	0.23	3.44	\pm	1.22
22:5 ω 6	1.74	\pm	0.43	3.15	\pm	1.49	4.85	\pm	0.62	4.83	\pm	0.96
22:6 ω 3	4.60	\pm	1.09	8.46	\pm	4.54	8.98	\pm	0.04	13.84	\pm	2.97
ΣPuFA	25.48	\pm	1.97	37.61	\pm	7.75	40.59	\pm	0.36	42.42	\pm	4.02

Table A14. Fatty acid (FA) composition (% ± S.D.) of *Hemiodus microlepis*.**Tableau A14.** Composition en acides gras (AG, % ± S.D.) de *Hemiodus microlepis*.

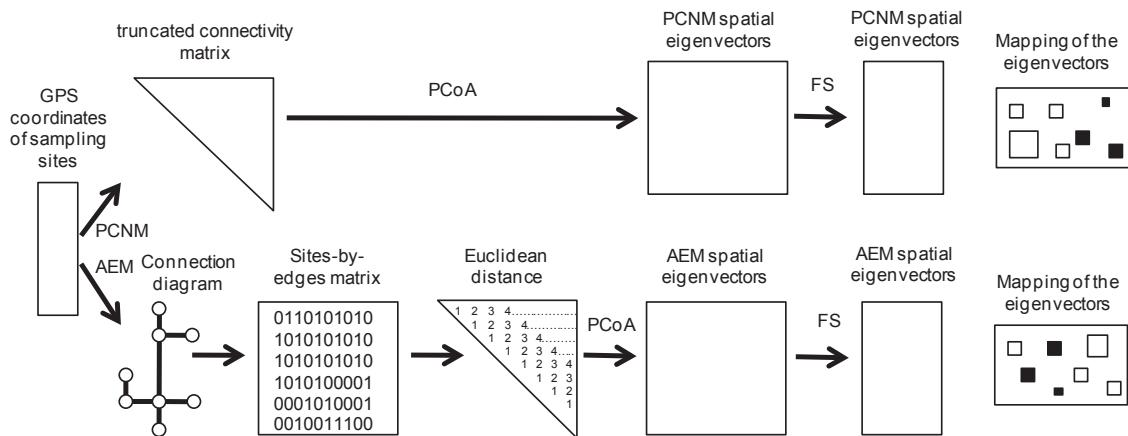
FA (%)	Hemiodus microlepis							
	Cabaliana			Janauacá				
	2010	n = 5	±	SD	2009	n = 2	±	SD
12:0	0.11	±	0.07	0.05	±	0.00		
13:0	0.13	±	0.05	0.01	±	0.01		
14:0	1.97	±	0.55	1.09	±	0.01		
15:0	1.80	±	0.45	0.31	±	0.15		
16:0	26.96	±	2.87	30.64	±	0.39		
17:0	2.01	±	0.34	1.06	±	0.17		
18:0	9.08	±	0.55	10.35	±	0.64		
19:0	0.23	±	0.04	0.11	±	0.02		
20:0	0.27	±	0.08	0.15	±	0.05		
22:0	0.26	±	0.08	0.10	±	0.00		
ΣSFA	42.82	±	2.43	43.88	±	0.66		
24:0	0.10	±	0.06	0.08	±	0.01		
14:0iso	0.09	±	0.03	0.01	±	0.00		
15:0iso	0.63	±	0.16	0.10	±	0.06		
15:0anteiso	0.12	±	0.05	0.03	±	0.02		
16:0iso	0.31	±	0.09	0.09	±	0.06		
10Me16:0	0.69	±	0.18	0.11	±	0.02		
17:0iso	1.42	±	0.47	0.39	±	0.29		
17:0anteiso	0.39	±	0.14	0.11	±	0.09		
ΣBFA	3.75	±	0.88	0.93	±	0.54		
16:1ω5	0.31	±	0.11	0.08	±	0.01		
16:1ω7	6.26	±	2.39	3.02	±	0.37		
16:1ω9	1.36	±	0.15	1.21	±	0.37		
17:1	0.66	±	0.17	0.37	±	0.12		
18:1ω5	0.26	±	0.07	0.07	±	0.01		
18:1ω7	4.47	±	0.71	2.04	±	0.05		
18:1ω9	11.21	±	2.28	21.38	±	0.10		
18:1ω11	0.12	±	0.10	0.06	±	0.02		
20:1ω9	0.99	±	0.55	1.57	±	0.09		
20:1ω11	0.31	±	0.20	0.10	±	0.09		
24:1	0.01	±	0.01	0.01	±	0.01		
ΣMUFA	25.97	±	5.55	29.90	±	1.23		
16:2ω6	0.17	±	0.08	0.04	±	0.03		
16:4ω3	0.18	±	0.03	0.05	±	0.04		
18:2ω6	2.45	±	0.43	2.48	±	0.81		
18:3ω3	3.05	±	1.07	2.46	±	0.81		
18:3ω6	0.09	±	0.03	0.23	±	0.04		
18:4ω3	0.19	±	0.06	0.57	±	0.21		
20:2	0.53	±	0.20	0.83	±	0.05		
20:3ω3	0.56	±	0.13	0.57	±	0.15		
20:3ω6	0.73	±	0.21	1.12	±	0.09		
20:4ω3	0.85	±	0.29	1.71	±	0.25		
20:4ω6	7.02	±	3.19	3.63	±	0.38		
20:5ω3	3.34	±	1.82	3.11	±	1.29		
22:4ω6	0.56	±	0.22	0.32	±	0.02		
22:5ω3	1.48	±	0.46	2.08	±	0.67		
22:5ω6	1.37	±	0.58	0.94	±	0.07		
22:6ω3	4.88	±	1.94	5.16	±	1.18		
ΣPUFA	27.45	±	7.92	25.29	±	2.43		

Table A15. Fatty acid (FA) composition (% ± S.D.) of *Leporinus frederici*.

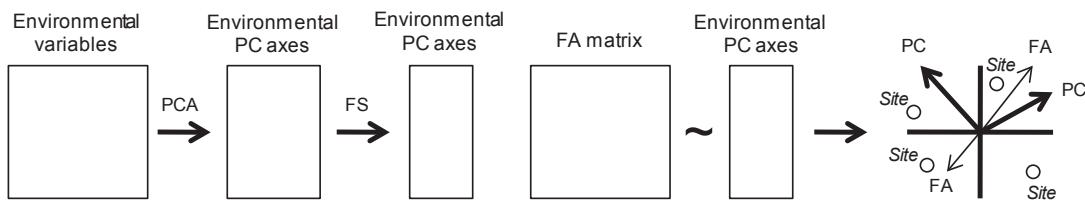
Tableau A15. Composition en acides gras (AG, % ± S.D.) de *Leporinus frederici*.

FA (%)	Leporinus frederici		
	Janaúacá		
	n = 5	±	SD
12:0	0.10	±	0.03
13:0	0.05	±	0.07
14:0	1.75	±	0.51
15:0	0.57	±	0.63
16:0	28.26	±	1.20
17:0	0.61	±	0.67
18:0	10.39	±	0.72
19:0	0.12	±	0.07
20:0	0.15	±	0.08
22:0	0.14	±	0.08
ΣSFA	42.14	±	2.38
24:0	0.06	±	0.05
14:0iso	0.03	±	0.02
15:0iso	0.18	±	0.21
15:0anteiso	0.03	±	0.03
16:0iso	0.08	±	0.09
10Me16:0	0.13	±	0.17
17:0iso	0.22	±	0.27
17:0anteiso	0.07	±	0.09
ΣBFA	0.81	±	0.93
16:1ω5	0.07	±	0.08
16:1ω7	3.17	±	1.32
16:1ω9	0.67	±	0.23
17:1	0.30	±	0.15
18:1ω5	0.06	±	0.08
18:1ω7	2.90	±	0.74
18:1ω9	25.06	±	9.13
18:1ω11	0.05	±	0.03
20:1ω9	0.99	±	0.17
20:1ω11	0.07	±	0.03
24:1	0.02	±	0.01
ΣMUFA	33.36	±	8.47
16:2ω6	0.04	±	0.06
16:4ω3	0.04	±	0.06
18:2ω6	3.99	±	1.09
18:3ω3	1.05	±	1.33
18:3ω6	0.08	±	0.01
18:4ω3	0.12	±	0.07
20:2	1.05	±	0.32
20:3ω3	0.22	±	0.29
20:3ω6	1.13	±	0.55
20:4ω3	0.25	±	0.34
20:4ω6	5.82	±	2.38
20:5ω3	1.42	±	0.65
22:4ω6	0.58	±	0.18
22:5ω3	1.22	±	0.46
22:5ω6	1.42	±	0.26
22:6ω3	5.26	±	1.79
ΣPUFA	23.70	±	6.62

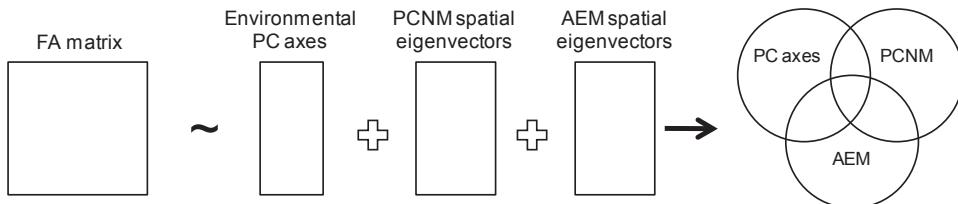
a) PCNM and AEM eigenvectors. Main goal: identifying significant spatial structures of the FA distribution



b) Canonical analyses: Main goal: identifying association between FA and environmental variables



c) Variation partitioning. Main goal: identifying proportion of the variance explained by 1) spatial eigenvectors (see a), 2) environmental variables and 3) the combined effect of both of them



d) Spatial additive model. Main goal: Partitioning the contribution of environmental variables in the different spatial structures identified by the PCNM and AEM eigenvectors.

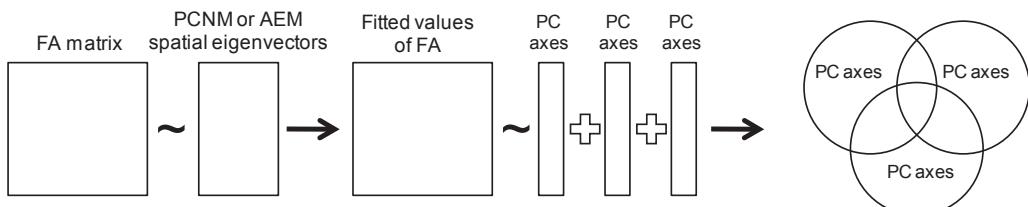


Fig. II.1.S1. Diagram showing step-by-step statistical methodology (see Material and Methods). In a) for the PCNM, d_{ij} is the distance between sites i and j ; max, maximum distance between two successive sites; PCoA, principal coordinate analysis, FS, forward selection allowing the selection of significant eigenvectors and PC axes and PCA, principal components analysis.

Fig. II.1.S1. Diagramme indiquant la méthodologie statistique étape par étape. a) Pour la PCNM, d_{ij} est la distance entre les sites i et j ; max, distance maximum entre deux sites successifs; PCoA, analyse des coordonnées principales, FS, "forward selection" permettant la sélection des vecteurs propres significatifs et des axes PC axes et PCA, analyse en composante principale.

ANNEXE 17



Fatty acid and stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) signatures of particulate organic matter in the lower Amazon River: Seasonal contrasts and connectivity between floodplain lakes and the mainstem

J.M. Mortillaro^{a,*}, G. Abril^{b,e}, P. Moreira-Turcq^c, R.L. Sobrinho^d, M. Perez^f, T. Meziane^a

^a UMR-CNRS-IRD-UPMC 7208, BOREA, Département Milieux et Peuplements Aquatiques, MNHN, CP 53, 61 rue Buffon, 75231 Paris Cedex 05, France

^b UMR-CNRS 5805, EPOC, Université Bordeaux 1, Avenue des Facultés, 33405 Talence, France

^c IRD-GET, 32, Avenue Henri Varagnat, 93143 Bondy, France

^d Universidade Federal Fluminense, Niterói, Brasil, Instituto de Química, 24020-007 Niterói, RJ, Brazil

^e IRD, Laboratorio de Potamologia Amazônica, UFAM, Av. General Rodrigo Octávio Jordão Ramos, 3000 Manaus, AM, Brazil

^f Laboratório de Geoquímica, UFAM, Av. General Rodrigo Octávio Jordão Ramos, 3000 Manaus, AM, Brazil

ARTICLE INFO

Article history:

Received 7 June 2011

Received in revised form 15 August 2011

Accepted 18 August 2011

Available online 24 August 2011

ABSTRACT

Fatty acid (FA) composition and stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) signatures of four aquatic plants, plankton, sediment, soil and suspended particulate organic matter (SPOM) collected from open floodplain lakes (Várzea) and rivers of the central Brazilian Amazon basin were gathered during high and low water stages in 2009. SPOM from Várzea had a major contribution of autochthonous material from phytoplankton and C₃ aquatic plants. As shown from stable isotope composition of SPOM ($\delta^{13}\text{C}$ $-31.3 \pm 3.2\text{\textperthousand}$; $\delta^{15}\text{N}$ $3.6 \pm 1.5\text{\textperthousand}$), the C₄ aquatic phanerogam ($\delta^{13}\text{C}$ $-13.1 \pm 0.5\text{\textperthousand}$; $\delta^{15}\text{N}$ $4.1 \pm 1.7\text{\textperthousand}$) contribution appeared to be weak, although these plants were the most abundant macrophyte in the Várzea. During low water season, increasing concentration of 18:3 ω 3 was recorded in the SPOM of lakes. This FA, abundant mainly in the Várzea plants (up to 49% of total FAs), was due to the accumulation of their detritus in the ecosystem. This dry season, when connectivity with the river mainstem was restricted, was also characterized by a high concentration in the SPOM of the cyanobacteria marker 16:1 ω 7 (up to 21% of total FAs). The FA compositions of SPOM from the Amazon River also exhibited significant seasonal differences, in particular a higher concentration of 16:1 ω 7 and 18:3 ω 3 during the dry season. This suggests a seasonal contribution of autochthonous material produced in Várzea to the Amazon River SPOM.

© 2011 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

The transport of carbon by rivers is an important and well documented component of the global carbon cycle (Ludwig et al., 1996; Cole et al., 2007). Distinction is generally made between the organic and inorganic species, which account for 40% and 60%, respectively, of the $0.9 \times 10^{15} \text{ g C yr}^{-1}$ carried every year by the world's rivers (Meybeck, 1993). Sources of organic carbon (OC) include input such as soil, production by heterotrophic organisms and assimilation by phytoplankton and periphyton (Barth and Veizer, 1999; Duarte and Prairie, 2005). However, their relative contributions to the total flux have not been fully evaluated (Bianchi and Allison, 2009) and are needed to assess the lateral exchange of organic carbon between ecosystems (Bouillon and Connolly, 2009).

The Amazonian basin is the largest river system on Earth, draining $>6 \times 10^6 \text{ km}^2$, contributing to up to 20% of all river discharge to

the oceans (Sioli, 1984; Goulding et al., 2003). In the Amazon River system, CO₂ degassing has been estimated at $0.47 \times 10^{15} \text{ g C yr}^{-1}$ (Richey et al., 2002), more than half Meybeck's (1993) calculations worldwide, and comparable with the estimated CO₂ released through deforestation and carbon sink by pristine forest in the Amazonian basin (Malhi et al., 2008). Characterization of inputs to the Amazon have identified transport of unreactive and highly degraded OM from upstream sources within the Solimões and Madeira rivers (Hedges et al., 1986; Aufdenkampe et al., 2007). However, Mayorga et al. (2005) analyzed ¹⁴C in the CO₂ from the Amazon and showed that most of it originated from rapid recycling of young OC.

Large parts of the Amazon River are subjected to periodical floods in the surrounding central Amazon area, due mainly to spatial and temporal distribution of rainfall in the headwaters (Junk, 1997). This creates large temporary wetlands called Várzea, which account with rivers for a total area of ca. 350,000 km² (Melack and Hess, 2010). A lateral contribution from Várzea of labile OM (Moreira-Turcq et al., 2003) has also been identified, as suggested by Martinelli et al. (2003), with large stretches of the river margin falling into the river during the flood period. This suggests,

* Corresponding author. Tel.: +33 1 4079 5340; fax: +33 1 4079 3109.

E-mail address: mortillaro@mnhn.fr (J.M. Mortillaro).

therefore, that the pool of OC produced in the Várzea is responsible for the large carbon flux from land to water and atmosphere in the Amazonian basin.

The fatty acid (FA) composition of OM has been successfully used to detail food web relationships (Dalsgaard et al., 2003; Hall et al., 2006; Nerot et al., 2009) and to differentiate (i) bacteria and fungi in soil (Frostegard and Baath, 1996) and (ii) phytoplankton and macroalgae in sediments (Meziane et al., 1997, 2006; Hu et al., 2006) and (iii) allochthonous and autochthonous particulate OM (Xu and Jaffe, 2007; Bechtel and Schubert, 2009). The FA composition of suspended particulate organic matter (SPOM) in the Amazon River has revealed a contribution from an unreactive and highly degraded OM component (Saliot et al., 2001).

Other markers, such as the natural $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures, have been widely used to elucidate the source and fate of OM within aquatic environments (Gu et al., 1994; Kaiser et al., 2003; Hunsinger et al., 2010), to characterize nutrient utilization by autotrophs (Teranes and Bernasconi, 2000) and to describe food web topology (Vander Zanden and Rasmussen, 2001; Riera and Hubas, 2003). Isotopic ratios of carbon and nitrogen can also be helpful in distinguishing between aquatic and terrestrial primary producers. However, their respective isotopic signals can be difficult to reveal in freshwater areas that receive varying contributions of OM from different photosynthetic sources such as phytoplankton or C₃ and C₄ terrestrial and aquatic plants from the Amazon basin (Hedges et al., 1986; Townsend-Small et al., 2005).

The aims of the present study were to (i) characterize OM in both Várzea and rivers by investigating FA composition and isotopic signatures in aquatic plants, soil, sediments, plankton samples and particulate OM, (ii) follow the seasonal flooding impact on the quality of particulate OM and (iii) trace connectivity between lakes and rivers in the Amazon ecosystem.

2. Material and methods

2.1. Study area

Three types of water occur throughout the Amazon River basin: white water, black water and clear water (Sioli, 1984). In the upper part of the basin, the Solimões and Madeira rivers, the main tributaries of the Amazon, are white water rivers with high dissolved and particulate concentrations as a result of the vast amount of nutrient-rich sediment carried from the Andes (Stallard and Edmond, 1983; Sioli, 1984). Rivers draining only the low relief and forested areas are either “black water” or “clear water” rivers, with low inorganic dissolved content and low suspended particle concentration (Gibbs, 1967). The Negro River water is “black” and, originating in the lowest Amazonian terrain and wetlands generally dominated by podzol soil, is loaded with OM in colloidal suspension and intensely colored by humic matter (Stallard and Edmond, 1983). The clear waters of the Tapajós River are relatively transparent and green colored, originating in the Precambrian Shields with a related catchment area that has no podzol, being neither turbid with detrital material nor colored by humic compounds (Sioli, 1984; Konhauser et al., 1994).

Samples were collected on a ca. 800 km transect along the lower Amazon River basin from Manacapuru on the Solimões River, to Santarém at the mouth of the Tapajós River, located in a gradient of decreasing flooded forest area and increasing open lake area (Fig. 1). The main channels of five rivers were selected (Solimões, Negro, Madeira, Amazon and Tapajós; Table 1) as well as five Várzea (Cabaliana, Janauacá, Canaçari, Miratuba and Curuá; Table 1).

Two cruises were conducted in June 2009 during the high water season (HW) and October 2009 one month before the lowest water stage, referred to here as the low water season (LW). In June, as the

water level was the highest in the last century, the study area was extensively inundated, enhancing exchange and mixing between the river mainstem, the flooded forest and the open floodplain lakes. In October, the water level was minimal, allowing little interaction with the main channel. The difference in water level at Obidos between HW and LW was 6 m; the amplitude is generally 3–4 m more upstream near Manaus (Sioli, 1984).

2.2. Sample collection and preparation

Leaves and roots of four macrophyte species were collected in HW, whereas no macrophytes were found during LW, as observed by Junk (1985). The four species were *Eichornia* sp. (water hyacinth), *Paspalum repens* (water paspalum), *Pistia stratiotes* (water lettuce) and *Salvinia auriculata* (eared watermoss). The vegetation consists of floating grasses that form floating mats or “meadows” (Junk and Howard-Williams, 1984). These species have been characterized as C₃ aquatic plants, except for *P. repens* which is a C₄ species.

Plankton nets of 20 μm and 63 μm mesh size were used to collect particulate OM within the Várzea. The nets were dragged (10 min) from a small boat at 3 km h^{-1} maximum speed. From the sediment collected from Várzea using a Van Veen grab of 1000 cm^2 , only the first superficial 1 cm was sampled. Soils samples were collected in the non-flooded area using a gardening trowel. The first 2 cm were removed in order to eliminate dead leaves and other detrital material.

SPOM samples were collected using a Niskin bottle and filtered immediately through glass fiber filters (Whatman GF/F, porosity 0.7 μm , 47 mm diam.) using a vacuum system, under low pressure. The filters were pre-combusted at 450 °C for 12 h and individually weighed. SPOM samples were also collected from the rivers' mainstem, with one station repeated in HW and LW seasons for the Negro, Solimões, Madeira and Tapajós rivers, and four stations along the Amazon mainstem in both seasons (Table 1).

Three replicate were collected at each station and all samples were frozen (-20°C) on the research vessel and transported frozen to France for lipid analysis.

2.3. FA extraction and analysis

Samples were processed following a slightly modified version of Bligh and Dyer (1959) as in Meziane et al. (2007). Lipids were extracted via ultrasonication for 20 min with distilled water:CHCl₃:MeOH (1:1:2, v:v:v). An internal standard (23:0 FA: 10 μg) was introduced to the samples before extraction. The addition of a distilled water:CHCl₃ mixture (1:1, v:v) formed a two layer system enhanced by way of centrifugation (3000 rpm, 5 min). The lower CHCl₃ phase containing the lipids was retained, concentrated under a N₂ flow, and the residue saponified under reflux (90 min, 90 °C) with 2 mol NaOH:MeOH (1:2, v:v). Saponification and methylation were according to Meziane and Tsuchiya (2002) in order to obtain the total lipids as methyl esters. The FAs were separated and quantified by way of gas chromatography (GC; Varian CP-3800 equipped with flame ionization detector). Separation was performed using a Supelco OMEGAWAX 320 column (30 m \times 0.32 mm i.d., 0.25 μm film thickness) with H₂ as carrier gas. After injection of 1 μl of sample at 60 °C, the temperature was raised to 150 °C at 40 °C min⁻¹, then to 240 °C (held 14 min) at 3 °C min⁻¹. Most FA peaks were identified by comparing their retention times with those of authentic standards (Supelco™ 37, PUFA-1 Marine Source, and Bacterial Mix; Supelco Inc., Bellefonte, PA, USA). For some samples, peaks of FAs were confirmed with GC-mass spectrometry (GC-MS; ThermoFinnigan TRACE DSQ). FAs are designated as X:Y_wZ, where X is the number of carbons, Y the

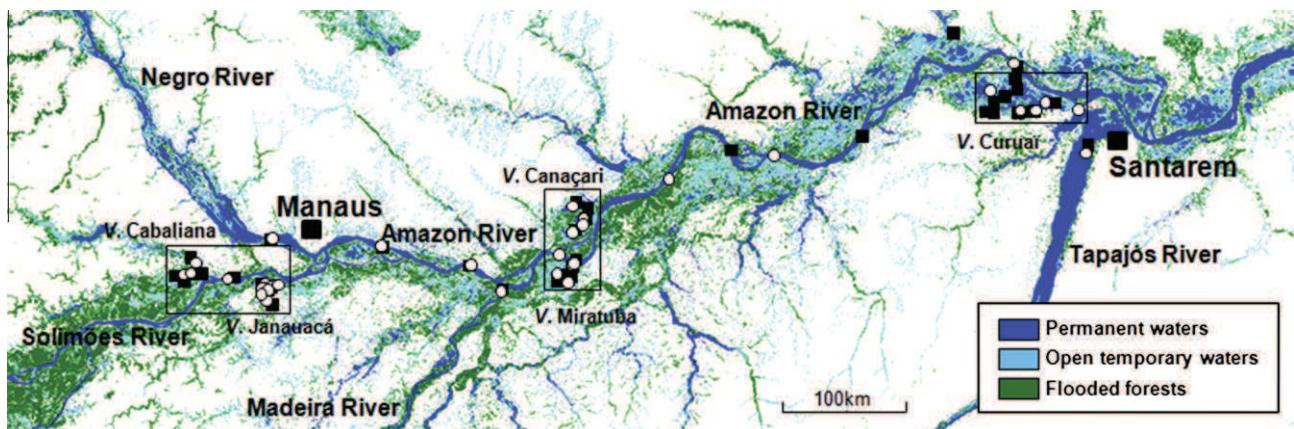


Fig. 1. Sampling sites on the Amazonian Basin (Brazil). Framed areas highlight the different Várzea. For each station, black squares are for HW and white circles for LW. Based on Martinez and Le Toan (2007).

Table 1

Conductivity, depth and suspended particulate matter (SPM) of Várzea and rivers sampled during high water (HW) and low water (LW).^a

	HW (June 2009)				LW (October 2009)			
	Stations (n)	Conductivity (μS)	Depth (m)	SPM (mg l^{-1})	Stations (n)	Conductivity (μS)	Depth (m)	SPM (mg l^{-1})
Várzea								
Cabaliana	2	74 ± 1	14.1 ± 0.05	4.1 ± 0.2	2	75 ± 5	11 ± 5.5	6.7 ± 1.3
Janauacá	3	42 ± 2	13.1 ± 1.2	7.1 ± 0.5	3	59 ± 12	4.6 ± 1.7	9.4 ± 4.2
Mirituba	3	47 ± 4	10.4 ± 1.4	26.7 ± 5.2	3	55 ± 2	4.6 ± 1.7	60.3 ± 27.1
Camaçari	3	42 ± 9	11.1 ± 1.4	8.8 ± 4.2	4	44 ± 0	3.8 ± 1.4	23.2 ± 9.7
Curuai	6	45 ± 2	8.3 ± 1	15.7 ± 5.1	3	45 ± 5	2 ± 0.2	53.4 ± 25.1
Rivers								
Negro	1	12 ± 0		2.3 ± 0.3	1	8 ± 0		4.5 ± 1.4
Solimões	1	71 ± 0		25.5 ± 1.3	1	76 ± 0		60.6 ± 2.6
Amazon	4	52 ± 5		16.4 ± 7	4	63 ± 3		36.9 ± 6.2
Madeira	1	41 ± 0		67.9 ± 6.1	1	77 ± 0		41.2 ± 1.7
Tapajós	1	18 ± 0		3 ± 0.6	1	18 ± 0		2.8 ± 0.4

^a Data are mean (n) ± S.D.

number of double bonds and Z the position of the ultimate double bond from the terminal methyl.

The concentration of each FA (C_{FA} mg of FA/g of dry weight) was calculated according to Schomburg (1987):

$$C_{\text{FA}} = A_S / A_{\text{IS}} \times C_{\text{IS}} / W_s$$

where A_S is the peak area of the FA, A_{IS} the peak area of the internal standard, C_{IS} the concentration of the internal standard (mg) and W_s the dry weight of sample (g).

2.4. Stable isotopes

The isotopic ratio (R) values of dried samples ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ or $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) were determined at the UC Davis Stable Isotope Facility (Department of Plant Sciences, University of California at Davis, Davis, California) using a Europa Hydra 20/20 mass spectrometer equipped with a continuous flow isotope ratio monitoring (IR) device and are reported in standard delta notation ($\delta^{13}\text{C}$ or $\delta^{15}\text{N}$), defined as parts per thousand (‰) deviation from a standard (Vienna PeeDee belemnite for $\delta^{13}\text{C}$ and atmospheric N₂ for $\delta^{15}\text{N}$) (Peterson and Fry, 1987):

$$\delta^{13}\text{C} \text{ or } \delta^{15}\text{N} = [(R_{\text{sample}} / R_{\text{standard}}) - 1] \times 1000$$

The analytical precision (standard deviation for repeated measurements of the internal standards) for the measurement was 0.06‰ and 0.13‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, respectively.

2.5. Data analysis

The PRIMER 5 software was used for multivariate analysis (Clarke, 1993). The data matrices (% of total FAs) were used to create triangular similarity matrices, based on Bray–Curtis similarity coefficient. All FAs were used in the analyses and no transformation was performed on the data. Differences in FA composition among factors were tested using separate one-way analysis of similarity (ANOSIM) and the statistic test was computed after 5000 permutations. Factors used for the analysis where tissue (two levels: leaves and roots) and species (four levels, *Eichornia* sp., *P. repens*, *P. stratiotes* and *S. auriculata*) for macrophyte samples, and season (two levels: HW and LW) for plankton net, sediment and SPOM samples. The size of the mesh was used as another factor for plankton net samples (two levels: 63 and 20 µm). Where differences in FA composition were detected, similarity of percentage (SIMPER) tests, a module of PRIMER 5, were used to determine which FAs drove the differences between two sets of data. Temporal variation in FA composition of plankton samples, sediments and SPOM was displayed separately for each area using non-metric multi-dimensional scaling (MDS) plots based also on Bray–Curtis similarity measures.

Differences in concentration of selected individual FAs as well as $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ stable isotope signatures vs. season were tested using one-way analysis of variance (ANOVA) and the student *t*-test. The FAs selected for analysis of variance included those identified by way of SIMPER. Prior to ANOVA, all data were Box and Cox

(1964) transformed and tested for homoscedasticity (Levene and Bartlett tests) and normal distribution of residuals (Shapiro-Wilk and Jarque-Bera tests). Tukey's HSD Post-hoc tests were then used to determine the differences between groups. ANOVAs were performed using the XLSTAT-Pro 2010 software and for all tests the probability α was set at 0.05.

3. Results

3.1. FAs in macrophytes

The FA composition of the macrophytes species is summarized in Table A1 in the Appendix. Up to 38 FAs were identified; 16:0, 16:1 ω 7, 18:2 ω 6 and 18:3 ω 3 contributed up to 73–84% of the total FA content of leaves of *P. repens*, *P. stratiotes* and *Eichornia* sp., whereas in roots, 14:0, 16:0, 16:1 ω 7 and 18:2 ω 6 contributed up to 67–71% of the total. ANOSIM analysis found significant differences between FA profiles (% of total FAs) for all species ($R = 0.16$, $p = 0.041$). Differences were found between *S. auriculata* and *P. repens* ($R = 0.3$, $p = 0.032$), *P. stratiotes* ($R = 0.34$, $p = 0.026$) and *Eichornia* sp. ($R = 0.27$, $p = 0.05$), while, *P. repens*, *P. stratiotes* and *Eichornia* sp. were not statistically different ($R < 0.1$, $p > 0.1$). Significant differences were also found between leaves vs. root samples (ANOSIM; $R = 0.49$, $p < 0.001$). An average dissimilarity of ca. 35% (SIMPER analysis) was found between the profiles of leaf and root samples. The dissimilarity was mainly due to a greater contribution of 18:3 ω 3 and 18:2 ω 6 and a lower contribution of 14:0, 16:0, 16:1 ω 7 and 18:1 ω 9 to leaves than roots. Significant differences in concentration (mg g^{-1} dry wt.) of 18:2 ω 6 and 18:3 ω 3 were recorded with a 2-way ANOVA (Tissue \times Species; $F = 63.7$, $p < 0.0001$ and $F = 158.9$, $p < 0.0001$). This results in higher concentration of 18:2 ω 6 in leaves than roots of *P. repens* and *P. stratiotes* (Tukey's HSD; $p < 0.0001$ for both), while its concentration is higher in the roots of *S. auriculata* (Tukey's HSD; $p < 0.0001$), and no difference was found for *Eichornia* sp. (Tukey's HSD; $p = 0.9$). In addition, for 18:3 ω 3, a higher concentration was found in leaves of all species (Tukey's HSD; $p < 0.0001$) except *S. auriculata*, for which the higher concentration was in the roots (Tukey's HSD; $p = 0.001$). Amongst the species, the highest FA concentration was in the tissue of *S. auriculata* and *P. repens* (Table A1, Appendix).

3.2. FAs in plankton from Várzea (i.e. 63 μm and 20 μm)

The FA composition of 63 and 20 μm plankton net contents from Várzea are summarized in Table A2 in the Appendix. Up to 47 FAs were identified in both 63 and 20 μm samples; 14:0, 16:0, 16:1 ω 7, 18:0, 18:1 ω 7, 18:1 ω 9, 18:2 ω 6, 18:3 ω 3, 20:4 ω 6, 20:5 ω 3 and 22:6 ω 3 contributed from 78% to 79% of the total. A significant difference was found in the profiles (% of total FAs) of 63 and 20 μm between seasons (ANOSIM; $R = 0.19$, $p = 0.009$; Fig. 2). Regardless of season, significant differences in FA content were recorded between the 63 and 20 μm samples (ANOSIM; $R = 0.36$, $p < 0.0001$). An average dissimilarity of ca. 27% between HW and LW (SIMPER analysis) was found. This was due to higher contributions of 14:0, 16:1 ω 9, 18:0, 18:1 ω 7, 18:1 ω 9, 20:4 ω 6 and 22:6 ω 3 and lower contributions of 16:0, 16:1 ω 7, 18:2 ω 6 and 18:3 ω 3 from HW to LW. ANOVA was also used on the concentration and higher amounts (mg g^{-1} dry wt.) of 16:0, 16:1 ω 7, 18:2 ω 6 and 18:3 ω 3 were recorded from HW to LW (ANOVA, Table 2), whereas no significant differences were found in concentration between 63 and 20 μm plankton.

3.3. FAs in Várzea sediments

The composition of superficial Várzea sediments is summarized in Table A3 in the Appendix. Up to 48 FAs were identified; 14:0, iso15:0, anteiso15:0, 15:0, 16:0, 16:1 ω 7, 18:0, 18:1 ω 7, 18:1 ω 9, 22:0, 24:0, 26:0 and 28:0 contributed from 71% to 66% of the total FA content during HW and LW respectively. A significant difference was found in the profiles between HW and LW (ANOSIM; $R = 0.25$, $p < 0.0001$; Fig. 2). An average dissimilarity of ca. 25% (SIMPER analysis) was found in FAs. This was due to higher contributions of 14:0, 15:0iso, 16:0, 16:1 ω 9, 18:0, 18:1 ω 9 and 18:2 ω 6 and lower contributions of 16:1 ω 7, 22:0, 22:1 ω 9, 24:0, 26:0 and 28:0 in HW than LW. From HW to LW, there was a significant increase of 16:1 ω 7 and 22:1 ω 9 (1-way ANOVA; $F = 5.8$, $p = 0.019$ and $F = 83.2$, $p < 0.0001$) and a significant decrease in 18:0 (1-way ANOVA; $F = 17.7$, $p < 0.0001$) concentrations in the samples.

3.4. FAs in Amazonian soil

The composition of soil sampled along the cruise in LW is summarized in Table A4 in the Appendix. Up to 46 FAs were identified.

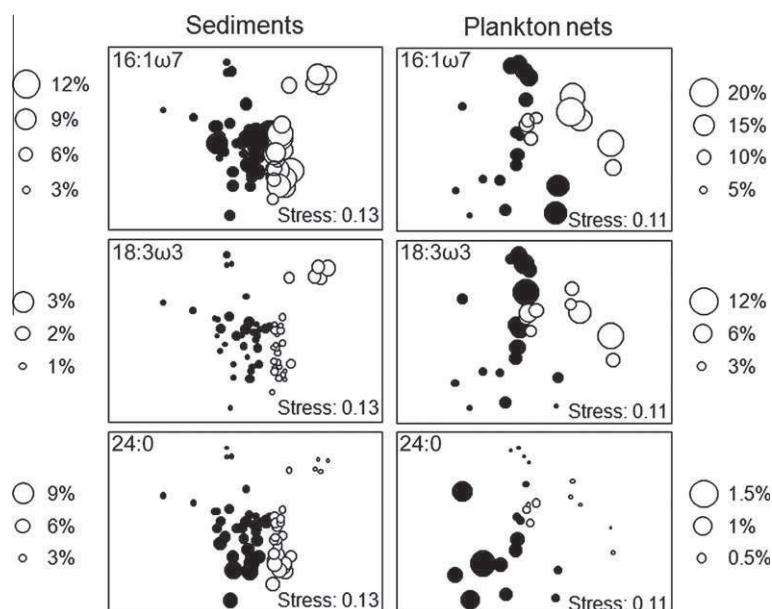


Fig. 2. Non-metric MDS of FA proportions from total FAs (%) in Várzea sediments and plankton samples from HW (black circles) and LW (white circles).

Table 2

Results of 2-way ANOVA comparing concentration of selected FAs among seasons and mesh size of plankton samples.

Plankton (63 and 20 µm)	16:0	16:1ω7	18:2ω6	18:3ω3
Box-Cox (λ)	0.26	0.36	0.53	0.47
Levenne's test	0.64 ^{NS}	0.048*	0.37 ^{NS}	0.44 ^{NS}
Bartlett's test	0.37 ^{NS}	0.22 ^{NS}	0.78 ^{NS}	0.89 ^{NS}
	F	p	F	p
Season	5.94	0.020*	8.18	0.008*
Mesh size	0.02	0.896	0.11	0.744
Season × mesh size	0.01	0.926	0.02	0.882
			F	p

F, Fisher; NS, not significant.

* $p < 0.05$.

An average similarity of ca. 70% (SIMPER analysis) was found. In these samples, 14:0, iso15:0, iso16:0, 16:0, 18:0, 18:1ω9, 18:3ω3, 20:0, 22:0, 22:1ω9, 24:0, 26:0 and 28:0 contributed up to 82% of the total FA content.

3.5. FAs in SPOM from Várzea

The composition of SPOM from Várzea waters is summarized in Table A5 in the Appendix. Up to 44 FAs were identified; 14:0, iso15:0, 15:0, 16:0, 16:1ω7, 16:1ω9, 17:0, 18:0, 18:1ω7, 18:1ω9, 18:2ω6, 18:3ω3, 18:4ω3 and 20:5ω3 contributed up to 85% of the total FA content during both HW and LW. Significant differences were found in the profiles between seasons (ANOSIM; R 0.61, $p < 0.0001$; Fig. 3). An average dissimilarity of ca. 29% (SIMPER analysis) was found between HW to LW. This was due to a higher contributions of 15:0, 16:1ω9, 18:0, 18:1ω7 and 18:1ω9 and a lower contribution of 14:0, 16:0, 16:1ω7, 18:2ω6 and 18:3ω3 during HW than LW. From HW to LW, significant increases in 14:0, iso15:0, 15:0, 16:0, 16:1ω7, 17:0, 18:0, 18:1ω7, 18:3ω3, 18:4ω3 and 20:5ω3 concentration were recorded (1-way ANOVA; Table 3).

3.6. Stable isotope signature of OM in Várzea

Aquatic plants showed $\delta^{13}\text{C}$ values typical of the C₃ photosynthetic pathway (up to $-35\text{\textperthousand}$) for *S. auriculata*, *P. stratiotes* and *Eichornia* sp. and a typical C₄ value for *P. repens* ($-13\text{\textperthousand}$), whereas $\delta^{15}\text{N}$ values showed a greater range of variation between species and tissue (2–5.6‰; Fig. 4). OM from soil sampled in LW exhibited $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of $-27\text{\textperthousand}$ and 6\textperthousand respectively. OM of superficial sediment samples from HW to LW showed no difference in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures. Within planktonic samples (63 µm) from HW to LW, the $\delta^{15}\text{N}$ signature was depleted of ca. $-3\text{\textperthousand}$ (1-way ANOVA; F 43.3, $p < 0.0001$), whereas the $\delta^{13}\text{C}$ signature was enriched by ca. 4\textperthousand (1-way ANOVA; F 7.8, $p < 0.008$; Fig. 4). Between HW and LW, SPOM samples showed no significant difference in $\delta^{13}\text{C}$ values (1-way ANOVA; F 3.5, $p = 0.065$) due to a wider range of variation in $\delta^{13}\text{C}$ signature for LW, whereas a significant depletion was recorded for $\delta^{15}\text{N}$ (from $4.5\text{\textperthousand}$ to $2.7\text{\textperthousand}$ avg.; 1-way ANOVA; F 41.2, $p < 0.0001$; Fig. 4).

3.7. FAs in SPOM from rivers

The composition is summarized in Tables A6 and A7 in the Appendix. Between seasons, significant increases in different FAs

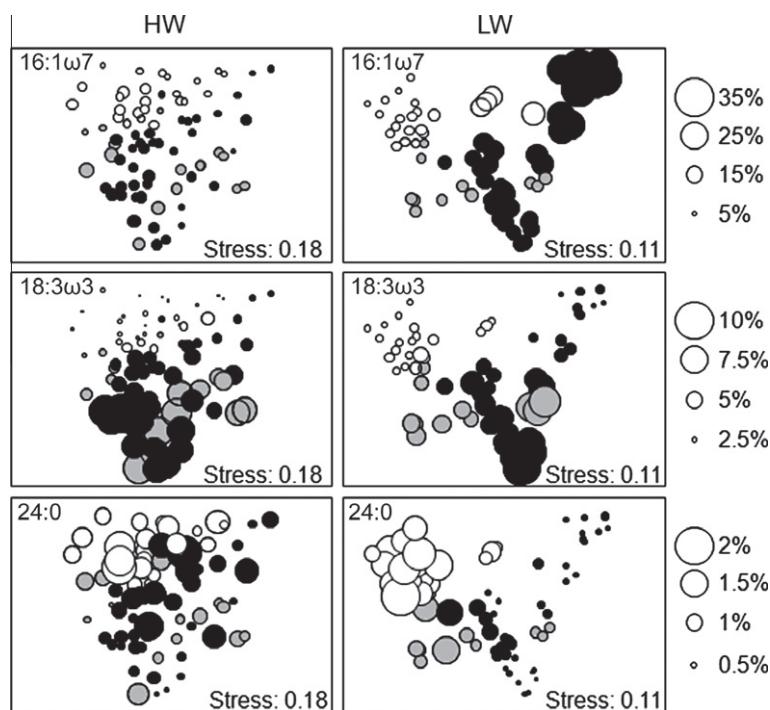


Fig. 3. Non-metric MDS of FA proportions from total FAs (%) in SPOM from Várzea (black circles), rivers of white water (white circles) and rivers of clear/black water (gray circles).

Table 3

Results of 1-way ANOVA comparing concentration of selected FAs between seasons in SPOM from Várzea.

SPOM	14:0	iso15:0	15:0	16:0				
Box-Cox (λ)	-0.09	-0.13	-0.34	0.11				
Levenne's test	0.26 ^{NS}	0.06 ^{NS}	0.05 ^{NS}	0.08 ^{NS}				
Bartlett's test	0.35 ^{NS}	0.16 ^{NS}	0.003*	0.19 ^{NS}				
Season	F 97.05	p <0.001**	F 205.57	p <0.001**	F 10.61	p 0.002*	F 140.72	p <0.001**
SPOM	16:1ω7	17:0	18:0	18:1ω7				
Box-Cox (λ)	-0.11	-0.10	-0.20	-0.03				
Levenne's test	0.11 ^{NS}	0.17 ^{NS}	0.41 ^{NS}	0.07 ^{NS}				
Bartlett's test	0.34 ^{NS}	0.11 ^{NS}	0.39 ^{NS}	0.08 ^{NS}				
Season	F 229.47	p <0.001**	F 8.90	p 0.004*	F 5.53	p 0.021*	F 58.14	p <0.001**
SPOM	18:3ω3	18:4ω3	20:5ω3					
Box-Cox (λ)	-0.01	-0.07	-0.18					
Levenne's test	0.001*	0.35 ^{NS}	0.19 ^{NS}					
Bartlett's test	0.24 ^{NS}	0.21 ^{NS}	0.24 ^{NS}					
Season	F 77.25	p <0.001**	F 5.83	p 0.018*	F 96.21	p <0.001**		

F, Fisher; NS, not significant.

* $p < 0.05$.

** $p < 0.001$.

were recorded (Table 4). These result mainly from a concentration increase from HW to LW for the two aquatic plant FAs, 18:2ω6 and 18:3ω3, in the Amazon, Solimões, Madeira and Negro rivers and 18:2ω6 for the Tapajós River (Table 4; Fig. 3). Also, a concentration increase in phytoplanktonic FAs was recorded, such as 14:0 for the Madeira River and 16:1ω7 for the Amazon, Madeira and Tapajós rivers (Table 4; Fig. 3).

3.8. Stable isotopes in SPOM from rivers

The stable isotope composition of SPOM sampled in both seasons along the rivers is summarized in Fig. 4. The $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values range from $-34\text{\textperthousand}$ to $-27\text{\textperthousand}$ and from $1.6\text{\textperthousand}$ to $6.6\text{\textperthousand}$, respectively. Differences between seasons for water samples from the different rivers were tested using the Student *t*-test and showed a significant $\delta^{13}\text{C}$ enrichment for the Tapajós River ($-33.8\text{\textperthousand}$ to $-26.7\text{\textperthousand}$; *t*-test, $p = 0.016$) during the LW stage. For the Solimões, Negro, Madeira and Amazon Rivers, no significant differences were recorded between seasons for both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ ($p < 0.05$).

4. Discussion

4.1. OM sources

One of the most abundant plants of Várzea, *P. repens* but also *S. auriculata*, a C₄ and a C₃ aquatic plant respectively, showed the highest concentration of 18:2ω6 and 18:3ω3, as in other species of freshwater aquatic plants (Rozentsvet et al., 2002; Nesterov et al., 2009). These two FAs were detected in both roots and leaves of the aquatic plants, which account for a biomass of 6–23 t ha⁻¹ in a floodplain lake (Junk and Piedade, 1993), and are therefore readily considered as the main sources of these two polyunsaturated FAs (PUFAs) in this environment. Characterization of the different OM sources showed that the SPOM $\delta^{13}\text{C}$ values were intermediate between those of C₃ aquatic plants, plankton, soil and sediments (Fig. 4). The SPOM was enriched in 18:2ω6 and 18:3ω3 (Fig. 3; Table A5 in Appendix). However, its $\delta^{13}\text{C}$ signature shows that there was only a weak contribution of OM derived from the C₄ aquatic phanerogam, such as *P. repens* and *Echinocloea polystachia*, although these plants are dominant in the biomass vs. C₃ species (Junk and Piedade, 1997). This low contribution suggests that C₄

plants are decomposed more rapidly than C₃ aquatic plants, a conclusion also reached by Quay et al. (1992) who analyzed the $\delta^{13}\text{C}$ composition of dissolved inorganic and OC in the Amazon River. To understand these differences in terms of contribution, further investigation of degradation processes for aquatic plants and dissolved OM is needed to assess the lack of a carbon enrichment in the SPOM resulting from the C₄ plants.

Planktonic samples (20 and 63 μm), as well as the SPOM from Várzea, were characterized by high proportions of 14:0, 16:0, 16:1ω7 and 20:5ω3 in both seasons (Figs. 2 and 3). Indeed, 16:1ω7 is a major, often prominent, FA constituent of some cyanobacteria (Murata et al., 1992) and diatoms (Sicko-goad et al., 1988; Pond et al., 1997). This was confirmed by microscopic observations (data not shown) showing a phytoplanktonic community dominated by cyanobacteria, as usually occurs in eutrophic lakes (Reynolds and Walsby, 1975).

Bacterial tracers (iso15:0, 15:0 and 17:0), that have been regularly described in bacterioplankton (Desvillettes et al., 1994; Hall et al., 2010), Gram-positive bacteria (Findlay and Dobbs, 1993; Mallet et al., 2004) and sulfate-reducing bacteria (Vainshtein et al., 1992; Findlay and Dobbs, 1993), were also recorded in all samples. The relationship between bacterial markers and unsaturated FAs (Tables A1–A7 in Appendix) is an indicator of the input of fresh natural OM (Saliot et al., 2001). The high proportions of monounsaturated FAs (MUFA) and PUFA, with respect to saturated (SFAs) and branched FAs (BFAs), suggest that mainly autochthonous material is decomposed by bacteria. This is consistent with the work of Waichman (1996), based on $\delta^{13}\text{C}$ analysis, which showed that heterotrophic bacteria use mainly autotrophic carbon sources such as aquatic macrophytes and phytoplankton.

Soils from Várzea and river banks were characterized by high proportions of long chain FAs (LCFAs) $\geq 24:0$, which are synthesized solely by vascular plants (Cassagne et al., 1994) and thus attest, when present, to a terrestrial input to an aquatic ecosystem (Scribe et al., 1991; Colombo et al., 1996; Dunn et al., 2008). SPOM from the Amazonian basin bore a strong signature of vascular plants as has been described using FAs (Saliot et al., 2001) or lignin and amino acids (Hedges et al., 1994). In the SPOM from Várzea and river superficial waters, the proportion of LCFAs ranged from $0.53 \pm 0.30\%$ to $2.61 \pm 0.55\%$ (Fig. 3; Tables A5–A7 in Appendix). This therefore emphasizes a lesser influence of terrestrial OM in the SPOM from Várzea and the rivers than described with other

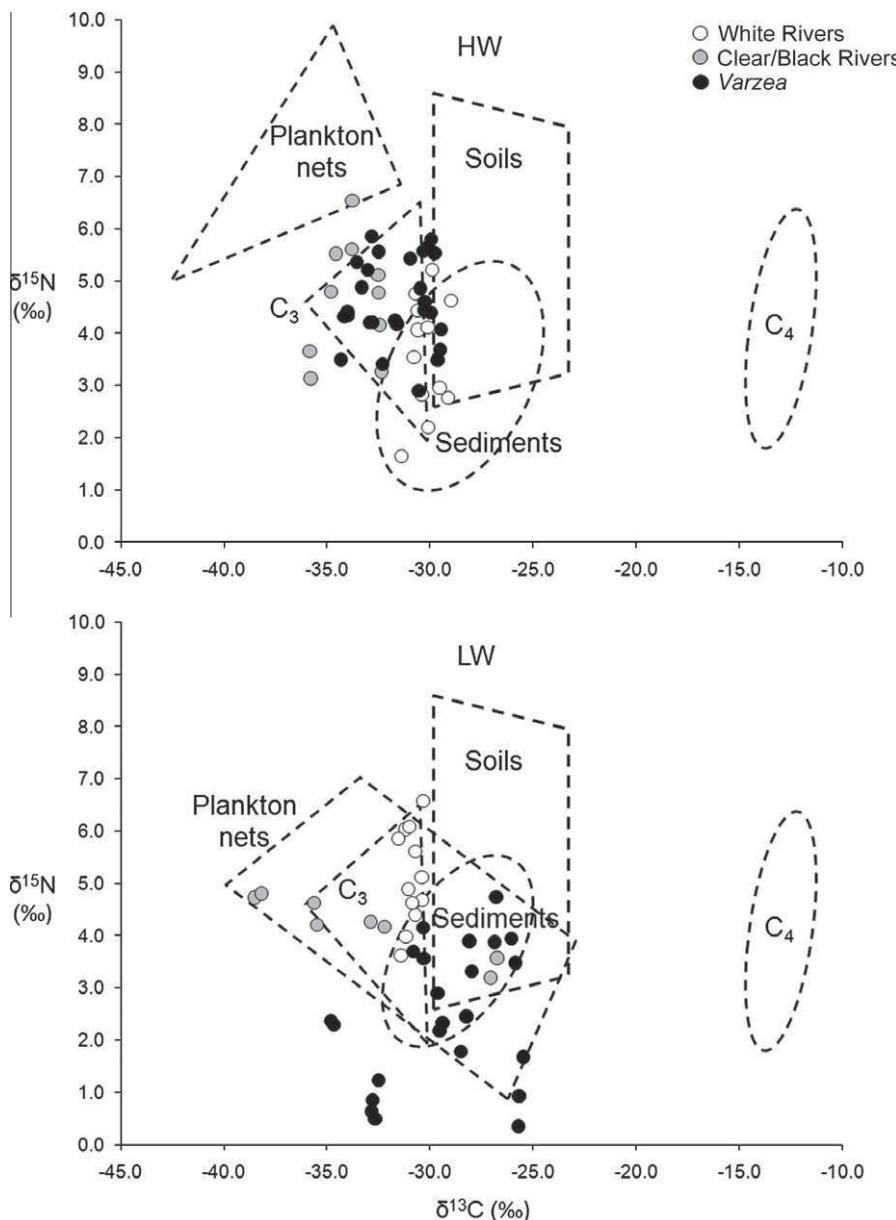


Fig. 4. A $\delta^{13}\text{C}$ (‰) and $\delta^{15}\text{N}$ (‰) biplot of SPOM in Várzea (black circles) and rivers of white (white circles) and clear/black water (gray circles) in HW and LW. Each data point represents an individual sample. Dashed boxes represent the distribution of all points from soils, sediments, plankton, C_3 and C_4 aquatic plants.

proxies, with evidently a better contribution of autotrophic carbon sources. Others studies that focused on lignin in (Hernes et al., 2007), and ^{14}C signature of (Mayorga et al., 2005), dissolved OM demonstrated that it was derived from algal or microbial biomass and not from highly degraded vascular plants. In contrast, in the Várzea sediments, high proportions of LCFAs were recorded (Fig. 2; Table A3 in Appendix), suggesting selective preservation and degradation of the different sources of OM. Indeed burial of OM occurs in floodplains and consists mainly of terrestrial material adsorbed on particles carried by the Amazon River flood (Hedges et al., 1986; Moreira-Turcq et al., 2004).

Analysis of the SPOM sources in the Lower Amazon Basin, suggests a major contribution of autochthonous material derived from C_3 aquatic plants and phytoplankton. This was supported by calculated carbon budgets for the Amazon ecosystems (Quay et al., 1992; Melack et al., 2009), which indicated that net primary productivity of aquatic macrophytes within the floodplains accounts for a large fraction of the respired CO_2 within channels.

4.2. Seasonal contrasts

The 18:3 ω 3 enrichment of the Várzea SPOM during LW vs. HW (Table 3; Fig. 3) is mainly due to a higher contribution from macrophytes. However, biomass estimates of the Eastern Amazon floodplain by way of field measurements and remote sensing (Silva et al., 2009, 2010), point out a maximum value in June–July and a minimum in October–December, correlated with water column depth and submerged stem length. As the water level decreases, the macrophytes are subject to intensive degradation (Rai and Hill, 1984). This suggests that an increasing contribution of this specific FA marker to the SPOM results from the accumulation of detritus following the loss of plant biomass in the ecosystem during the receding water level.

In the SPOM, a significant seasonal increase during LW in FA concentration was mainly a result of phytoplankton (14:0, 16:1 ω 7, 18:4 ω 3 and 20:5 ω 3; Table 3). Indeed, during LW, both phytoplankton and zooplankton communities reach their

Table 4

Results of 1-way ANOVA comparing concentration of selected FAs between seasons in SPOM from rivers.

	14:0	16:1ω7	18:2ω6	18:3ω3
Amazon River	0.01	0.01	0.55	0.14
Box–Cox (λ)	0.07 ^{NS}	0.69 ^{NS}	0.29 ^{NS}	0.16 ^{NS}
Levenne's test	0.21 ^{NS}	0.88 ^{NS}	0.26 ^{NS}	0.04*
Bartlett's test				
Season	0.70	0.410	6.57	0.015*
Solimões River	14:0	16:1ω7	18:2ω6	18:3ω3
Box–Cox (λ)	0.01	-2.63	0.29	0.81
Levenne's test	0.19 ^{NS}	0.45 ^{NS}	0.42 ^{NS}	0.56 ^{NS}
Bartlett's test	0.34 ^{NS}	0.67 ^{NS}	0.68 ^{NS}	0.71 ^{NS}
Season	0.34	0.59	0.63	0.47
Madeira River	14:0	16:1ω7	18:2ω6	18:3ω3
Box–Cox (λ)	-0.47	0.01	0.48	0.26
Levenne's test	0.80 ^{NS}	0.63 ^{NS}	0.21 ^{NS}	0.27 ^{NS}
Bartlett's test	0.87 ^{NS}	0.79 ^{NS}	0.40 ^{NS}	0.29 ^{NS}
Season	20.99	0.010*	34.29	0.004*
Negro River	14:0	16:1ω7	18:2ω6	18:3ω3
Box–Cox (λ)	0.53	-2.58	-1.58	-0.12
Levenne's test	0.11 ^{NS}	0.79 ^{NS}	0.28 ^{NS}	0.86 ^{NS}
Bartlett's test	0.08 ^{NS}	0.89 ^{NS}	0.55 ^{NS}	0.96 ^{NS}
Season	0.11	0.76	2.53	0.190
Tapajós River	14:0	16:1ω7	18:2ω6	18:3ω3
Box–Cox (λ)	2.98	0.01	1.59	-4.23
Levenne's test	0.36 ^{NS}	0.17 ^{NS}	0.09 ^{NS}	0.15 ^{NS}
Bartlett's test	0.61 ^{NS}	0.43 ^{NS}	0.26 ^{NS}	0.31 ^{NS}
Season	2.18	0.210	24.46	0.008*

F, Fisher; NS, not significant.

* $p < 0.05$.** $p < 0.001$.

maximum standing stock in the floodplain lakes, which correlates with an increase in SPOM, due to the resuspension of bottom sediments into the water column by wind action (Carvalho, 1981). In addition, a high amount of 18:1ω7 from LW, associated with cyanobacteria biomass in a similar ecosystem (Goodloe and Light, 1982; Ahlgren et al., 1992), indicates that such phyto-organisms are a major contributor to the SPOM rather than the other planktonic communities. The significant depletion in $\delta^{15}\text{N}$ values from HW to LW in plankton samples (63 μm) and SPOM could be partly due to atmospheric N_2 fixation ($\delta^{15}\text{N}_{\text{atm}} 0\text{\textperthousand}$) by the cyanobacteria (Fiore et al., 2005; Gu, 2009). Moreover, as for $\delta^{15}\text{N}$ depletion, the significant enrichment of 4‰ in $\delta^{13}\text{C}$ values for plankton samples (63 μm ; Fig. 4) is consistent with cyanobacterial activity, as observed in the field with a proliferation of cyanobacterial surface scums (personal observation), which are capable of atmospheric CO_2 uptake in eutrophic lakes (Gu and Alexander, 1996).

In the Madeira and Tapajós rivers, a concentration increase in phytoplanktonic FA markers from HW to LW was recorded in the SPOM (Table 4). In the turbid waters of the Madeira, the lower flow velocity and turbulence in LW at its confluence with the Amazon may explain the increase in phytoplanktonic FAs; only one point was sampled, located close to the confluence with the Amazon, where currents from the Madeira are weak. In addition, it may lead to small blooms of phytoplankton, especially cyanobacteria, as described for similar riverine conditions (Mitrovic et al., 2003). In the Tapajós River, increases in specific FA markers with a $\delta^{13}\text{C}$ enrichment from HW to LW (Fig. 4; Clear/Black rivers) clearly demonstrates that, as reported previously (Schmidt, 1982), the deep euphotic zone, the width of the river mouth and the slow current in the LW season, lead to bloom populations of phytoplankton and cyanobacteria.

As confirmed by FAs and stable isotope seasonal differences, cyanobacteria and C_3 aquatic plant can be considered as major contributors to both nitrogen and carbon cycling in the Amazon Várzea, particularly during the LW.

4.3. Connectivity between Várzea and the Amazon River

In the Amazon basin, hydrological conditions of rivers and lakes render the Várzea strictly dependent on water level fluctuation in the main river throughout perennial channels (Irion et al., 1997). Therefore, the connectivity between Várzea and rivers leads to seasonal transfer of OM (Moreira-Turcq et al., unpublished results). Lower concentrations of FA markers in HW SPOM from Várzea and rivers were due to the flood dilution (Table A5–A7, Appendix; Fig. 3). Indeed, during HW, the Várzea were totally connected to the mainstem as a result of the river flood, as in Curuaí Várzea, where water and suspended solid storage in the floodplain were controlled from November (lowest water level) to June (HW) by the Amazon mainstem and local precipitation (Bourgoin et al., 2007; Bonnet et al., 2008).

As in the Várzea, an increase in phytoplanktonic FA markers, including those from cyanobacteria, as well as aquatic plant FAs, was recorded from HW to LW in the Amazon River (Fig. 3; Table 4). In the mainstem, local phytoplanktonic growth is limited throughout the seasons due to a shallow euphotic depth, deep water column and intense vertical mixing (Sioli, 1984). An input of phytoplankton from the two main tributaries of the Amazon (the Negro and Solimões rivers) was trivial, as primary production does not occur in these rivers (Fisher, 1979; Hedges et al., 1994). This was confirmed in the present study in term of FA composition, with the low contribution of the cyanobacteria FA marker in the SPOM of Negro and Solimões rivers (Table 4). Thus, a low

contribution from these tributaries during LW, suggests a transfer of OM partly derived from phytoplankton, from the Várzea to the mainstem as the level of water (i.e. lowest water level occurred one month later), still allowed minimum connectivity between the Várzea and the main channel.

The increase from HW to LW in aquatic plant derived FAs (18:3ω3 and 18:2ω6) in rivers (**Table 4**) could be attributed, as for the Várzea, to the accumulation of detritus following the loss of plant biomass from the ecosystem. This increase was also recorded in the Solimões and Negro rivers (**Table 4**), which may be attributed to the contribution of aquatic plant detritus from upstream lakes and channels (Engle et al., 2008). However, a phytoplanktonic FA increase in contribution was not recorded in these two rivers (**Table 4**), which may result from a rapid degradation of this specific FA (Rontani, 1998).

Acknowledgements

This research is a contribution to the CARBAMA project, supported by the ANR (French National Agency for Research), and conducted within an international cooperation agreement between the CNPq (National Council for Scientific and Technological Development – Brazil) and the IRD (Institute for Research and Development – France). We thank Professor G. Boaventura from the University of Brasilia and Dr P. Seyler from the IRD for administrative facilities. We are also grateful to the two anonymous reviewers for help and constructive reviews.

Appendix A. Supplementary material

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at doi:10.1016/j.orggeochem.2011.08.011.

Associate Editor—T.S. Bianchi

References

- Ahlgren, G., Gustafsson, I.B., Boberg, M., 1992. Fatty acid content and chemical composition of freshwater microalgae. *Journal of Phycology* 28, 37–50.
- Aufdenkampe, A.K., Mayorga, E., Hedges, J.I., Llerena, C., Quay, P.D., Gudeman, J., Krusche, A.V., Richey, J.E., 2007. Organic matter in the Peruvian headwaters of the Amazon: compositional evolution from the Andes to the lowland Amazon mainstem. *Organic Geochemistry* 38, 337–364.
- Barth, J.A.C., Veizer, J., 1999. Carbon cycle in St. Lawrence aquatic ecosystems at Cornwall (Ontario), Canada: seasonal and spatial variations. *Chemical Geology* 159, 107–128.
- Bechtel, A., Schubert, C.J., 2009. Biogeochemistry of particulate organic matter from lakes of different trophic levels in Switzerland. *Organic Geochemistry* 40, 441–454.
- Bianchi, T.S., Allison, M.A., 2009. Large-river delta-front estuaries as natural “recorders” of global environmental change. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106, 8085–8092.
- Bligh, E.G., Dyer, W.J., 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Canadian Journal of Biochemistry and Physiology* 37, 911–917.
- Bonnet, M.P., Barroux, G., Martinez, J.M., Seyler, F., Moreira-Turcq, P., Cochonneau, G., Melack, J.M., Boaventura, G., Maurice-Bourgoin, L., Leon, J.G., Roux, E., Calmant, S., Kosuth, P., Guyot, J.L., Seyler, P., 2008. Floodplain hydrology in an Amazon floodplain lake (Lago Grande de Curuá). *Journal of Hydrology* 349, 18–30.
- Bouillon, S., Connolly, R.M., 2009. Carbon exchange among tropical coastal ecosystems. In: Nagelkerken, I. (Ed.), *Ecological Connectivity among Tropical Coastal Ecosystems*. Springer, Netherlands, pp. 45–70.
- Bourgoain, L.M., Bonnet, M.P., Martinez, J.M., Kosuth, P., Cochonneau, G., Moreira-Turcq, P., Guyot, J.L., Vauchel, P., Filizola, N., Seyler, P., 2007. Temporal dynamics of water and sediment exchanges between the Curuá floodplain and the Amazon River, Brazil. *Journal of Hydrology* 335, 140–156.
- Box, G.E.P., Cox, D.R., 1964. An analysis of transformations. *Journal of the Royal Statistical Society Series B-Statistical Methodology* 26, 211–252.
- Carvalho, M.L., 1981. Alimentação do tambaqui jovem (*Colossoma macropomum* Cuvier, 1818) e sua relação com a comunidade zooplânctonica do Lago Grande-Manaquiri, Solimões-AM. INPA/FUA, Manaus, 90 pp.
- Cassagne, C., Lessire, R., Bessoule, J.J., Moreau, P., Creach, A., Schneider, F., Sturbois, B., 1994. Biosynthesis of very long chain fatty acids in higher plants. *Progress in Lipid Research* 33, 55–69.
- Clarke, K.R., 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18, 117–143.
- Cole, J.J., Prairie, Y.T., Caraco, N.F., McDowell, W.H., Tranvik, L.J., Striegl, R.G., Duarte, C.M., Kortelainen, P., Downing, J.A., Middelburg, J.J., Melack, J., 2007. Plumbing the global carbon cycle: integrating inland waters into the terrestrial carbon budget. *Ecosystems* 10, 171–184.
- Colombo, J.C., Silverberg, N., Gearing, J.N., 1996. Lipid biogeochemistry in the Laurentian Trough. 1. Fatty acids, sterols and aliphatic hydrocarbons in rapidly settling particles. *Organic Geochemistry* 25, 211–225.
- Dalsgaard, J., St John, M., Kattner, G., Muller-Navarra, D., Hagen, W., 2003. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. *Advances in Marine Biology* 46, 225–340.
- Desvilettes, C., Bourdier, G., Breton, J.C., Combrouze, P., 1994. Fatty acids as organic markers for the study of trophic relationships in littoral cladoceran communities of a pond. *Journal of Plankton Research* 16, 643–659.
- Duarte, C.M., Prairie, Y.T., 2005. Prevalence of heterotrophy and atmospheric CO₂ emissions from aquatic ecosystems. *Ecosystems* 8, 862–870.
- Dunn, R.J.K., Welsh, D.T., Teasdale, P.R., Lee, S.Y., Lemckert, C.J., Meziane, T., 2008. Investigating the distribution and sources of organic matter in surface sediment of Coombabah Lake (Australia) using elemental, isotopic and fatty acid biomarkers. *Continental Shelf Research* 28, 2535–2549.
- Engle, D.L., Melack, J.M., Doyle, R.D., Fisher, T.R., 2008. High rates of net primary production and turnover of floating grasses on the Amazon floodplain: implications for aquatic respiration and regional CO₂ flux. *Global Change Biology* 14, 369–381.
- Findlay, R.H., Dobbs, F.C., 1993. Quantitative description of microbial communities using lipid analysis. In: Kemp, P.F., Sherr, B.F., Cole, J.J. (Eds.), *Aquatic Microbial Ecology*. Lewis, Boca Raton, FL, pp. 271–284.
- Fiore, M.D., Neilan, B.A., Copp, J.N., Rodrigues, J.L.M., Tsai, S.M., Lee, H., Trevors, J.T., 2005. Characterization of nitrogen-fixing cyanobacteria in the Brazilian Amazon floodplain. *Water Research* 39, 5017–5026.
- Fisher, T.R., 1979. Plankton and primary production in aquatic systems of the central Amazon basin. *Comparative Biochemistry and Physiology a-Physiology* 62, 31–38.
- Frostegard, A., Baath, E., 1996. The use of phospholipid fatty acid analysis to estimate bacterial and fungal biomass in soil. *Biology and Fertility of Soils* 22, 59–65.
- Gibbs, R.J., 1967. Amazon River – environmental factors that control its dissolved and suspended load. *Science* 156, 1734–1737.
- Goodloe, R.S., Light, R.J., 1982. Biosynthesis of hydrocarbon in *Anabaena variabilis* – *in vivo* incorporation of [¹⁸-¹⁴C] stearate. *Biochimica et Biophysica Acta* 711, 261–265.
- Goulding, M., Barthem, R., Ferreira, E., 2003. *The Smithsonian Atlas of the Amazon*. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Gu, B., 2009. Variations and controls of nitrogen stable isotopes in particulate organic matter of lakes. *Oecologia* 160, 421–431.
- Gu, B.H., Alexander, V., 1996. Stable carbon isotope evidence for atmospheric CO₂ uptake by cyanobacterial surface scums in a eutrophic lake. *Applied and Environmental Microbiology* 62, 1803–1804.
- Gu, B.H., Schell, D.M., Alexander, V., 1994. Stable carbon and nitrogen isotopic analysis of the plankton food web in a sub-arctic lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51, 1338–1344.
- Hall, D., Lee, S.Y., Meziane, T., 2006. Fatty acids as trophic tracers in an experimental estuarine food chain: tracer transfer. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 336, 42–53.
- Hall, E.K., Singer, G.A., Kainz, M.J., Lennon, J.T., 2010. Evidence for a temperature acclimation mechanism in bacteria: an empirical test of a membrane-mediated trade-off. *Functional Ecology* 24, 898–908.
- Hedges, J.I., Clark, W.A., Quay, P.D., Richey, J.E., Devol, A.H., Santos, U.D., 1986. Compositions and fluxes of particulate organic material in the Amazon River. *Limnology and Oceanography* 31, 717–738.
- Hedges, J.I., Cowie, G.L., Richey, J.E., Quay, P.D., Benner, R., Strom, M., Forsberg, B.R., 1994. Origins and processing of organic matter in the Amazon River as indicated by carbohydrates and amino acids. *Limnology and Oceanography* 39, 743–761.
- Hernes, P.J., Robinson, A.C., Aufdenkampe, A.K., 2007. Fractionation of lignin during leaching and sorption and implications for organic matter “freshness”. *Geophysical Research Letters* 34, 1–6.
- Hu, J.F., Zhang, H.B., Peng, P.A., 2006. Fatty acid composition of surface sediments in the subtropical Pearl River estuary and adjacent shelf, Southern China. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 66, 346–356.
- Hunsinger, G.B., Mitra, S., Findlay, S.E.G., Fischer, D.T., 2010. Wetland-driven shifts in suspended particulate organic matter composition of the Hudson River estuary, New York. *Limnology and Oceanography* 55, 1653–1667.
- Irion, G., Junk, W.G., De Mello, J.A.S.N., 1997. The large central Amazonian river floodplains near Manaus: geological, climatological, hydrological and geomorphological aspects. In: Junk, W.G. (Ed.), *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System*. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp. 23–46.
- Junk, W.J., 1985. Aquatic plants of the Amazon system. In: Davies, B.R., Walker, K.F. (Eds.), *The Ecology of River Systems*. Junk, Dordrecht, pp. 319–337.
- Junk, W.J., 1997. The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Junk, W.J., Howard-Williams, C., 1984. Ecology of aquatic macrophytes in Amazonia. In: H. S. (Ed.), *The Amazon, Limnology and Landscape Ecology of a Mighty Tropical River and its Basin*. Junk, Dordrecht, pp. 269–293.

- Junk, W.J., Piedade, M.F.T., 1997. Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plants. In: Junk, W.J. (Ed.), *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 147–185.
- Junk, W.J., Piedade, M.T.F., 1993. Biomass and primary production of herbaceous plant communities in the Amazon floodplain. *Hydrobiologia* 263, 155–162.
- Kaiser, E., Arscott, D.B., Tockner, K., Sulzberger, B., 2003. Sources and distribution of organic carbon and nitrogen in the Tagliamento River, Italy. *Symposium on Biogeochemical Controls on the Mobility and Bioavailability of Metals in Soils and Groundwater*, Monte Verita, Switzerland, pp. 103–116.
- Konhauser, K.O., Fyfe, W.S., Kronberg, B.I., 1994. Multi-element chemistry of some Amazonian waters and soils. *Chemical Geology* 111, 155–175.
- Ludwig, W., Probst, J.L., Kempe, S., 1996. Predicting the oceanic input of organic carbon by continental erosion. *Global Biogeochemical Cycles* 10, 23–41.
- Malhi, Y., Roberts, J.T., Betts, R.A., Killeen, T.J., Li, W.H., Nobre, C.A., 2008. Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science* 319, 169–172.
- Mallet, C., Bassett, M., Fonty, G., Desvillettes, C., Bourdier, G., Debroas, D., 2004. Microbial population dynamics in the sediments of a eutrophic lake (Aydat, France) and characterization of some heterotrophic bacterial isolates. *Microbial Ecology* 48, 66–77.
- Martinelli, L.A., Victoria, R.L., de Camargo, P.B., Piccolo, M.D., Mertes, L., Richey, J.E., Devol, A.H., Forsberg, B.R., 2003. Inland variability of carbon-nitrogen concentrations and $\delta^{13}\text{C}$ in Amazon floodplain (varzea) vegetation and sediment. *Hydrological Processes* 17, 1419–1430.
- Martinez, J.M., Le Toan, T., 2007. Mapping of flood dynamics and spatial distribution of vegetation in the Amazon floodplain using multitemporal SAR data. *Remote Sensing of Environment* 108, 209–223.
- Mayorga, E., Aufdenkampe, A.K., Masiello, C.A., Krusche, A.V., Hedges, J.I., Quay, P.D., Richey, J.E., Brown, T.A., 2005. Young organic matter as a source of carbon dioxide outgassing from Amazonian rivers. *Nature* 436, 538–541.
- Melack, J.M., Hess, L.L., 2010. Remote sensing of the distribution and extent of wetlands in the Amazon basin. In: Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Wittmann, F., Schöngart, J., Parolin, P. (Eds.), *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Ecology, Biodiversity and Sustainable Management*. Springer, New York, pp. 43–59.
- Melack, J.M., Novo, E.M.L.M., Forsberg, B.R., Piedade, M.T.F., Maurice, L., 2009. Floodplain ecosystem processes. In: Keller, M., Bustamante, M., Gash, J., Dias, P.S. (Eds.), *Amazonia and Global Change*. AGU, Washington, pp. 525–541.
- Meybeck, M., 1993. Riverine transport of atmospheric carbon – sources, global typology and budget. *Water Air and Soil Pollution* 70, 443–463.
- Meziane, T., Bodineau, L., Retiere, C., Thoumelin, G., 1997. The use of lipid markers to define sources of organic matter in sediment and food web of the intertidal salt-marsh-flat ecosystem of Mont-Saint-Michel Bay, France. *Journal of Sea Research* 38, 47–58.
- Meziane, T., d'Agata, F., Lee, S.Y., 2006. Fate of mangrove organic matter along a subtropical estuary: small-scale exportation and contribution to the food of crab communities. *Marine Ecology-Progress Series* 312, 15–27.
- Meziane, T., Lee, S.Y., Mfilinge, P.L., Shin, P.K.S., Lam, M.H.W., Tsuchiya, M., 2007. Inter-specific and geographical variations in the fatty acid composition of mangrove leaves: implications for using fatty acids as a taxonomic tool and tracers of organic matter. *Marine Biology* 150, 1103–1113.
- Meziane, T., Tsuchiya, M., 2002. Organic matter in a subtropical mangrove-estuary subjected to wastewater discharge: origin and utilisation by two macrozoobenthic species. *Journal of Sea Research* 47, 1–11.
- Mitrovic, S.M., Oliver, R.L., Rees, C., Bowling, L.C., Buckney, R.T., 2003. Critical flow velocities for the growth and dominance of *Anabaena circinalis* in some turbid freshwater rivers. *Freshwater Biology* 48, 164–174.
- Moreira-Turcq, P., Jouanneau, J.M., Turcq, B., Seyler, P., Weber, O., Guyot, J.L., 2004. Carbon sedimentation at Lago Grande de Curuai, a floodplain lake in the low Amazon region: insights into sedimentation rates. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 214, 27–40.
- Moreira-Turcq, P.F., Seyler, P., Guyot, J.L., Etcheber, H., 2003. Characteristics of organic matter in the mixing zone of the Rio Negro and Rio Solimoes of the Amazon River. *Hydrological Processes* 17, 1393–1404.
- Murata, N., Wada, H., Gombos, Z., 1992. Modes of fatty-acid desaturation in cyanobacteria. *Plant and Cell Physiology* 33, 933–941.
- Nerot, C., Meziane, T., Provost-Govrich, A., Rybarczyk, H., Lee, S.Y., 2009. Role of grapsid crabs, *Parasesarma erythrodactyla*, in entry of mangrove leaves into an estuarine food web: a mesocosm study. *Marine Biology* 156, 2343–2352.
- Nesterov, V.N., Rozentsvet, O.A., Murzaeva, S.V., 2009. Changes in lipid composition in the tissues of fresh-water plant *Hydrilla verticillata* induced by accumulation and elimination of heavy metals. *Russian Journal of Plant Physiology* 56, 85–93.
- Peterson, B.J., Fry, B., 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18, 293–320.
- Pond, D.W., Dixon, D.R., Bell, M.V., Fallick, A.E., Sargent, J.R., 1997. Occurrence of 16:2(n-4) and 18:2(n-4) fatty acids in the lipids of the hydrothermal vent shrimps *Rimicaris exoculata* and *Alvinocaris markensis*: nutritional and trophic implications. *Marine Ecology-Progress Series* 156, 167–174.
- Quay, P.D., Wilbur, D.O., Richey, J.E., Hedges, J.I., Devol, A.H., Victoria, R., 1992. Carbon cycling in the Amazon River – implications from the $\delta^{13}\text{C}$ compositions of particles and solutes. *Limnology and Oceanography* 37, 857–871.
- Rai, H., Hill, G., 1984. Microbiology of Amazonian waters. In: Sioli, H. (Ed.), *The Amazon: Limnology and Landscape Ecology of a Mighty Tropical River and its Basin*. Dordrecht, pp. 413–441.
- Reynolds, C.S., Walsby, A.E., 1975. Water blooms. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 437, 481.
- Richey, J.E., Melack, J.M., Aufdenkampe, A.K., Ballester, V.M., Hess, L.L., 2002. Outgassing from Amazonian rivers and wetlands as a large tropical source of atmospheric CO₂. *Nature* 416, 617–620.
- Riera, P., Hubas, C., 2003. Trophic ecology of nematodes from various microhabitats of the Roscoff Aber Bay (France): importance of stranded macroalgae evidenced through $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. *Marine Ecology-Progress Series* 260, 151–159.
- Rontani, J.F., 1998. Photodegradation of unsaturated fatty acids in senescent cells of phytoplankton: photoproduct structural identification and mechanistic aspects. *Journal of Photochemistry and Photobiology a-Chemistry* 114, 37–44.
- Rozentsvet, O.A., Saksonov, S.V., Dembitsky, V.M., 2002. Hydrocarbons, fatty acids, and lipids of freshwater grasses of the *Potamogetonaceae* family. *Biochemistry-Moscow* 67, 351–356.
- Saliot, A., Mejanelle, L., Scribe, P., Filliaux, J., Pepe, C., Jabaud, A., Dagaut, J., 2001. Particulate organic carbon, sterols, fatty acids and pigments in the Amazon River system. *Biogeochemistry* 53, 79–103.
- Schmidt, G.W., 1982. Primary production of phytoplankton in the three types of Amazonian waters. V. Some investigations on the phytoplankton and its primary productivity in the clear water of the lower Rio Tapajós (Pará, Brazil). *Amazoniana* 7, 335–348.
- Schomburg, G., 1987. *Gas chromatographie Grundlagen – Praxis – Kapillartechnik*, 2nd ed. Wiley, VCH.
- Scribe, P., Filliaux, J., Laureillard, J., Denant, V., Saliot, A., 1991. Fatty acids as biomarkers of planktonic inputs in the stratified estuary of the Krka River, Adriatic sea – relationship with pigments. *Marine Chemistry* 32, 299–312.
- Sicko-goad, L., Simmons, M.S., Lazinsky, D., Hall, J., 1988. Effect of light cycle on diatom fatty-acid composition and quantitative morphology. *Journal of Phycology* 24, 1–7.
- Silva, T.S.F., Costa, M.P.F., Melack, J.M., 2009. Annual net primary production of macrophytes in the Eastern Amazon floodplain. *Wetlands* 29, 747–758.
- Silva, T.S.F., Costa, M.P.F., Melack, J.M., 2010. Spatial and temporal variability of macrophyte cover and productivity in the eastern Amazon floodplain: a remote sensing approach. *Remote Sensing of Environment* 114, 1998–2010.
- Sioli, H., 1984. *The Amazon, Limnology and Landscape Ecology of a Mighty Tropical River and its Basin*. Junk, Dordrecht.
- Stallard, R.F., Edmond, J.M., 1983. Geochemistry of the Amazon. 2. The influence of geology and weathering environment on the dissolved load. *Journal of Geophysical Research-Oceans and Atmospheres* 88, 9671–9688.
- Teranes, J.L., Bernasconi, S.M., 2000. The record of nitrate utilization and productivity limitation provided by $\delta^{15}\text{N}$ values in lake organic matter – a study of sediment trap and core sediments from Baldeggsee, Switzerland. *Limnology and Oceanography* 45, 801–813.
- Townsend-Small, A., McClain, M.E., Brandes, J.A., 2005. Contributions of carbon and nitrogen from the Andes Mountains to the Amazon River: evidence from an elevational gradient of soils, plants, and river material. *Limnology and Oceanography* 50, 672–685.
- Vainshtein, M., Hippe, H., Kroppenstedt, R.M., 1992. Cellular fatty acid composition of *Desulfovibrio* species and its use in classification of sulfate-reducing bacteria. *Systematic and Applied Microbiology* 15, 554–566.
- Vander Zanden, M.J., Rasmussen, J.B., 2001. Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography* 46, 2061–2066.
- Waichman, A.V., 1996. Autotrophic carbon sources for heterotrophic bacterioplankton in a floodplain lake of central Amazon. *Hydrobiologia* 341, 27–36.
- Xu, Y., Jaffe, R., 2007. Lipid biomarkers in suspended particles from a subtropical estuary: assessment of seasonal changes in sources and transport of organic matter. *Marine Environmental Research* 64, 666–678.

Liste des abréviations

(Marque ta page @ Hubas)

$\delta^{13}\text{C}$	Isotopes stable du carbone
$\delta^{15}\text{N}$	Isotopes stable de l'azote
AG	Acide gras
AGLC	AG à longue chaîne
BFA	AG branché
MUFA	AG monoinsaturé
PUFA	AG polyinsaturé
SCFA	AG à chaîne courte
SFA	AG saturé
TAR _{FA}	ratio AGLC/SCFA
BP/PB	Production bactérienne
EEA	Activité exoenzymatique
EPS	Substances polymériques extracellulaires
Pg	Petagrammes (10^{15})
CO	Carbone organique
DIC	Carbone inorganique dissous
DOC	CO dissous
POC	CO particulaire
TOC	CO total
SPM	Matière en suspension
MO	Matière organique
MOD	MO dissoute
MOP/SPOM	MO particulaire
NT	Azote total
PON	Azote organique particulaire
CO ₂	Dioxyde de carbone
pCO ₂	Pression partielle en CO ₂
Phe	Phéopigments
Chl <i>a</i>	Chlorophylle a
TA	Alcalinité totale
HW	Hautes eaux
FW	Descente des eaux
LW	Basses eaux
RW	Montée des eaux
BA	Bassin versant
LA	Surface inondée max.
RCC	River continuum concept
FPC	Flood pulse concept
RPM	Riverine productivity model
C ₃	Fixation du carbone par le cycle de Calvin
C ₄	Voie de photosynthèse
PR-HB	<i>Paspalum repens</i> , forte biomasse
SA-HB	<i>Salvinia auriculata</i> , forte biomasse
PR-LB	<i>P. repens</i> , faible biomasse
SA-LB	<i>S. auriculata</i> , faible biomasse
Ctrl	Contrôle
AD	Dissimilitarité moyenne
AEM	Cartes asymétriques de vecteurs propres
ANOSIM	Analyse de similarité
ANOVA	Analyse de variance
FS	Forward selection
KW	Kruskall-Wallis
MDS	Multidimensional scaling
MWW	Mann-Whitney-Wilcoxon
PCA	Analyse en composante principale
PCNM	Coordonnées principales de matrices de voisinages
RDA	Analyse canonique des redondances
SIMPER	Similarité de pourcentages

List of abbreviations

(Mark your page @ Hubas)

$\delta^{13}\text{C}$	Stable carbon isotope
$\delta^{15}\text{N}$	Stable nitrogen isotope
FA	Fatty acids
AGLC/LCFA	Long chain FA
BFA	Branched FA
MUFA	Monounsaturated FA
PUFA	Polyunsaturated FA
SCFA	Short chain FA
SFA	Saturated FA
TAR _{FA}	Ratio AGLC/SCFA
BP/PB	Bacterial production
EEA	Exoenzymatic activity
EPS	Extracellular polymeric substances
Pg	Petagram (10^{15})
CO/OC	Organic carbon
DIC	Dissolved inorganic carbon
DOC	Dissolved OC
POC	Particulate OC
TOC	Total OC
SPM	Suspended particulate matter
MO/OM	Organic matter
MOD	Dissolved OM
MOP/SPOM	Suspended particulate OM
NT	Total nitrogen
PON	Particulate organic nitrogen
CO ₂	Carbon dioxide
pCO ₃	CO ₂ partial pressure
Phe	Pheopigment
Chl <i>a</i>	Chlorophyll a
TA	Total alkalinity
HW	High waters
FW	Falling waters
LW	Low waters
RW	Rising waters
BA	Upland basin
LA	Max. flooded area
RCC	River continuum concept
FPC	Flood pulse concept
RPM	Riverine productivity model
C ₃	Calvin pathway of carbon fixation
C ₄	Pathway of photosynthesis
PR-HB	<i>Paspalum repens</i> , high biomass
SA-HB	<i>Salvinia auriculata</i> , high biomass
PR-LB	<i>P. repens</i> , low biomass
SA-LB	<i>S. auriculata</i> , low biomass
Ctrl	Control
AD	Average dissimilarity
AEM	Asymmetric eigenvector maps
ANOSIM	Analysis of similarity
ANOVA	Analysis of variance
FS	Forward selection
KW	Kruskall-Wallis
MDS	Multidimensional scaling
MWW	Mann-Whitney-Wilcoxon
PCA	Principal component analysis
PCNM	Principal coordinates of neighbour matrices
RDA	Canonical redundancy analysis
SIMPER	Similarity of percentages

RESUME

Les systèmes fluviaux jouent un rôle prépondérant dans les processus qui contrôlent la fixation du CO₂ atmosphérique. Cependant, du fait de fortes variabilités spatiales et temporelles des sources de matière organique (MO), leur contribution relative dans la dynamique du carbone des grands écosystèmes fluviaux ne sont pas pleinement compris. Le but de ce travail est de caractériser les sources de MO dans le bassin central du fleuve Amazone. La composition en acides gras (AG) et isotopes stables du carbone et de l'azote ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) dans la MO a été analysée dans cinq plaines d'inondation (appelées localement Várzea), le fleuve Amazone et quatre de ses principaux affluents (Solimões, Negro, Madeira et Tapajós). La MO qui a été analysée inclut des macrophytes (*Eichornia* sp., *Paspalum repens*, *Pistia stratiotes* et *Salvinia auriculata*), des échantillons de plancton, la matière organique particulaire en suspension (SPOM), des sédiments et sols de la forêt inondée. Une caractérisation saisonnière de cette MO, en fonction de l'oscillation annuelle du cycle hydrologique, indique une forte production autotrophique par les cyanobactéries dans les Várzea, pendant la période de décrue. A cette saison, un transfert de MO, issue des cyanobactéries et de la dégradation des macrophytes, est également mis en évidence des Várzea vers le fleuve. Toutefois, ces macrophytes, qui utilisent différentes voies de photosynthèse, ne contribuent pas de manière égale au pool de MO et au réseau trophique. Une expérience de dégradation a donc permis de mettre en évidence la dynamique de décomposition de ces macrophytes et le rôle des microorganismes. La caractérisation des sources de MO, leurs variabilités spatiales et saisonnières, les processus de dégradation qui en résultent et leur contribution dans le réseau trophique, indiquent que la MO produite dans les Várzea constitue la source majeure de carbone respiré dans les fleuves et rivières du bassin Amazonien et résulte de la production phytoplanctonique.

ABSTRACT

River ecosystems have a key role in the processes, which control the storage of atmospheric CO₂. However, because of strong spatial and temporal variabilities in the sources of organic matter (OM), their relative contribution to the carbon dynamics of large river ecosystems is not fully understood. The present work aimed to characterize the sources of OM in the central Amazon basin. The fatty acids (FA) and stable carbon and nitrogen isotopic ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) compositions of OM were investigated in five floodplains (locally called Várzea), the Amazon River and four of its main tributaries (Solimões, Negro, Madeira and Tapajós). The OM analyzed includes macrophytes (*Eichornia* sp., *Paspalum repens*, *Pistia stratiotes* and *Salvinia auriculata*), plankton samples, suspended particulate organic matter (SPOM), sediments and soils from the flooded forest. A seasonal characterization of this OM, according to the annual oscillation in the hydrological cycle, indicates a strong autotrophic production from cyanobacteria in Várzea during the drought season. At this season, a transfer of OM, resulting from cyanobacteria and decomposition of macrophytes, has been evidenced from the Várzea to the rivers. However, these plants, which use different pathways of photosynthesis, do not contribute equally to OM and to the food web. Thus, a degradation experiment showed the decomposition dynamics of these macrophytes and the role of micro-organisms. The characterization of OM sources, their spatial and seasonal variabilities, the processes involved in its degradation as well as its utilization by consumers, indicate that the OM produced in Várzea constitute the major source of respired carbon in rivers from the Amazon basin and results from phytoplanktonic production.