

Universidade Federal de Juiz de Fora  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Lúcia Meirelles Lobão

**FATORES REGULADORES DO BACTERIOPLÂNCTON:  
IMPLICAÇÕES NA ESTRUTURA E NAS INTERAÇÕES TRÓFICAS  
PLANCTÔNICAS**

JUIZ DE FORA

2009

Lúcia Meirelles Lobão

**Fatores reguladores do bacterioplâncton: implicações na estrutura e nas interações tróficas planctônicas**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos necessários à obtenção do grau de Mestre em Ecologia Aplicada a Conservação e Manejo de Recursos Naturais.

Orientador: Prof. Dr. Fábio Roland

JUIZ DE FORA

2009

Lobão, Lúcia Meirelles.

Fatores reguladores do bacterioplâncton: implicações na estrutura e nas interações tróficas planctônicas / Lúcia Meirelles Lobão – 2009.  
76 f. : il.

Dissertação (Mestrado em Ecologia)—Universidade Federal de Juiz de Fora, Juiz de Fora, 2009.

1. Ecologia aquática. 2. Ecologia microbiana. I. Título.

CDU 574.4/.5

**Fatores reguladores do bacterioplâncton: implicações na estrutura e nas interações tróficas planctônicas.**

**Lúcia Meirelles Lobão**

Orientador: Prof. Dr. Fábio Roland

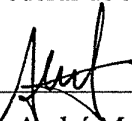
Dissertação apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos para obtenção do Título de Mestre em Ecologia Aplicada ao Manejo e Conservação de Recursos Naturais.

Aprovada em 21 de dezembro de 2009.



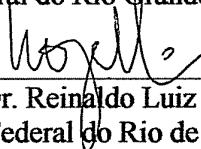
---

Prof. Dr. Fábio Roland  
Universidade Federal de Juiz de Fora - UFJF



---

Prof. Dr. André Megali Amado  
Universidade Federal do Rio Grande do Norte – UFRN



---

Prof. Dr. Reinaldo Luiz Bozelli  
Universidade Federal do Rio de Janeiro - UFRJ

Para as minhas fontes de vida e meu  
‘porto seguro’:  
Mãe, Pai, Mano e Victor...

## AGRADECIMENTOS

Meu especial e eterno agradecimento a todos aqueles que de certa forma contribuíram para a realização deste trabalho e dividiram comigo momentos de buscas, questionamentos, descobertas e conquistas. Muito obrigada:

Ao meu orientador, Fábio Roland, por ter acreditado no meu trabalho, pela paciência durante todo este tempo de convivência, por ter proporcionado inúmeras oportunidades de crescimento profissional e pessoal e por me ensinar a verdadeira ciência.

À Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Vera Huszar pelas contribuições intelectuais e os incentivos ao longo do desenvolvimento do trabalho e ao Dr. Erik Jeppesen por ter me acolhido como parte do “Sø-gruppen”.

Ao Dr. Rodolfo Paranhos por ter facilitado as análises em citometria de fluxo e pela disponibilização de dados. Ao Dr. Marten Scheffer por possibilitar a participação no projeto “SALGA”.

Aos componentes da banca, Prof. Dr. André Amado e Prof. Dr. Reinaldo Bozelli por terem aceitado o convite e pelas contribuições.

Ao laboratório de Imunologia da UFJF, especialmente ao Dr. Henrique Teixeira e ao Caio, pelo apoio e atenção nas análises em citometria de fluxo.

Ao pessoal do Laboratório de Ecologia Aquática (Nathan, Raquel, Luciana, Caíque, Gladson, Felipe, Natália, Simone, Michele, Mariana, Marcela, Rafael P., Rafael M. Anderson, Guilherme D., Guilherme A., Carol) pela ajuda, pelas conversas e por todos momentos compartilhados.

Ao José Carlos por toda atenção durante a realização do mestrado, notas de disciplina, declarações, prazos estendidos e paciência.

Às minhas queridas revisoras (Mariana, Raquel, Carol, Natália, Clara e Priscila), aos construtores de mapas (Felipe e Rafael), aos amigos de coleta e laboratório (Gladson e Caíque), ao salvador do SYTO 13 (Nathan), a mestre em Matlab (Simone), ao “fazedor” de lâminas de bactéria (Guilherme D.) e em especial a minha companheira de ciência, de idéias e de luta (Luciana).

Às minhas amigas extra-laboratório, Clarinha, Marina e Priscila, por toda força durante este período, pelos momentos divididos e por terem se tornado tão especiais e indispensáveis na minha vida.

A toda minha família pelo apoio e amor incondicional. À minha mãe pelo exemplo de fé, força e paciência. Ao meu pai pelo exemplo de responsabilidade, luta e sabedoria de vida.

Ao meu irmão pelo exemplo de profissional e dedicação. A Cássia pelo otimismo e amizade.  
À minha eterna irmã por ter sido a responsável pelos primeiros passos desta jornada.

Ao Victor, pelo apoio, incentivo, compreensão, e acima de tudo pelo carinho e amor.

Finalmente, a Deus por toda luz, força e por todas as portas e janelas abertas durante toda a minha vida.

## RESUMO

As bactérias heterotróficas desempenham um importante papel no fluxo de energia e na ciclagem de matéria dos sistemas aquáticos. Diversos são os fatores que influenciam esta comunidade e suas interações no plâncton, dentre eles: temperatura, nutrientes, qualidade da matéria orgânica e predação. Apesar das bactérias terem se tornado foco de muitos estudos após o advento do conceito da alça microbiana, ainda há muito para se responder sobre a ecologia desta comunidade, especialmente em sistemas tropicais. A presente dissertação tem como objetivo estudar os fatores reguladores do bacterioplâncton e suas implicações na estrutura e nas interações tróficas planctônicas em sistemas tropicais, subtropicais e temperados. O trabalho consta de três diferentes vertentes da ecologia do bacterioplâncton, tendo como objetivos específicos: (1) avaliar a relação entre o bacterioplâncton e o fitoplâncton nos sistemas tropicais e comparar com padrões estabelecidos para os sistemas temperados, (2) descrever a dinâmica do bacterioplâncton, sua relação com a comunidade fitoplanctônica e os fatores abióticos em dois lagos rasos temperados caracterizados pela flutuação na cobertura de macrófitas e, (3) estudar a estrutura trófica microbiana ao longo de gradiente latitudinal e verificar os fatores direcionadores desta cadeia. A relação entre as bactérias e o fitoplâncton é fraca nos sistemas tropicais, dependendo do tipo de sistema aquático, de suas características hidrológicas, temperatura e estado trófico. As macrófitas aquáticas influenciam na dinâmica bacteriana através da inibição da comunidade fitoplanctônica ou pela excreção de carbono orgânico. Em geral, fatores locais como disponibilidade de carbono orgânico, nutrientes e presença de predadores são suficientes para determinar a estrutura da cadeia trófica microbiana. Esta dissertação possibilitou a geração de dados e discussões que contribuem para a literatura acerca da ecologia bacteriana em sistemas tropicais e temperados. Além disso, os resultados sugerem que independentemente da região climática, a temperatura, os nutrientes e as características de cada sistema (cobertura de macrófitas, predação, regime hidrológico) em conjunto direcionam a comunidade bacteriana nos sistemas aquáticos.

Palavras-chave: Bacterioplâncton. Interações. Estrutura trófica microbiana.



## ABSTRACT

Bacterioplankton plays an important role on energy flux and biogeochemistry cycles in aquatic systems. Several factors affect the bacterioplankton in aquatic systems, such as temperature, nutrients, organic matter, grazing and macrophytes. Although bacterioplankton has been the focus of many studies since the advents of microbial loop concept, there is still a lot to answer about bacteria community ecology. The aim is to investigate drive factors of bacterioplankton and implications for the plankton structure and trophic interactions in tropical, subtropical and temperate waters. This present study has three specific goals: (1) to assess the relationship between bacterioplankton and phytoplankton in tropical systems and compare with the well-studied temperate systems (2) to describe the dynamics of bacterioplankton, its relationship with phytoplankton and abiotic factors in two shallow temperate lakes characterized by fluctuation in coverage macrophytes and (3) to study microbial trophic structure and driver factors of microbial food web along latitudinal gradient. Relationship between bacterioplankton and phytoplankton was weak in Brazilian systems depending on the type of aquatic systems and its hydrological characteristics temperature and trophic status. Macrophytes can influence the dynamics of bacteria by inhibiting the phytoplankton community or directly by the excretion of organic carbon. In general, local factors such as availability of organic carbon, nutrients and predators influence microbial trophic structure instead of gradient latitudinal. This work supplied data and discussion which will contribute to the literature about ecology of bacterioplankton in tropical and temperate systems. Furthermore, the results suggest that temperature, nutrients and characteristics of each system (coverage of macrophytes, grazing, hydrological regime) drive bacterial community in aquatic systems, regardless of climate region.

Keywords: Bacterioplankton. Plankton relationships. Microbial structure.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Esquema 1: Classificação planctônica baseada no nicho ecológico e na classe de tamanho...	14
Mapa 1: Mapa e localização do Brasil destacando as regiões hidrográficas e os pontos de amostragem.....	23
Mapa 2: Localização geográfica dos lagos Væng e Stigsholm (Dinamarca).....	25
Mapa 3: Localização de 83 lagos rasos distribuídos ao longo da América do Sul.....	27
Gráfico 1: Comparação entre os métodos de estimativa da abundância bacteriana.....	29
Esquema 2: Modelo conceitual das vias de influência de temperatura e macrófitas sobre bacterioplâncton.....	33
Gráfico 2: Distribuição das comunidades bacteriana e fitoplanctônica, e dos nutrientes nos diferentes tipos de sistemas brasileiros.....	35
Quadro 1: Relações entre o bacterioplâncton e o fitoplâncton nos diferentes sistemas.....	37
Gráfico 3: Comparação entre a relação bactéria-fitoplâncton determinada neste estudo e relações observadas em sistemas temperados.....	39
Gráfico 4: Distribuição das variáveis bióticas e abióticas no lago Lago Væng e no Lago Stigsholm.....	44
Gráfico 5: Relações entre o bacterioplâncton e a concentração de clorofila-a nos lagos Væng e Stigsholm.....	46
Gráfico 6: Relação entre a razão biomassa bacteriana:clorofila-a (BB:Cl-a) e a porcentagem de volume do lago ocupado por macrófitas nos Lagos Stigsholm e Væng.....	47
Esquema 3: Análise de trilha para o lago Stigsholm e para o lago Væng.....	49
Gráfico 7: Distribuição das variáveis abióticas das cinco regiões climáticas da América do Sul.....	52
Gráfico 8: Distribuição das variáveis bióticas nas cinco regiões climáticas da América do Sul.....	53
Gráfico 9: Distribuição das razões biomassa bacteriana:clorofila-a e abundância bacteriana:abundância de flagelados nas cinco regiões climáticas da América do Sul.....	54

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1	Características morfométricas, químicas e biológicas dos lagos Væng e Stigsholm.....	24
Tabela 2	Características morfométricas, biológicas, químicas e físicas de 83 lagos amostrados na América do Sul.....	26
Tabela 3	Mediana, média e erro padrão das variáveis amostradas nos sistemas brasileiros.....	34
Tabela 4	Relação entre o bacterioplâncton e o fitoplâncton nos diferentes tipos de sistemas brasileiros e por estado trófico.....	38
Tabela 5	Regressões múltiplas entre a comunidade bacteriana e as variáveis biológicas e abióticas amostradas nos sistemas brasileiros.....	40
Tabela 6	Revisão da literatura sobre regressões entre abundância bacteriana (AB) e abundância fitoplanctônica (AF) ou clorofila-a (Cl-a) em sistemas aquáticos distribuídos em todo mundo.....	42
Tabela 7	Regressões múltiplas entre clorofila-a, fósforo total (PT) e macrófitas (macr.) nos Lagos Stigsholm e Væng.....	43
Tabela 8	Comparação entre as médias das variáveis físicas, químicas e biológicas nos períodos dominados por macrófitas e nos períodos sem macrófitas.....	45
Tabela 9	Regressões simples e múltiplas entre abundância bacteriana, biomassa bacteriana e as variáveis biológicas e abióticas.....	48
Tabela 10	Análise de trilha da biomassa bacteriana vs. variáveis explicativas.....	50
Tabela 11	Correlação de Spearman entre as razões biomassa bacteriana:clorofila-a (BB:Cl-a) e abundância bacteriana:abundância flagelado (AB:AF) e os fatores locais.....	55
Tabela 12	Modelos de regressão múltipla entre as razões BB:Cl-a e AB:AFlag e variáveis físicas, químicas, biológicas e climáticas de 83 lagos da América do Sul.....	56

## LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AB	abundância bacteriana
AC	abundância de ciliados
AF	abundância fitoplanctônica
AFlag	abundância de flagelados
BB	biomassa bacteriana
CIA	Critério de Informação de Akaike
Cl-a	clorofila-a
COD	carbono orgânico dissolvido
DAPI	4'6 diamidina-2-fenilindole, 4-dihidrocloro
Eutro	eutrófico
GLS	Generalized Least-Square
Hiper	hipertrófico
LC	lagoas costeiras
LI	lagos de inundação
Macr.	macrófitas
Meso	mesotrófico
NID	nitrogênio inorgânico dissolvido
NT	nitrogênio total
Oligo	oligotrófico
PSR	fósforo solúvel reativo
PT	fósforo total
PVI	porcentagem do volume do lago infestado por macrófitas
RES	reservatórios
TR	tempo de residência

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO</b> .....	13
1.1 CONTEXTUALIZAÇÃO.....	13
1.2 O BACTERIOPLÂNCTON.....	14
1.3 PARTICIPAÇÃO BACTERIANA NOS SISTEMAS AQUÁTICOS.....	15
1.4 INTERAÇÕES ENTRE O BACTERIOPLÂNCTON E O FITOPLÂNCTON.....	17
1.5 BACTERIOPLÂNCTON E MACRÓFITAS.....	18
1.6 CADEIA TRÓFICA MICROBIANA E GRADIENTE LATITUDINAL.....	19
<b>2 OBJETIVOS</b> .....	21
<b>3 MÉTODOS</b> .....	22
3.1 ÁREA DE ESTUDO E AMOSTRAGEM.....	22
3.1.1 Interações entre o bacterioplâncton e o fitoplâncton.....	22
3.1.2 Bacterioplâncton e macrófitas.....	24
3.1.3 Cadeia trófica e gradiente latitudinal.....	25
3.2 ANÁLISE DAS AMOSTRAS.....	27
3.2.1 Interações entre o bacterioplâncton e o fitoplâncton.....	27
3.2.2 Bacterioplâncton e macrófitas.....	29
3.2.3 Cadeia trófica e gradiente latitudinal.....	30
3.3 ANÁLISE DOS DADOS.....	31
3.3.1 Interações entre o bacterioplâncton e fitoplâncton.....	31
3.3.2 Bacterioplâncton e macrófitas.....	32
3.3.3 Cadeia trófica e gradiente latitudinal.....	33
<b>4 RESULTADOS</b> .....	34
4.1 INTERAÇÕES ENTRE O BACTERIOPLÂNCTON E O FITOPLÂNCTON.....	34
4.2 BACTERIOPLÂNCTON E MACRÓFITAS.....	43
4.3 CADEIA TRÓFICA MICROBIANA E GRADIENTE LATITUDINAL.....	50
<b>5 DISCUSSÃO</b> .....	57
5.1 PANORAMA GERAL.....	57
5.2 INTERAÇÕES ENTRE O BACTERIOPLÂNCTON E O FITOPLÂNCTON.....	57
5.3 BACTERIOPLÂNCTON E MACRÓFITAS.....	61
5.4 CADEIA TRÓFICA MICROBIANA E GRADIENTE LATITUDINAL.....	63
<b>6 CONCLUSÕES</b> .....	66
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	67

# 1 INTRODUÇÃO

## 1.1 CONTEXTUALIZAÇÃO

Nesta dissertação busca-se repostas para a melhor compreensão da ecologia do bacterioplâncton sob uma visão global, em estudos de larga escala espacial e/ou temporal. Os estudos que constam neste documento são um agrupamento de projetos desenvolvidos nas regiões tropicais e temperadas.

A dissertação é dividida em três diferentes tópicos de acordo com os objetivos específicos, sendo: interação entre o bacterioplâncton e o fitoplâncton; influência das macrófitas sobre a comunidade bacteriana e distribuição da comunidade microbiana ao longo de um gradiente latitudinal.

A primeira parte foi desenvolvida a partir de dados de três projetos; Brasil das Águas, Balanço de Carbono nos Reservatórios de FURNAS Centrais Elétricas S.A. e “South America Lakes Gradient Analyses”. Dados dos dois últimos projetos são correspondentes a trabalhos desenvolvidos desde Iniciação Científica e os dados do projeto Brasil das Águas foram gentilmente fornecidos G. Moss, Dr D. Abe and Dr J. G. Tundisi.

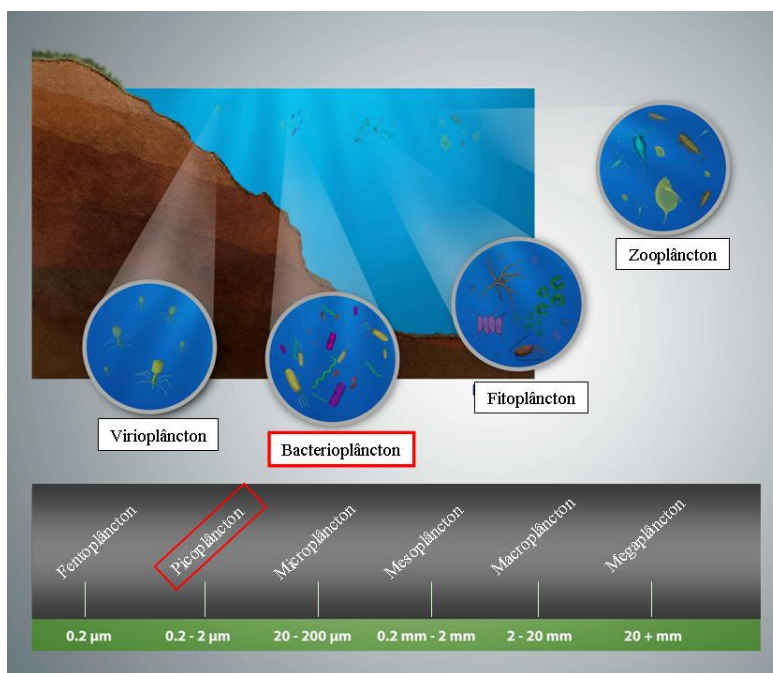
Aliado ao interesse pela comparação entre padrões encontrados em sistemas tropicais e temperados e a influência de comunidades aquáticas sobre o bacterioplâncton e suas interações, surgiu a oportunidade de estágio como pesquisadora no National Environmental Research Institute (NERI), Universidade de Aarhus na Dinamarca. O estágio foi realizado de maio a julho de 2008 sob orientação do Dr. Erik Jeppesen. Durante este período foram analisadas amostras e processados dados, que possibilitaram o desenvolvimento da segunda parte da dissertação, influência de macrófitas sobre o bacterioplâncton.

Ainda, a participação no projeto South America Lakes Gradient Analyses (SALGA) permitiu a elaboração da 3ª parte desta dissertação. Tal projeto foi feito através da parceria entre a Universidade de Wageningen (Holanda) e Institutos da América do Sul como, a Universidade Federal de Juiz de Fora, Universidade Federal do Rio de Janeiro, entre outros. Neste projeto foram amostrados 83 lagos localizados ao longo da América do Sul, sendo que a UFJF foi a responsável pelas análises de microrganismos.

Pretende-se que a divulgação desta dissertação seja feita em 3 artigos de periódicos indexados. Destes, já foi submetido o artigo correspondente à primeira parte da dissertação.

## 1.2 O BACTERIOPLÂNCTON

As bactérias são microrganismos procariontes encontrados nos mais diversos habitats da Terra, sendo numericamente abundantes nos sistemas aquáticos continentais e marinhos. Estima-se que sua abundância em regiões pelágicas chega a níveis de  $10^2$  a  $10^8$  células  $\text{ml}^{-1}$  (SINGEE, 2005). A maioria das células bacterianas possui o tamanho entre  $0,2\text{-}2\mu\text{m}$  (picoplâncton), porém algumas são menores que  $0,2\mu\text{m}$  (fentoplâncton) e outras conseguem chegar ao tamanho do nanoplâncton ( $2\text{-}20\mu\text{m}$ , Esquema 1). Apesar do pequeno tamanho, elas são amplamente diversas em sua morfologia, metabolismo, genética e função ecológica (SINGEE, 2005).



Esquema 1: Classificação planctônica baseada no nicho ecológico e na classe de tamanho. Em destaque (retângulos vermelhos) o bacterioplâncton e a classe de tamanho a qual as bactérias pertencem. Esquema modificado de Soares e colaboradores (no prelo).

A diversidade metabólica das bactérias é um importante aspecto no ambiente aquático e reflete os seus diferentes papéis no ecossistema. A principal divisão metabólica considera a fonte de carbono celular; sendo autotróficas aquelas que obtêm o carbono pela redução do  $\text{CO}_2$  e heterotróficas as que o obtêm pela redução de substâncias orgânicas (KALFF, 2001). As bactérias heterotróficas estão entre os três principais grupos de procariontes dos sistemas aquáticos, diferenciando das cianobactérias pela nutrição heterotrófica, ou seja, pela

dependência nutricional da matéria orgânica sintetizada por outros organismos (SINGEE, 2005). Elas ainda podem ser divididas de acordo com a fonte de energia utilizada na oxidação da matéria orgânica (quimiossintetizantes ou fotossintetizantes) e pela fonte de elétrons necessária ao crescimento (organotróficas ou litotróficas - KALFF, 2001).

Diversos fatores controlam a comunidade bacteriana nos sistemas aquáticos. A qualidade do substrato orgânico, por exemplo, atua diretamente no crescimento e na respiração bacteriana (DEL GIORGIO e COLE, 1998). Associado ao substrato orgânico, a disponibilidade de nutrientes inorgânicos também influencia no crescimento e nas interações do bacterioplâncton (CURRIE, 1990). A temperatura é outro fator que regula diretamente o metabolismo bacteriano, sendo que altas temperaturas estimulam o crescimento desta comunidade (WHITE *et al.*, 1991). Além destes, a predação por protozoários e metazoários (PACE *et al.*, 1990) e a infecção viral (FUHRMAN, 1999) ajudam a controlar a comunidade bacteriana nos sistemas aquáticos. É importante lembrar que estes fatores atuam em conjunto nos ecossistemas.

### 1.3 PARTICIPAÇÃO BACTERIANA NOS SISTEMAS AQUÁTICOS

Cadeia trófica é um dos mais fundamentais conceitos da ecologia, tendo sido introduzido na década de 20 (ELTON, 1927). Contudo, o papel dos microrganismos dentro da organização trófica foi reconhecido somente após o trabalho de Lindeman (1942), sendo que as bactérias foram um dos primeiros microrganismos considerados pelo seu papel na cadeia trófica microbiana (POMEROY *et al.*, 2007). Hoje, são conhecidos diferentes caminhos de participação bacteriana no ciclo do carbono e dos nutrientes: produção de biomassa (produção secundária), composição da cadeia trófica microbiana, decomposição e remineralização dos nutrientes.

A inclusão das bactérias na cadeia trófica microbiana foi primeiramente proposta por Pomeroy (1974) e, posteriormente, desenvolvida por Azam e colaboradores (1983). Ambos propuseram a existência de múltiplos níveis tróficos (bactérias, flagelados e ciliados) na comunidade microbiana e delinearam importantes implicações para a cadeia trófica e os ciclos biogeoquímicos. Esta estrutura trófica foi denominada como alça microbiana (AZAM *et al.*, 1983) e enfatiza o papel das bactérias na absorção e recuperação da matéria orgânica dissolvida e na transferência para níveis superiores. A alça microbiana é considerada em muitos sistemas como o principal caminho para o fluxo de energia (WEISSE, 1989; COTNER e BIDDANDA, 2002), mas em outros a importância desta via tem sido questionada. Tal fato



deve-se a utilização da matéria orgânica terrestre (alóctone) como subsídio para níveis tróficos superiores e para a respiração bacteriana, sendo apenas uma pequena parte do carbono bacteriano transferido ao longo da cadeia trófica (COLE *et al.*, 2006).

Estima-se que o total de carbono celular dos procariontes em todo globo terrestre seja de 3,5 a 5,5 x 10<sup>17</sup> g, correspondendo a cerca de 60% do carbono estimado para plantas (WHITMAN *et al.*, 1998), o que mostra a importância dos microrganismos no ciclo e estoque deste elemento nos ecossistemas. A eficiência com que as bactérias convertem a matéria orgânica para a biomassa informa a quantidade de carbono que pode passar através delas para níveis tróficos superiores. Esta eficiência é resultado do balanço entre a produção e a respiração bacteriana, variando extremamente entre os sistemas aquáticos. Geralmente, uma fração muito pequena (< 30%) da matéria orgânica é convertida para biomassa bacteriana, considerando quase todas as fontes de carbono (DEL GIORGIO e COLE, 1998). Entretanto, quando considerado a matéria orgânica excretada pelo fitoplâncton os valores de eficiência bacteriana podem ser superiores a 50% (COLE *et al.*, 1988; DEL GIORGIO e COLE, 1998).

As interações planctônicas dirigem todo fluxo de energia dentro da cadeia trófica microbiana, sendo que o bacterioplâncton é o principal componente de muitas destas interações. A interação entre as bactérias e o fitoplâncton tornou-se foco de muitos estudos após a introdução do termo “fiosfera” (COLE *et al.*, 1982). Análogo ao termo rizosfera em ambientes terrestres, ele considera o ambiente ao redor da alga em que outros microrganismos podem ser influenciados por produtos fitoplanctônicos. As bactérias utilizam preferencialmente a matéria orgânica proveniente do fitoplâncton (KRITZBERG *et al.*, 2005), ocasionando uma positiva relação entre estas comunidades (COLE *et al.*, 1988; JEPPESEN *et al.*, 1997; SARMENTO *et al.*, 2008). Por outro lado, em alguns sistemas estes microrganismos podem competir por nutrientes, uma vez que utilizam os mesmos recursos (BRETT *et al.*, 1999).

Outra importante relação planctônica, na qual as bactérias estão envolvidas, é a predação. Baseado em resultados de um simples modelo da cadeia trófica microbiana, Sanders e colaboradores (1992) estabeleceram que em alguns sistemas a relação de predação é mais importante no controle da abundância bacteriana do que a limitação dos nutrientes. Os nanoflagelados heterotróficos são considerados os principais predadores das bactérias (WEISSE *et al.*, 1990). No entanto, em alguns sistemas ciliados são extremamente abundantes e podem ser potenciais reguladores da comunidade bacteriana (ZINGEL *et al.*, 2006). Embora não seja abordado nesta dissertação, o virioplâncton é um importante componente dos sistemas aquáticos e também interage com as bactérias, causando sua lise celular. Estima-se

que entre 10 e 20% das bactérias heterotróficas podem sofrer lise celular diariamente nos sistemas aquáticos (COTTRELL e SUTTLE, 1995). Os vírus também influenciam o crescimento bacteriano através da liberação de carbono orgânico dissolvido, que ocorre durante o rompimento das células (FUHRMAN, 1999).

#### 1.4 INTERAÇÕES ENTRE O BACTERIOPLÂNCTON E O FITOPLÂNCTON

A produção bacteriana é subsidiada pela matéria orgânica dissolvida autóctone e alóctone. Todavia as bactérias utilizam preferencialmente a matéria orgânica originada do fitoplâncton (autóctone) para produção de biomassa (KRITZBERG *et al.*, 2005). Tal fato ocorre porque as moléculas fixadas pelo fitoplâncton são menos refratárias do que aquelas provenientes do ambiente terrestre (alóctone). Considera-se como moléculas refratárias aquelas mais complexas e de maior peso molecular, cuja decomposição é lenta; como moléculas semi-lábeis as que são remineralizadas em meses ou anos e, como moléculas lábeis as que retornam ao sistema em horas ou dias (CARLSON e DUCKLOW, 1995). Em alguns sistemas, moléculas refratárias, como as substâncias húmicas, podem ser importantes fontes de energia para as bactérias (AMADO *et al.*, 2006), mas parte considerável do que é absorvido por elas é perdido na respiração microbiana (FARJALLA *et al.*, 2009a).

A dependência bacteriana sobre o carbono autóctone tem sido evidenciada pelas relações positivas entre o fitoplâncton e o bacterioplâncton (BIRD e KALFF, 1984; STEWART e FRITSEN, 2004), indicando que o crescimento bacteriano é diretamente estimulado pelo fitoplâncton (COLE *et al.*, 1988; JEPPESEN *et al.*, 1997). Esta relação tem sido foco de debates na literatura (LEE e BONG, 2008; SARMENTO *et al.*, 2008; STENUITE *et al.*, 2009) e os parâmetros matemáticos estimados desta relação, coeficiente de inclinação e intercepto-y, descrevem importantes parâmetros ecológicos. A proporção do carbono fitoplanctônico assimilado pelas bactérias é estimado pelo coeficiente de inclinação das equações das regressões entre estas comunidades (CURRIE, 1990) e o intercepto-y indica a abundância bacteriana subsidiada por unidade de biomassa fitoplanctônica (SIMON *et al.*, 1992).

A força de interação entre as bactérias e o fitoplâncton varia com a importância das fontes de carbono autóctone e alóctone, e com a disponibilidade de nutrientes nos sistemas. Relações fortes e positivas geralmente são encontradas em sistemas com alta produtividade, onde o carbono disponível para as bactérias é principalmente autóctone (DEL GIORGIO *et al.*, 1997), enquanto que relações fracas têm sido encontradas em sistemas menos produtivos e

em sistemas com grande carga de material alóctone (DEL GIORGIO e PETERS, 1994; FINDLAY *et al.*, 1991). A matéria orgânica alóctone é uma fonte de energia alternativa para as bactérias que enfraquece a relação entre esta comunidade e o fitoplâncton e possibilita que a respiração bacteriana exceda a produção fitoplanctônica (KARLSSON *et al.*, 2002).

Contudo, a relação positiva entre bactérias e fitoplâncton não é necessariamente resultado da dependência bacteriana pelo carbono fitoplanctônico. Além disso, em alguns sistemas, a grande carga de nutrientes (nitrogênio e fósforo) pode estimular o crescimento de ambas as comunidades (BRETT *et al.*, 1999; CURRIE, 1990), resultando em uma covariação de crescimento. Em ambientes caracterizados por baixas concentrações de nutrientes, as bactérias e o fitoplâncton podem competir, acarretando uma relação negativa entre eles (CARR *et al.*, 2005).

A predação é outro fator que afeta esta relação e geralmente enfraquece sua dependência (JEPPESEN *et al.*, 1997). A abundância bacteriana é principalmente afetada por protozoários, metazoários (PACE *et al.*, 1990) e por infecção viral (FUHRMAN, 1999) com intensidades variáveis dependendo do sistema. Águas mais quentes são caracterizadas pela dominância de zooplâncton pequeno e alta abundância de rotíferos, ciliados e nanoflagelados, o que ocasiona o aumento da predação sobre o bacterioplâncton (CRISMAN e BEAVER, 1990; JEPPESEN *et al.*, 2007).

## 1.5 BACTERIOPLÂNCTON E MACRÓFITAS

Apesar da preferência bacteriana pelo carbono fitoplanctônico, em sistemas oligotróficos e húmicos, altas taxas de respiração em relação à produção primária sugerem a presença de outras fontes externas de carbono orgânico para as bactérias (KRITZBERG, *et al.*, 2005). Da mesma forma, em lagos rasos a alta produção litorânea somada à presença de macrófitas submersas contribui para o enfraquecimento da relação entre as bactérias e as algas (JEPPESEN *et al.*, 1992). As macrófitas são vegetais que durante a evolução retornaram do ambiente terrestre para o aquático, habitando desde brejos até ambientes verdadeiramente aquáticos (ESTEVES, 1998).

De maneira geral, os lagos rasos são caracterizados por dois estados alternativos de equilíbrio: o estado claro dominado por macrófitas e o estado turbido com pouca macrófita e dominado pelo fitoplâncton (SCHEFFER *et al.*, 1998). Sistemas com pouco nutriente geralmente possuem poucas plantas. O moderado aumento de nutrientes proporciona crescimento de macrófitas aquáticas e plantas que podem cobrir todo o lago. Contudo, o

elevado aporte de nutrientes também desencadeia o aumento da biomassa fitoplanctônica. As mudanças entre estes dois estados, claro e turbido, geralmente são abruptas e não existe um nível crítico de nutrientes para manter um destes estados ou fatores como tamanho do lago, profundidade e clima que possam afetar o equilíbrio (SCHEFFER e VAN NESS, 2007).

As macrófitas submersas exercem um efeito negativo sobre a comunidade fitoplanctônica devido a diversos mecanismos como redução de nutrientes, disponibilidade de luz, e excreção de substâncias alelopáticas (SCHEFFER *et al.*, 1993). Tal efeito tem sido descrito para cobertura de macrófitas entre 3% e 100% (HIL e GROSS, 2008). O efeito das macrófitas sobre as algas não é necessariamente refletido sobre o bacterioplâncton, uma vez que este é capaz de utilizar a matéria orgânica excretada pelas plantas e perifíton (ROONEY e KALF, 2003a).

Poucos estudos têm considerado o papel das macrófitas como fatores causadores do enfraquecimento da relação entre as bactérias e o fitoplâncton. Contudo, as macrófitas aquáticas influenciam o metabolismo bacteriano diretamente através do aporte de carbono orgânico dissolvido (JEPPESEN *et al.*, 1997) e indiretamente pela inibição do crescimento fitoplanctônico e aumento da predação bacteriana (JÜRGENS e JEPPESEN, 1998). As macrófitas aquáticas podem atuar como refúgio para o zooplâncton contra predadores e aumentar a pressão de predação sobre o fitoplâncton, bacterioplâncton e protistas (JEPPESEN *et al.*, 2002). Conseqüentemente, a predação do macrozooplâncton é maior em densas coberturas de macrófitas do que na ausência de vegetação, onde a predação de nanoflagelados predomina (JEPPESEN *et al.*, 2002).

## 1.6 CADEIA TRÓFICA MICROBIANA E GRADIENTE LATITUDINAL

A comunidade microbiana envolve um arranjo de procariontes e eucariontes autotróficos, heterotróficos e mixotróficos que juntos compreendem a cadeia trófica microbiana (SHERR e SHERR, 2000). Os flagelados heterotróficos são os principais predadores das bactérias (GASOL, 1995), sendo que a magnitude de relação entre eles varia de acordo com estado trófico dos sistemas (GASOL e VAQUÉ, 1993). Entretanto, nos sistemas onde há alta abundância de ciliados, a predação destes organismos sobre as bactérias pode ser predominante (ZINGEL, 2006). A interação entre os organismos autotróficos e heterotróficos também é um importante componente da cadeia trófica microbiana, uma vez que as bactérias utilizam preferencialmente o carbono proveniente do fitoplâncton (KRITZBERG, *et al.*, 2005), como já descrito na seção anterior.

Entre os fatores que podem alterar a estrutura da cadeia trófica microbiana, nutrientes (ANDERSON *et al.*, 2006) e predação do zooplâncton (AGASILD e NÖGES, 2005); a temperatura e as variações climáticas podem ser fatores importantes (STRAILE *et al.*, 2003). Tal fato é considerado dentro da teoria metabólica da ecologia, a qual explica a complexa variação espacial e temporal da estrutura e dinâmica dos ecossistemas como consequência, em parte, do metabolismo biológico (BROWN, 2004). Muitos processos biológicos, semelhante ao crescimento e produção dos microrganismos estão relacionados à temperatura (SAVAGE *et al.*, 2004). Em um estudo experimental realizado na Dinamarca o aumento da temperatura não resultou em alterações na abundância de bactérias, picofitoplâncton e flagelados, mas alterou substancialmente os processos biológicos, implicando que as alterações climáticas são importantes para a estrutura da cadeia microbiana aquática (CHRISTOFFERSEN *et al.*, 2006).

Dentro deste contexto, estudar a estrutura trófica em um gradiente latitudinal torna-se interessante para avaliar a influência da temperatura e das variações climáticas sobre as comunidades microbianas. O continente Sul Americano é constituído por um vasto número de lagos rasos distribuídos ao longo de amplo gradiente latitudinal, sendo uma área ideal para estudar os padrões geográficos e climáticos da estrutura trófica nos sistemas aquáticos.

O papel das bactérias nos sistemas aquáticos tornou-se foco de muitos estudos após a introdução do conceito da alça microbiana (AZAM *et al.*, 1983, SHERR e SHERR, 2007). Sabe-se que o bacterioplâncton desempenha importantes funções no plâncton, principalmente, na ciclagem e estoque de carbono nos ecossistemas (DEL GIORGIO *et al.*, 1997), variando sua importância de acordo com a concentração de nutrientes, temperatura e qualidade da matéria orgânica. Contudo, a magnitude da contribuição bacteriana para transferência de energia ao longo da cadeia trófica é ainda incerta (COLE *et al.*, 2006). Além disso, a maior parte dos estudos sobre a ecologia do bacterioplâncton foi desenvolvida em sistemas temperados, nos quais se espera uma relevante influência da temperatura sobre esta comunidade (JEPPesen *et al.*, 1997; APPLE *et al.*, 2008). Portanto, ainda há vários questionamentos sobre a ecologia, o papel e as interações do bacterioplâncton nos sistemas aquáticos, especialmente em sistemas tropicais.

## 2 OBJETIVOS

Embora muitos fatores sobre a ecologia bacteriana tenham sido apresentados, pouco ainda se sabe sobre as interações bacterianas com o plâncton e outras comunidades aquáticas nos trópicos, e poucos estudos comparam os padrões encontrados nas regiões tropicais com os padrões da região temperada. Portanto, o objetivo geral desta dissertação é identificar os fatores reguladores do bacterioplâncton e suas implicações na estrutura e nas interações tróficas planctônicas em diversos sistemas aquáticos, localizados em diferentes regiões climáticas.

Desta forma três objetivos específicos foram delineados:

- i - Investigar a relação entre a abundância bacteriana e o fitoplâncton em sistemas tropicais e avaliar as diferenças entre os padrões de relação estabelecidos para sistemas temperados.
- ii - Avaliar a influência das macrófitas aquáticas sobre a dinâmica das bactérias pelágicas e sobre sua relação com a comunidade fitoplanctônica e os fatores abióticos em dois lagos rasos temperados.
- iii - Estudar a distribuição e as relações entre os componentes da alça microbiana (fitoplâncton, bactérias heterotróficas, flagelados e ciliados) em lagos localizados ao longo gradiente latitudinal.

As principais hipóteses levantadas são:

- a heterogeneidade de sistemas e a dominância de rios no Brasil enfraquece a relação entre o bacterioplâncton e o fitoplâncton;
- a presença de macrófitas aquáticas nos sistemas altera a estrutura da comunidade microbiana e indiretamente regula o bacterioplâncton, sendo que períodos dominados por macrófitas apresentam menores valores de abundância e biomassa bacteriana;
- a distribuição da comunidade microbiana, bactérias, fitoplâncton e protozoários, é influenciada pela alteração da temperatura.

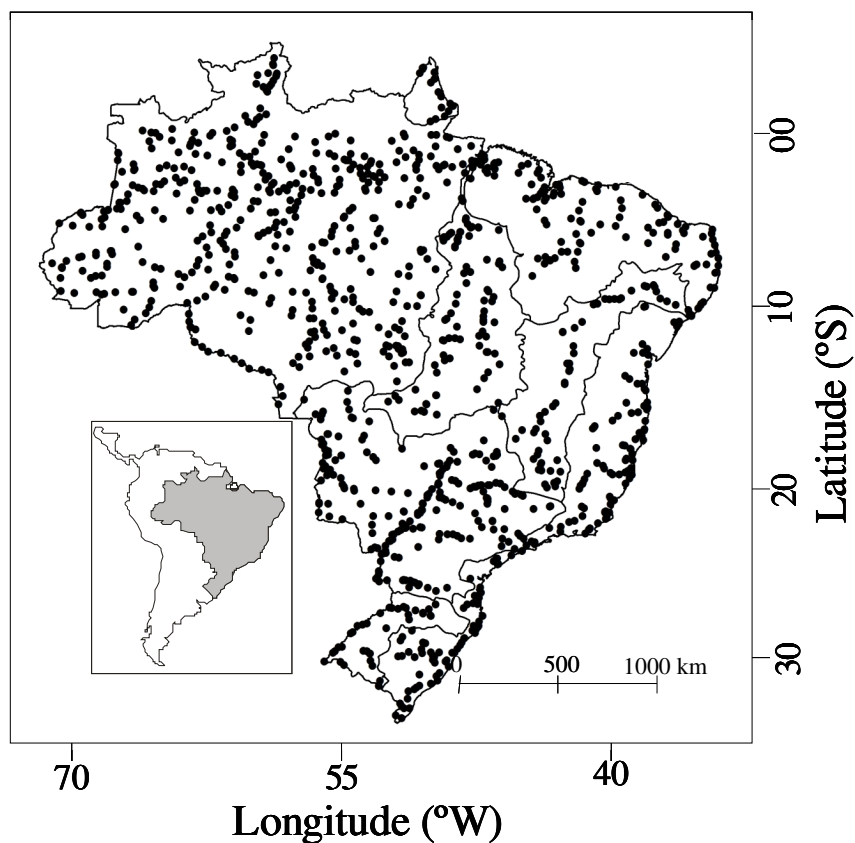
### 3 MÉTODOS

#### 3.1 ÁREA DE ESTUDO E AMOSTRAGEM

##### 3.1.1 Interações entre o bacterioplâncton e o fitoplâncton

O Brasil possui 12% do total de água doce do mundo, distribuída em 12 regiões hidrográficas (Região do Amazonas, R. do Nordeste Ocidental, R. do Parnaíba, R. do Nordeste Oriental, R. do São Francisco, R. do Tocantins, R. do Paraguai, R. do Paraná, R. Costeira Sudeste, R. Costeira do Leste, R. Costeira Sul e R. do Uruguai), sendo a Região Amazônica detentora da maior bacia fluvial do globo terrestre. Os sistemas brasileiros - rios, reservatórios e lagos - são utilizados para diversas finalidades como; recreação, paisagismo, abastecimento de água, transporte e pesca. Boa parte dos rios e lagos brasileiros estão comprometidos pela queda da qualidade de água devido à contaminação por metais, agrotóxicos, lixo, esgotos industriais e domésticos.

Entre os anos de 1999 e 2007 foram amostrados diferentes sistemas aquáticos ao longo de todo Brasil, de 04°21'46"N a 33°29'53"S (Mapa 1), variando em estado trófico e concentração de carbono orgânico dissolvido. Os dados foram obtidos a partir de 1644 amostras, coletadas em rios (890 amostras), reservatórios (529), lagos de inundação (131) e lagoas costeiras (94). Amostras de abundância bacteriana, abundância fitoplanctônica, concentração de clorofila-a e nutrientes (carbono, nitrogênio e fósforo) foram coletadas na subsuperfície da região pelágica dos sistemas. Os rios e lagoas costeiras foram amostrados em apenas um período sazonal (uma amostra por sistema) enquanto que, as coletas nos reservatórios foram realizadas em diferentes períodos; pré-chuva, pós-chuva e seca. As amostras dos lagos de inundação foram coletadas de acordo com o pulso de inundação Amazônico (cheia, águas altas, vazante e águas baixas).



Mapa 1: Mapa e localização do Brasil destacando as regiões hidrográficas e os pontos de amostragem: as linhas dentro do mapa representam as regiões hidrográficas e os círculos pretos os pontos de amostragem.

Parte das amostras foi fixada com formalina (564), concentração final 2%, para contagem da abundância bacteriana sobre microscopia de fluorescência. O restante das amostras (1080) foi fixado com paraformaldeído estéril, concentração final 2%, colocado no nitrogênio líquido e armazenado a  $-80^{\circ}\text{C}$  até a contagem das células bacterianas pelo método de citometria de fluxo. As amostras para determinação da abundância fitoplanctônica foram fixadas com solução de lugol acético. Já as amostras para análises dos nutrientes e os filtros para estimativa de clorofila-a foram preservados a  $-40^{\circ}\text{C}$ .

A abundância bacteriana ( $10^6$  células  $\text{ml}^{-1}$ ) foi estimada em todas as amostras. A abundância fitoplanctônica (ind.  $\text{ml}^{-1}$ ) foi determinada em 1103 amostras, e a concentração de clorofila-a ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ), em 385 amostras. Adicionalmente, foi determinada a concentração de carbono orgânico dissolvido (COD) em 1487 amostras, nitrogênio inorgânico dissolvido (NID) em 1384 amostras e fósforo solúvel reativo (PSR) em 1420 amostras.



### 3.1.2 Bacterioplâncton e macrófitas

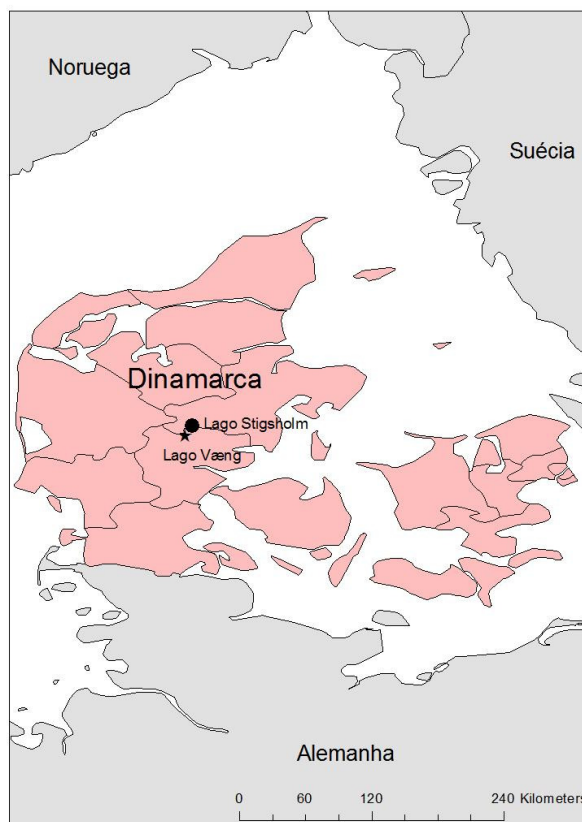
A influência das macrófitas sobre o bacterioplâncton foi avaliada em dois lagos rasos da Dinamarca, caracterizados por um reduzido tempo de residência da água e por flutuações na cobertura de macrófitas (Mapa 2). O Lago Væng foi biomanipulado em 1986 e 1987 tendo seu estoque de peixe (*Abramis brama* e *Rutilus rutilus*) reduzido em 50% ao longo deste período. Devido a esta remoção, a profundidade do Secchi aumentou de 0,7 m para 1,8 m aproximadamente. O lago possui uma densa cobertura de macrófitas, principalmente *Elodea canadensis*. O Lago Stigsholm tem apresentado por décadas flutuações entre o estado claro (rico em macrófitas) e o estado turbido (SØNDERGARD *et al.*, 1998). A espécie de macrófita aquática predominante no Lago Stigsholm é *Potamogeton pectinatus*. As principais características dos lagos estão apresentadas na Tabela 1, sendo que melhores detalhes sobre os dois lagos podem ser encontrados em Jeppesen e colaboradores (1992, 1998) e Søndergaard e colaboradores (1998).

O lago Væng foi estudado durante 5 anos, 1986 a 1990, e o lago Stigsholm durante 6 anos, 1989 a 1994. As amostras foram coletadas quinzenalmente, durante todas as estações do ano, na superfície e na maior profundidade de um ponto na região central dos sistemas, para análise da abundância e biomassa bacteriana, clorofila-a, nitrogênio e fósforo total. Já as macrófitas foram amostradas em 9 a 14 transectos em todo lago, dependendo do tamanho do sistema.

Tabela 1: Características morfométricas, químicas e biológicas dos lagos Væng e Stigsholm.

	<i>Lago Væng</i>	<i>Lago Stigsholm</i>
<b>Área (ha)</b>	15,0	21,0
<b>Profundidade média (m)</b>	1,2	0,8
<b>Tempo de residência (dias)</b>	21,0	5,0
<b>Fósforo total antes de 1987 (mg P/L)</b>	0,1	-
<b>Fósforo total depois de 1987 (mg P/L)</b>	0,1	0,2
<b>Profundidade Secchi antes de 1987 (m)</b>	0,7	-
<b>Profundidade Secchi depois de 1987 (m)</b>	1,2 – 1,8	1,2
<b>Cloforila-a 1987 – 1995 (µg/L)</b>	19,0	41,0

Tabela baseada em Søndergaard e colaboradores (1998)



Mapa 2: Localização geográfica dos lagos Væng e Stigsholm (Dinamarca).

### 3.1.3 Cadeia trófica microbiana e gradiente latitudinal

Oitenta e três lagos rasos estão localizados no Continente Sul Americano (5-55°S). Os sistemas estão distribuídos ao longo de um gradiente latitudinal e agrupados em 5 regiões diferentes baseadas em características climáticas, segundo o sistema de classificação de Köppen (1936): Tropical *i* (19 lagos), Tropical (19 lagos), Subtropical (18 lagos), Temperado marítimo (16 lagos) e Tundra (11 lagos). Tropical *i* é uma subzona isotermal nos trópicos que tem uma variação anual da temperatura menor do que a zona Tropical. A classificação de Köppen é baseada na temperatura e precipitação mensal (Mapa 3). Todos os sistemas possuem forma, profundidade e altitude similares (Tabela 2). A área superficial dos lagos varia entre 0,09 e 2,53Km<sup>2</sup>.

Todos os lagos foram amostrados durante o verão (Subtropical, Temperado e Tundra) e no período de estiagem (Tropical *i* e Tropical) entre novembro de 2004 e março de 2006. Em cada lago, foi amostrado um total de 20 pontos aleatórios, sendo que em todos foram

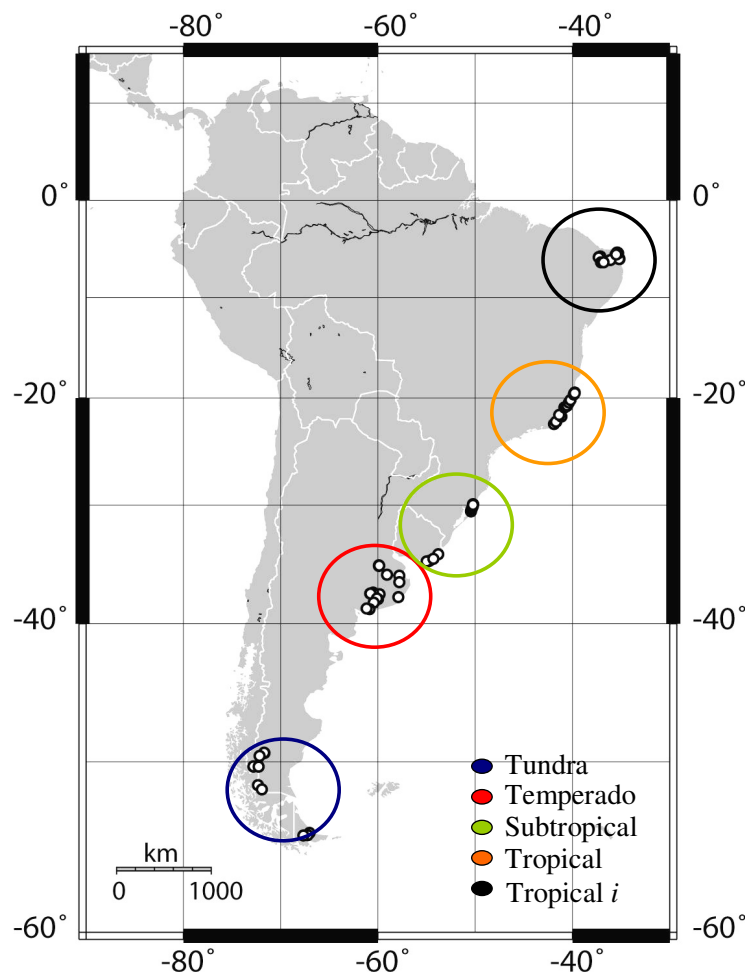
realizadas coletas na superfície e na maior profundidade e posteriormente as amostras foram integradas. Dois litros de cada amostra integrada foram colocados em um galão, totalizando 40 litros.

As amostras para contagem e determinação da biomassa bacteriana foram fixadas com formalina (concentração final 2%) e as amostras para contagem de ciliados e flagelados foram preservadas com solução de Lugol (concentração 0,5%). As amostras para densidade e biomassa do zooplâncton foram preservadas em solução de formaldeído 4% após terem sido filtradas em uma rede de 50 $\mu$ m. As amostras e os filtros para as análises de nutrientes e clorofila-a foram imediatamente congeladas. As macrófitas foram coletadas em 13 a 47 pontos, dependendo do tamanho e forma do lago.

Tabela 2: Características morfométricas, biológicas, químicas e físicas de 83 lagos amostrados na América do Sul. As cinco diferentes regiões, bem como as abreviações, foram baseadas nas características climáticas segundo o sistema de Köppen (1936).

<b>Características</b>	<b>Variação</b>	<b>Média</b>	<b>Mediana</b>
Área (ha)	9,0-253,0	62,0	46,0
Profundidade média (m)	0,5-4,5	1,8	1,6
Altitude (m acima do nível do mar)	1,0-500,0	84,0	20
Nitrogênio total (mg N/L)	<0,1-25,8	1,8	0,4
Fósforo total (mg P/L)	<0,1-9,14	0,3	0,1
Clorofila a ( $\mu$ g/L)	0,6-2889,0	79,6	4,7
Temperatura do ar - inverno (°C)			
Tropical <i>i</i>	23,9-26,3	24,7	24,6
Tropical	19,9-22,2	21,3	21,4
Subtropical	11,2-14,6	13,6	14,4
Temperado	7,1-9,7	8,1	7,5
Tundra	-2,1	0,3	0,3
Temperatura do ar - verão (°C)			
Tropicali	26,7-28,7	27,7	27,7
Tropical	25,3-27,6	26,7	26,9
Subtropical	21,9-23,6	23,0	23,2
Temperado	20,2-23,4	22,0	21,9
Tundra	8,2-13,2	11,3	12,6

Tabela baseada em Kosten e colaboradores (2009)



Mapa 3: Localização de 83 lagos rasos distribuídos ao longo da América do Sul. Os círculos destacam as cinco regiões climáticas, classificadas de acordo com Köppen (1936): Tropical *i* (n = 19), Tropical (n = 19), Subtropical (n = 18), Temperado (n = 16), Tundra (n = 11).

## 3.2 ANÁLISE DAS AMOSTRAS

### 3.2.1 Interações entre o bacterioplâncton e o fitoplâncton

A abundância bacteriana foi estimada por contagem direta em microscopia de epifluorescência (Olympus BX60) e por contagem de células utilizando um citômetro de fluxo CyAn ADP (Dako – USA) equipado com laser de estado sólido (488nm, 25 mW) e filtros (verde FL1 a  $510 \pm 15$  nm, vermelho FL4 to  $650 \pm 10$  nm). As amostras para análise em epifluorescência foram coradas com o fluorocromo Laranja de Acridina (HOBBIE *et al.*,

1977) e contadas um mínimo de 200 células. A contagem de células em citômetro de fluxo foi realizada pela coloração com o fluorocromo SYTO 13, concentração final 2,5  $\mu\text{M}$ . Para a calibração da dispersão lateral e dos sinais da fluorescência verde, esferas fluorescentes de látex (1,5  $\mu\text{m}$  diâmetro) foram sistematicamente adicionadas.

Com o objetivo de calibrar os dados de abundância bacteriana, foi realizada uma comparação entre os dois métodos, epifluorescência e citometria. Amostras de 20 sistemas diferentes - rios, reservatórios e lagos - foram contadas em microscopia de epifluorescência (utilizando Laranja de Acridina) e em citometria de fluxo, tendo sido encontrada uma correlação forte e significativa entre os métodos ( $r^2 = 0,76$ ,  $p < 0,0001$ , Gráfico 1.A). Uma boa correlação entre contagem em epifluorescência e citometria ( $r^2 = 0,82$ ,  $n = 50$ ) já havia sido reportada por del Giorgio e colaboradores (1996). Foi testada também a correlação entre ambos os fluorocromos, Laranja de Acridina e DAPI (4'6 diamidina-2-fenilindole, 4-dihidrocloro) através da microscopia de epifluorescência. A correlação entre os fluorocromos também foi forte e significativa ( $r^2 = 0,93$ ,  $p < 0,0001$ , Gráfico 1.B).

A abundância fitoplanctônica foi estimada em campos aleatórios, usando um microscópio invertido (Zeiss, Axiovert 10) pela técnica de sedimentação (UTERMÖHL, 1958). As amostras de concentração de clorofila-a foram determinadas através do método fluorimétrico, usando fluorímetro Turner Designs 450 – TD – 700, tendo sido filtradas réplicas extraídas em filtros GF/C Whatman utilizando acetona 90% por 24 h (WETZEL & LIKENS, 2000).

As amostras para análise de COD, NID, e PSR foram filtradas em filtros de fibra de vidro GF/C (Whatman). O COD foi analisado através do Analisador de Carbono Teckmar-Dhormann, modelo Phoenix 8000 acoplado com um auto-amostrador. NID e PSR foram quantificados por espectrofotometria (WETZEL & LIKENS, 2000) ou cromatografia líquida através de um íon cromatógrafo Dionex, modelo DX-80. As razões COD:NID e COD:PSR foram calculadas baseadas nas concentrações molares de NID, PSR e COD.

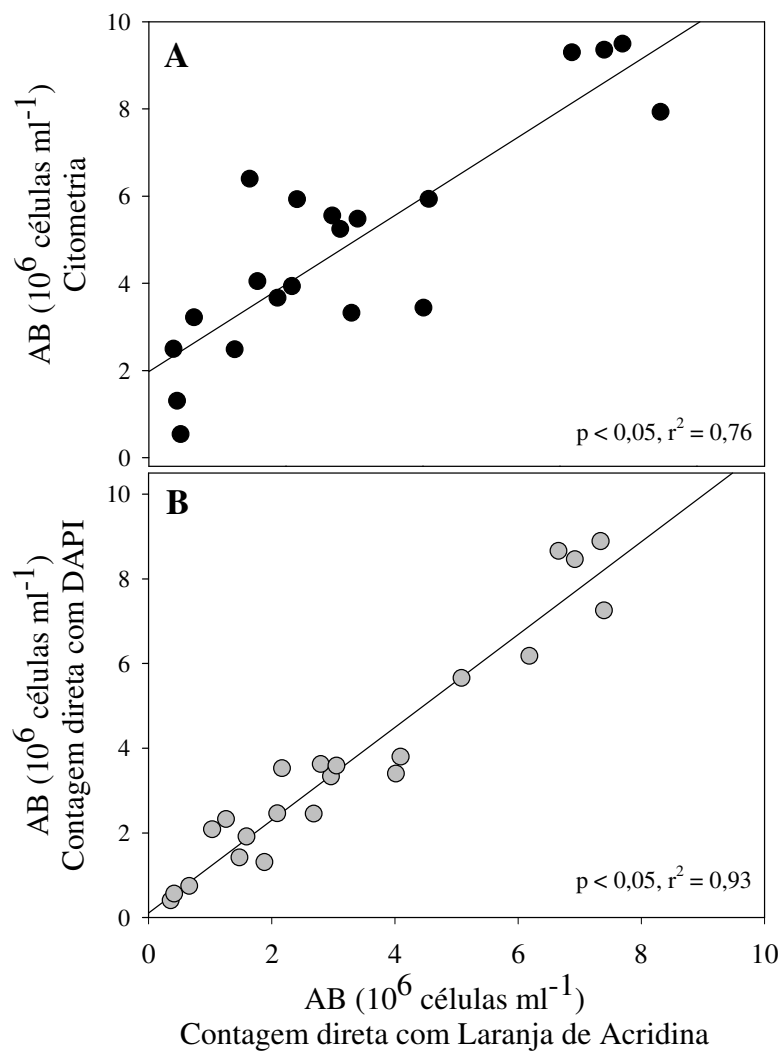


Gráfico 1: Comparação entre os métodos de estimativa da abundância bacteriana - (A) Regressão simples entre a abundância bacteriana estimada em citometria de fluxo vs. estimada em fluorescência com o fluorocromo Laranja de Acridina. (B) Regressão simples entre abundância bacteriana estimada em fluorescência com o fluorocromo DAPI vs. estimada em fluorescência com o fluorocromo Laranja de Acridina.

### 3.2.2 Bacterioplâncton e macrófitas

A abundância bacteriana foi obtida pelo método descrito por Hobbie e colaboradores (1977) em microscopia de epifluorescência (Microscópio Leitz), tendo sido contado um mínimo 500 células por amostra. A biomassa bacteriana (baseada em carbono) foi calculada a partir do biovolume, o qual foi determinado através de fórmulas geométricas utilizando

medidas das células bacterianas (NORLAND, 1993). O biovolume foi estimado a partir da divisão das células bacterianas em classes de tamanho, sendo: 8 classes de bastonetes, 4 classes de cocos e 4 classes de bactérias espiraladas.

Cerca de 40 filtros preparados para estimativa da abundância bacteriana foram contados após um longo período de estocagem, entre 18 e 14 anos após a coleta. Considerando a perda de células, pela degradação das amostras, foi realizada uma calibração e correção dos dados obtidos de tais amostras. Inicialmente, foram selecionados 50 filtros preparados com amostras de ambos os lagos (Væng e Stigsholm), dos quais eram conhecidos os valores da abundância bacteriana e período de estocagem (entre 14 e 18 anos), e que haviam sido contadas imediatamente após a coleta. Tais filtros foram recontados e os valores obtidos foram considerados em uma regressão feita entre estes e os dados iniciais (obtidos no período da coleta). Posteriormente, a equação fornecida pela regressão simples ( $y = 2,5 + 1,01x$ ,  $r^2 = 0,72$ ), a qual indicava a proporção de células perdidas, foi utilizada para corrigir os resultados obtidos das amostras contadas apenas após os 14 e 18 anos de estocagem.

A concentração de clorofila-a foi determinada por espectrofotometria, após extração por etanol como descrito por Holm-Hansen e Rieman (1978). O percentual de volume infestado (PVI) foi estimado usando de 9 a 14 transectos em todo lago. PVI foi calculado como produto da porcentagem do lago infestado pelas plantas e peso destas, dividido pela profundidade da coluna d'água (veja LAURIDSEN *et al.*, 1994 para detalhes). Os procedimentos usados para as análises dos nutrientes são descritos por Søndergard e colaboradores (1990).

### 3.2.3 Cadeia trófica microbiana e gradiente latitudinal

A abundância bacteriana dos lagos localizados na América do Sul também foi estimada usando o método descrito por Hobbie e colaboradores (1977). A biomassa foi calculada a partir do biovolume, o qual foi determinado através de fórmulas geométricas utilizando medidas do menor e maior eixo de no mínimo 200 células (NORLAND, 1993).

A abundância de flagelados e ciliados também foi obtida através da contagem direta em microscopia de epifluorescência, segundo Porter e Feig (1983). Já o biovolume do zooplâncton (em micrômetros cúbicos) foi estimado medindo um mínimo de 20 indivíduos de cada espécie de rotífero e a conversão para biomassa (em microgramas de peso seco por litro) calculada considerando a densidade de 1,0 (RUTTNER-KOLISKO, 1977). No caso de copépodos e cladóceros, foram medidas 50 espécimes de cada espécie e a biomassa calculada

usando regressões entre comprimento e biomassa, disponíveis na literatura (BOTTRELL *et al.*, 1976; GÜNTZEL *et al.*, 2003).

As concentrações de clorofila-a foram estimadas a partir da extração dos filtros (GF/C SeS, Whatman's) por etanol 96% e a absorvância mediada em 665 e 750 nm (NUSCH, 1980). A PVI foi determinada através da multiplicação do comprimento médio das plantas submersas pela porcentagem do lago habitado pelas macrófitas, seguida da divisão pelo volume do lago (CANFIELD *et al.*, 1984).

O fósforo (PT) e nitrogênio total (NT) foram analisados através de um Analisador de fluxo contínuo (Skalar Analytical BV, Breda, Holanda), segundo protocolo NNI (NNI 1986, 1990). As amostras de COD foram previamente filtradas em filtros GF/F e analisadas em um Analisador de Carbono (Modelo 700, OI, College Station, Texas, USA).

Os dados de tempo de residência dos sistemas foram calculados a partir da razão entrada:evaporação da água usando o modelo Gat-Bowser (ROZANSKI *et al.*, 2001). A pressão parcial do CO<sub>2</sub> ( $p\text{CO}_2$ ) foi determinada indiretamente a partir de medidas de pH, temperatura e alcalinidade (COLE *et al.*, 1994). Melhores informações sobre a determinação do tempo de residência, amostragem e análise das amostras podem ser obtidas no trabalho de Kosten e colaboradores (2009).

### 3.3 ANÁLISE DOS DADOS

Os testes estatísticos foram desenvolvidos no software JMP (versão 5.0.1, SAS Insitute). Excetuando a temperatura, todos os dados foram previamente transformados em função logarítmica de base 10 para aproximar da normalidade. Para todos os testes, as diferenças foram consideradas significativas se a probabilidade de um evento ocorrer fosse  $< 0,05$  ( $p$ ).

#### 3.3.1 Interações entre o bacterioplâncton e o fitoplâncton

Os dados dos sistemas brasileiros foram avaliados de acordo com o tipo de sistema (rios, reservatórios, lagos de inundação e lagoas costeiras) e cada tipo foi classificado quanto ao estado trófico (oligotrófico, mesotrófico, eutrófico e hipereutrófico). A classificação dos estados tróficos foi baseada em Nümborg (1996), considerando valores de fósforo total e/ou clorofila-a.

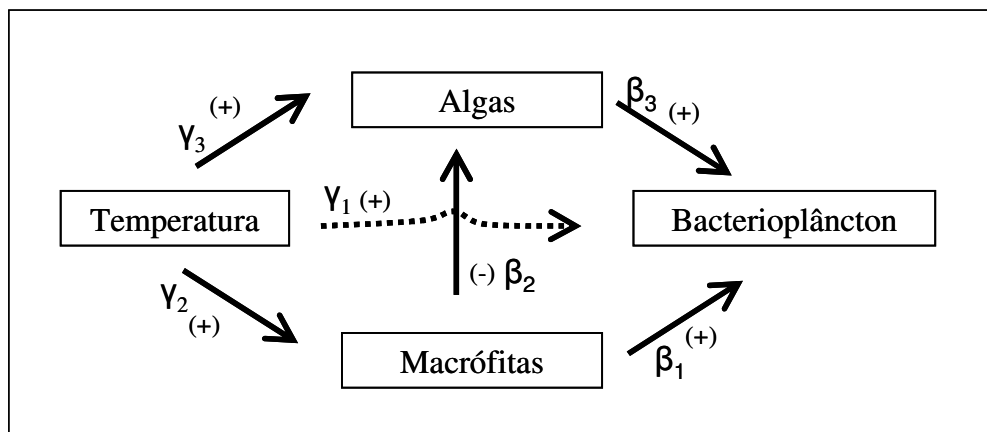


As relações entre a comunidade bacteriana e as variáveis biológicas, físicas e químicas foram analisadas por regressões simples e múltipla, sendo que as regressões múltiplas foram desenvolvidas por procedimento “stepwise forward & backward”. O teste-T foi usado para verificar as diferenças significativas entre os coeficientes das regressões simples. ANOVA One-Way e o teste de comparações múltiplas Tukey- Kramer foram usados para verificar as diferenças entre as médias dos valores da abundância bacteriana, abundância fitoplanctônica, clorofila-a, COD e as razões COD:NID e COD:SRP entre os tipos de sistemas e estado trófico.

### 3.3.2 Bacterioplâncton e macrófitas

As diferenças das variáveis físicas, químicas e biológicas entre os períodos dominados por macrófitas e os períodos com ausência destas plantas, nos dois lagos temperados, foram testadas por teste-T. Regressões simples e múltiplas também foram desenvolvidas para identificar potenciais relações entre as variáveis. As equações das regressões múltiplas foram desenvolvidas por procedimentos “stepwise forward & backward”, sendo que o Critério de Informação de Akaike (CIA) foi utilizado para seleção do melhor modelo de regressão.

Ainda, foi desenvolvida uma análise de trilha para identificar as vias de influência das macrófitas e temperatura sobre o bacterioplâncton nos lagos dinarmaqueses. A análise de trilha é uma extensão da regressão linear múltipla que permite a decomposição e interpretação das relações lineares entre um pequeno número de descritores (LEGREDE & LEGREDE, 2006). Além disso, a análise de trilha fornece coeficientes de correlação entre os seus descritores, permitindo avaliar as vias propostas pelo modelo e disponibilizando informações sobre os resíduos das relações em pesquisas ecológicas (ARHONDITSIS *et al.*, 2006). Tal análise foi desenvolvida através do software Statistic (Versão 7.0) para testar o modelo conceitual representado no Esquema 2. Os coeficientes de regressão entre as variáveis endógenas, fitoplâncton, bacterioplâncton e macrófitas, foram representados por  $\beta$ , enquanto que o coeficiente entre a variável exógena temperatura e as variáveis endógenas foi representado por  $\gamma$ . Os coeficientes foram estimados pelo método de GLS (“Generalized Least-Square”).



Esquema 2: Modelo conceitual das vias de influência da temperatura e macrófitas sobre o bacterioplâncton. O diagrama ilustrativo mostra os efeitos diretos e indiretos das variáveis explicativas temperatura ( $\gamma_1$ ,  $\gamma_2$ ,  $\gamma_3$ ), macrófitas ( $\beta_1$ ,  $\beta_2$ ) e fitoplâncton ( $\beta_3$ ) sobre o bacterioplâncton. O uso de retângulo considera que as variáveis utilizadas para testar o modelo proposto são de dados observados.

### 3.3.3 Cadeia trófica microbiana e gradiente latitudinal

O teste ANOVA-One Way e o teste de comparações múltiplas Tukey- Kramer foram usados para verificar as diferenças das médias das variáveis físicas, químicas e biológicas entre as 5 regiões climáticas da América do Sul (Tundra, Temperado, Subtropical, Tropical, Tropical *i*). Para verificar a normalidade dos dados foi utilizado o teste de Shapiro-Wilks e, em seguida, o teste de correlação de Spearman foi usado para verificar a relação entre os dados. Foram calculadas as razões entre biomassa bacteriana e as concentrações de clorofila-a (BB:Cl-a) e entre a abundância bacteriana e a abundância de flagelados (AB:AFlag). Posteriormente, foram desenvolvidas regressões múltiplas para avaliar a relação entre tais razões e as outras variáveis (temperatura, nutrientes, COD, ciliados, biomassa zooplanctônica e macrófitas).

## 4 RESULTADOS

### 4.1 INTERAÇÕES ENTRE O BACTERIOPLÂNCTON E O FITOPLÂNCTON

A abundância bacteriana, a abundância fitoplanctônica e clorofila-a variaram amplamente entre os sistemas (Tabela 3, Gráfico 2). A abundância bacteriana oscilou entre  $10^4$  e  $10^8$  células  $\text{ml}^{-1}$ , sendo que os rios apresentaram a maior variabilidade de dados ( $0,02 - 94,05 \cdot 10^6$  células  $\text{ml}^{-1}$ ). Os valores da abundância fitoplanctônica variaram entre 10 e  $10^5$  ind.  $\text{ml}^{-1}$ . As lagoas costeiras apresentaram, em geral, os maiores valores da abundância fitoplanctônica ( $0,14 - 148,98 \cdot 10^3$  ind.  $\text{ml}^{-1}$ ), enquanto que os valores oscilaram nos reservatórios entre 0,08 e  $106,70 \cdot 10^3$  ind.  $\text{ml}^{-1}$ , nos rios entre 0,01 e  $132,02 \cdot 10^3$  ind.  $\text{ml}^{-1}$  e nos lagos de inundação entre 0,09 e  $25,40 \cdot 10^3$  ind.  $\text{ml}^{-1}$ . Os maiores valores da concentração de clorofila-a também foram encontrados nas lagoas costeiras ( $0,65 - 437,59 \mu\text{g l}^{-1}$ ).

Tabela 3: Mediana, média e erro padrão das variáveis amostradas nos sistemas brasileiros: abundância bacteriana, abundância fitoplanctônica, nitrogênio e fósforo inorgânico dissolvido, carbono orgânico dissolvido, clorofila-a, razão de COD:NID e COD:PSR. Abreviações: EP – erro padrão.

	<b>Mediana</b>	<b>Média</b>	<b>EP</b>	<b>n</b>
Abundância bacteriana ( $10^6$ células $\text{ml}^{-1}$ )	0,8	2,1	130,5	1644
Abundância fitoplanctônica ( $10^3$ ind. $\text{ml}^{-1}$ )	1,4	6,1	0,2	1103
Nitrogênio inorgânico dissolvido ( $\mu\text{g N l}^{-1}$ )	118,6	207,3	137,6	1384
Fósforo solúvel reativo ( $\mu\text{g P l}^{-1}$ )	3,1	10,9	142,0	1420
Carbono orgânico dissolvido ( $\text{mg C l}^{-1}$ )	3,0	4,7	137,2	1487
Clorofila-a ( $\mu\text{g l}^{-1}$ )	3,7	9,5	268,4	385
COD:NID (molar)	10,9	87,8	139,4	1384
COD:PSR (molar)	240,1	745,4	157,9	1150

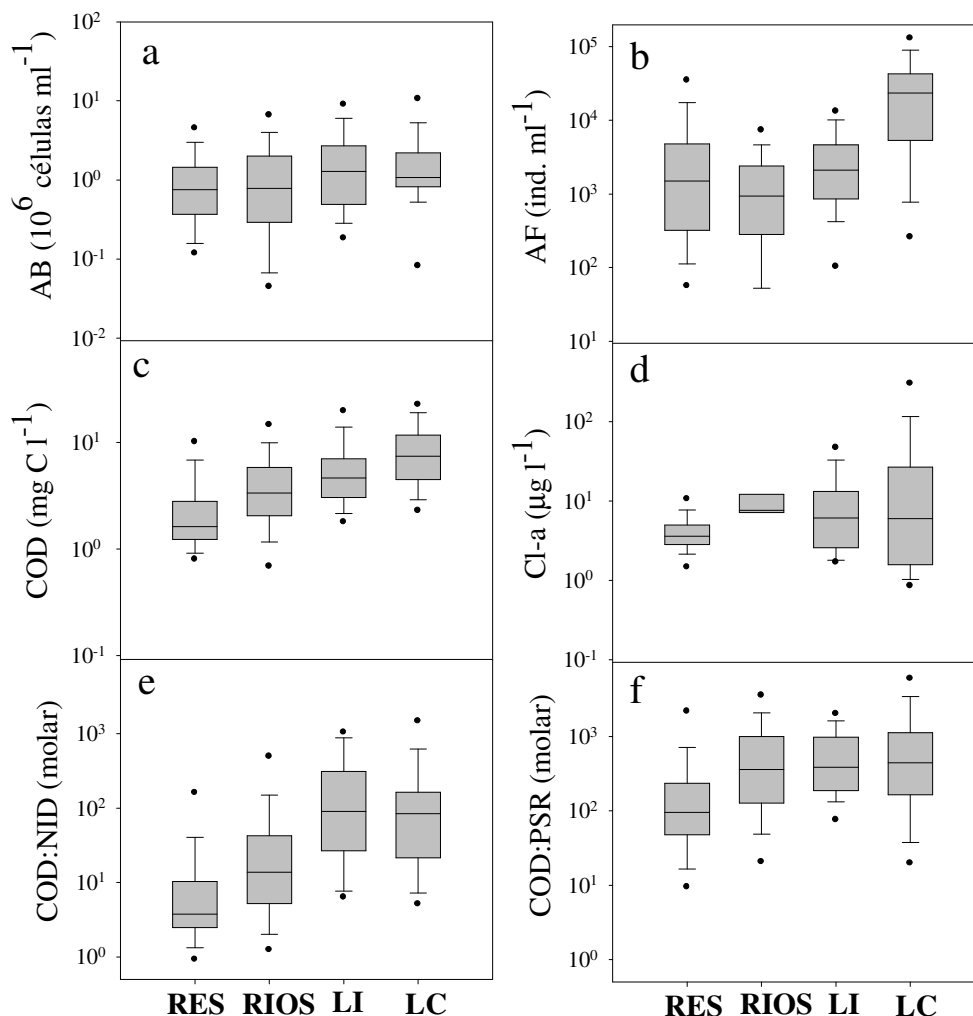


Gráfico 2: Distribuição das comunidades bacteriana e fitoplanctônica, e dos nutrientes nos diferentes tipos de sistemas brasileiros: Reservatórios - RES, rios - RIOS, lagos de inundação - LI e lagoas costeiras - LC. As variáveis amostradas são: (a) abundância bacteriana (AB), (b) abundância fitoplanctônica (AF), (c) carbono orgânico dissolvido (COD), (d) clorofila-a (Cl-a), (e) razões COD:NID e (f) COD:PSR. Todos os dados foram transformados em função logarítmica de base 10. A variação em cada tipo de sistema é representada por “box whisker plot”, cuja a linha dentro das caixas são as médias. As caixas, travessões e pontos englobam 75, 90 e 95% dos dados, respectivamente.

As concentrações dos nutrientes (nitrogênio e fósforo) também variaram amplamente entre os sistemas (Tabela 3, Gráfico 2). As concentrações de nitrogênio inorgânico dissolvido (NID) variaram de 0,02 (rios) a 6.645,00  $\mu\text{g N l}^{-1}$  (reservatórios) e, as concentrações de fósforo solúvel reativo (PSR) variaram de 0,04 a 1.609,00  $\mu\text{g P l}^{-1}$  (ambos encontrados em reservatórios). Já as concentrações de COD oscilaram entre 0,01 (rios) e 61,56  $\text{mg C l}^{-1}$  (rios). Pouca variabilidade foi observada para as concentrações de COD, apesar das amplas

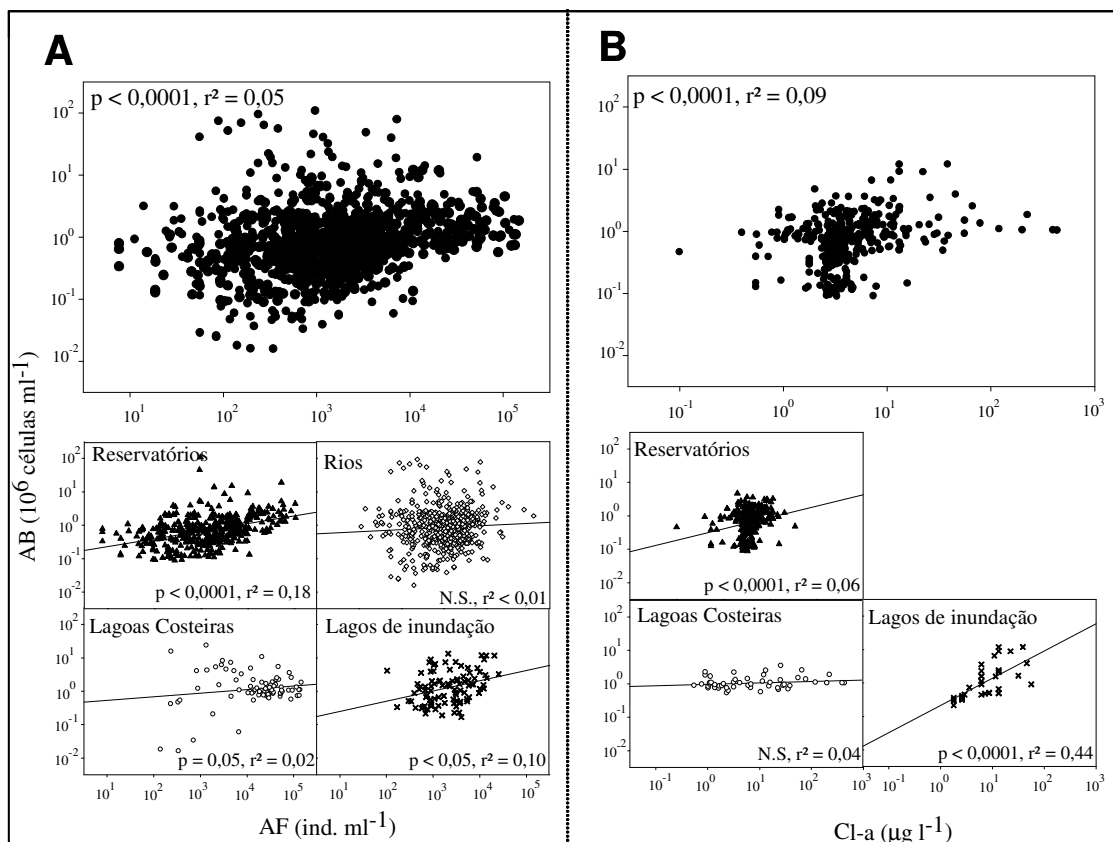
variações causadas por alguns valores extremos (0,01 – 64,40; média  $4,70 \pm 5,90 \text{ mg C l}^{-1}$ , Tabela 3). As razões de COD:NID e COD:SRP também variaram entre os sistemas, (0,2 – 3.307,00 e 7,40 – 13.813,00 respectivamente). Exceto a abundância fitoplanctônica, todos os outros dados apresentados no Gráfico 2 foram significativamente menores nos reservatórios (ANOVA,  $p < 0,05$ ) e os menores valores da abundância fitoplanctônica foram encontrados nos rios.

Uma relação fraca foi encontrada entre a abundância bacteriana e fitoplanctônica nos sistemas brasileiros (Equação 1, Quadro 1), bem como entre a abundância bacteriana e a biomassa fitoplanctônica em termos de clorofila-a (Equação 2, Quadro 1). Os coeficientes de inclinação das equações 1 e 2 foram significativamente diferentes ( $p < 0,05$ ), sendo que o coeficiente da equação entre abundância bacteriana e clorofila-a foi maior.

$$\log_{10} AB = -0,54 + 0,15 \log_{10} AF \quad (r^2 = 0,05, n = 1.103, p < 0,0001; \text{Equação 1})$$

$$\log_{10} AB = -0,33 + 0,28 \log_{10} Cl-a \quad (r^2 = 0,09, n = 385, p < 0,0001; \text{Equação 2})$$

Relações significativas foram encontradas entre a abundância bacteriana e a abundância fitoplanctônica nos diferentes tipos de sistema (Quadro 1). A relação foi fraca e positiva nos reservatórios e lagos de inundação, enquanto que nenhuma relação foi encontrada para lagoas costeiras e rios. Relativamente altos coeficientes de inclinação foram observados nos lagos de inundação (0,30) e nos reservatórios (0,23). Assim como encontrado para as regressões entre as abundâncias, relações positivas foram encontradas entre as bactérias e clorofila-a nos reservatórios e lagos de inundação, e nenhuma relação entre estas variáveis foi observada nas lagoas costeiras (Quadro 1).



Quadro 1: Relações entre o bacterioplâncton e o fitoplâncton nos diferentes sistemas brasileiros. (A) Regressões entre  $\log_{10}$  abundância bacteriana (AB) vs.  $\log_{10}$  abundância fitoplanctônica (AF), e entre (B)  $\log_{10}$  AB vs.  $\log_{10}$  clorofila-a (Cl-a), considerando todos os sistemas brasileiros (painéis superiores) e cada tipo de sistema: reservatórios, rios, lagos de inundação e lagoas costeiras (painéis inferiores).

A subdivisão por estado trófico relevou relações mais fortes entre a comunidade bacteriana e fitoplanctônica (Tabela 4). Relações relativamente fortes e negativas foram observadas nas lagoas costeiras oligotróficas e mesotróficas, enquanto que relações positivas foram encontradas para reservatórios e lagoas costeiras eutróficas. Relações fracas ocorreram nos reservatórios oligotróficos e mesotróficos, nas lagoas costeiras hipertróficas e rios eutróficos (Tabela 4). Portanto, as relações mais fortes e positivas foram reportadas em sistemas mais lênticos e relativamente enriquecidos, semelhante a reservatórios e lagoas costeiras eutróficas. As relações entre abundância bacteriana e clorofila-a foram significativamente maiores nos lagos de inundação quando comparado aos reservatórios, sendo que não foram determinadas regressões significativas nos rios e lagoas costeiras (Tabela 4).

Tabela 4: Relação entre o bacterioplâncton e o fitoplâncton nos diferentes tipos de sistemas brasileiros e por estado trófico. As regressões descrevem a relação entre  $\log_{10}$  abundância bacteriana (AB) vs.  $\log_{10}$  abundância fitoplanctônica (AF), e  $\log_{10}$  abundância bacteriana vs.  $\log_{10}$  clorofila-a (Cl-a). Estados tróficos: Oligo – oligotróficos, Meso - mesotróficos, Eutro – eutróficos, Hiper – hipereutróficos. Erros padrões (EP) estão escritos dentro dos parênteses. \*Nível de significância  $p < 0,05$ .

Tipos de sistema	Estado trófico	AB vs . AF				AB vs . Cl-a			
		Intercepto	Coefficiente	$r^2$	n	Intercepto	Coefficiente	$r^2$	n
<b>Reservatórios</b>	<b>Todos</b>	-0,87 (0,07)*	0,23 (0,02)*	0,18*	415	-0,40 (0,05)*	0,34 (0,08)*	0,06*	297
	<b>Oligo</b>	-1,13 (0,44)*	0,29 (0,13)*	0,17*	26	-	-	-	-
	<b>Meso</b>	-0,72 (0,08)*	-0,17 (0,03)*	0,12*	351	-0,40 (0,05)*	0,34 (0,08)	0,06*	297
	<b>Eutro</b>	-1,06 (0,50)*	0,34 (0,12)	0,20*	38	-	-	-	-
	<b>Hiper</b>	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Rios</b>	<b>Todos</b>	-0,26 (0,13)*	0,06 (0,04)	< 0,01	509	-	-	-	-
	<b>Oligo</b>	0,14 (0,20)	-0,05 (0,07)	< 0,01	205	-	-	-	-
	<b>Meso</b>	0,07 (0,29)	-0,07 (0,09)	< 0,01	193	-	-	-	-
	<b>Eutro</b>	-0,95 (0,28)*	0,32 (0,10)*	0,09*	102	-	-	-	-
	<b>Hiper</b>	-0,47 (0,72)	0,20 (0,21)	0,14	9	-	-	-	-
<b>Lagos de Inundação</b>	<b>Todos</b>	-0,90 (0,32)*	0,30 (0,10)*	0,10*	95	-0,67 (0,16)*	0,82 (0,16)*	0,44*	34
	<b>Oligo</b>	-0,40 (0,99)	0,16 (0,30)	0,08	5	-	-	-	-
	<b>Meso</b>	-1,12 (0,39)	0,37 (0,11)*	0,11*	81	-0,67 (0,16)*	0,82 (0,16)*	0,44*	34
	<b>Eutro</b>	-0,27 (0,74)	0,10 (0,25)	0,03	9	-	-	-	-
	<b>Hiper</b>	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Lagoas Costeiras</b>	<b>Todos</b>	-0,37 (0,33)	0,11 (0,08)	0,02	84	-0,01 (0,04)	0,04 (0,03)	0,04	54
	<b>Oligo</b>	2,54 (0,55)*	-0,49 (0,14)*	0,75*	8	-	-	-	-
	<b>Meso</b>	2,63 (0,50)*	-0,58 (0,12)*	0,65*	16	-0,05 (0,09)	0,07 (0,14)	0,03	11
	<b>Eutro</b>	-147 (0,39)*	0,33 (0,09)*	0,24*	43	-0,02 (0,05)	0,04 (0,05)	0,03	26
	<b>Hiper</b>	-0,57 (0,85)	0,17 (0,18)	0,06	17	0,05 (0,11)	0,01 (0,07)	< 0,01	17

A inclusão de fósforo solúvel reativo (PSR), nitrogênio inorgânico dissolvido (NID), carbono orgânico dissolvido (COD) e temperatura nas regressões múltiplas, fortaleceram as relações entre as bactérias e o fitoplâncton (Tabela 5). A análise de todos os sistemas brasileiros mostrou que temperatura (+), COD (+) e PSR (-) influenciaram esta relação. Nos reservatórios além dos fatores descritos acima, o NID também influenciou a relação entre as bactérias e o fitoplâncton. Já nos rios, a abundância bacteriana foi positivamente relacionada à abundância fitoplanctônica e ao COD, e nos lagos de inundação foi negativamente relacionada ao NID. Não foram determinadas regressões múltiplas significativas para as lagoas costeiras.

Comparado às equações de outros estudos, também baseados em grande quantidade de dados, o coeficiente de inclinação do presente estudo foi significativamente menor do que os encontrados por Bird e Kalf (1984), Cole e colaboradores (1988) e Jeppesen e colaboradores (1997), como mostra o Gráfico 3.

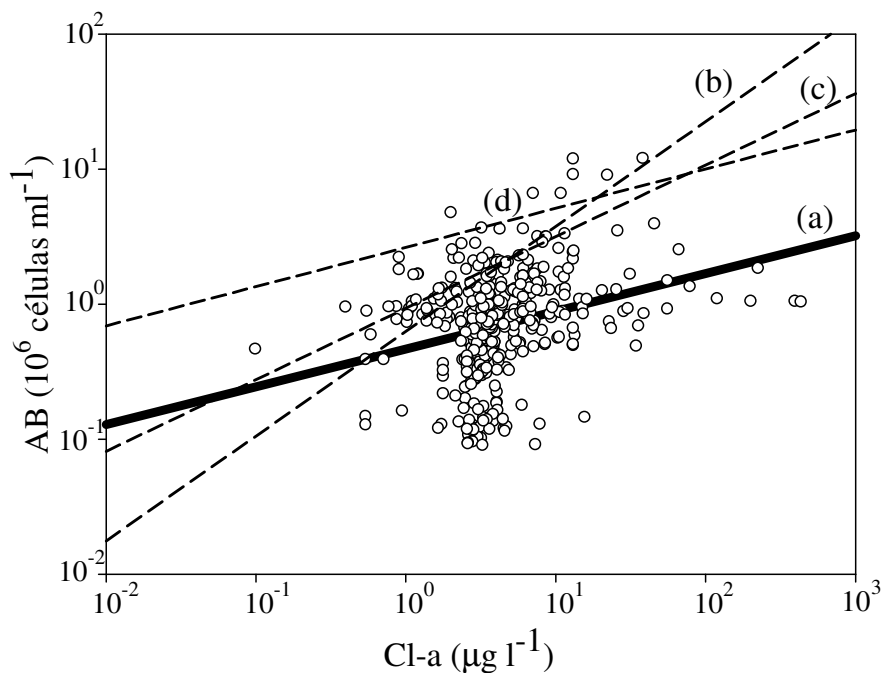


Gráfico 3: Comparação entre a relação bactéria-fitoplâncton determinada neste estudo e relações observadas em sistemas temperados: regressões entre  $\log_{10}$  abundância bacteriana (AB) e  $\log_{10}$  clorofila-a (Cl-a). As retas das regressões correspondem a: (a) este estudo ( $\log_{10} AB = -0,33 + 0,28\log_{10} Cl-a$ ;  $r^2 = 0,09$ ,  $n = 385$ ); (b) Bird e Kalf, 1984 ( $r^2 = 0,88$ ,  $n = 40$ ); (c) Cole e colaboradores, 1988 ( $r^2 = 0,75$ ,  $n = 35$ ); (d) Jeppesen e colaboradores, 1997 ( $r^2 = 0,42$ ,  $n = 297$ ).



Tabela 5: Regressões múltiplas entre a comunidade bacteriana e as variáveis biológicas e abióticas amostradas nos sistemas brasileiros:  $\log_{10}$  abundância bacteriana, (a)  $\log_{10}$  abundância fitoplanctônica (AF), (b)  $\log_{10}$  clorofila-a (Cl-a), temperatura (Temp.),  $\log_{10}$  nitrogênio inorgânico dissolvido (NID),  $\log_{10}$  fósforo solúvel reativo (PSR) e  $\log_{10}$  carbono orgânico dissolvido (COD). As equações foram verificadas por procedimentos “stepwise forward e backward”. Erros padrões estão escritos entre parênteses. Apenas valores significativos foram apresentados na tabela.

<b>Sistema</b>		<b>Intercepto</b>	<b>r<sup>2</sup></b>	<b>Cl-a</b>	<b>AF</b>	<b>Temp.</b>	<b>NID</b>	<b>PSR</b>	<b>COD</b>	<b>n</b>
<b>Todos</b>	<b>a)</b>	-0,95 (0,22)	0,08		0,10 (0,03)	0,02 (0,007)		-0,07 (0,04)	0,21 (0,05)	722
	<b>b)</b>	-1,65 (0,19)	0,29	0,21 (0,05)		0,05 (0,007)		-0,11(0,04)	0,16 (0,006)	286
<b>Reservatórios</b>	<b>a)</b>	-2,14 (0,28)	0,25		0,11 (0,04)	0,05 (0,008)	0,13 (0,05)	-0,15 (0,09)	0,15 (0,09)	292
	<b>b)</b>	-2,35 (0,28)	0,34	0,16 (0,08)		0,07 (0,007)	0,18 (0,06)	-0,14 (0,03)		234
<b>Rios</b>	<b>a)</b>	-0,45 (0,15)	0,04		0,08 (0,04)				0,24 (0,06)	502
<b>Lagos de inundação</b>	<b>a)</b>	0,14 (0,53)	0,14		0,18 (0,14)		-0,23 (0,13)			39

Outras relações entre a abundância bacteriana e o fitoplâncton (abundância e clorofila-a) em sistemas tropicais e temperados foram apresentadas na Tabela 6. Exceto para lagos de inundação e reservatórios, as relações encontradas neste estudo foram mais fracas do que as obtidas em sistemas temperados (Tabela 6). Alguns coeficientes de determinação encontrados na literatura para sistemas tropicais foram semelhantes aos observados neste estudo nos lagos de inundação (CANOSA & PINILLA, 2007; ZINABY & TAYLOR, 1997) e nas lagoas costeiras (GOCKE *et al.*, 2004). Apesar dos coeficientes de inclinação das equações deste estudo terem sido similares aos coeficientes descritos na maioria dos sistemas tropicais e temperados, os valores do intercepto-y foram geralmente menores (Tabela 6).

Tabela 6: Revisão da literatura sobre regressões entre abundância bacteriana (AB) e abundância fitoplanctônica (AF) ou clorofila-a (Cl-a) em sistemas aquáticos distribuídos em todo mundo. Todos os valores foram transformados em função logarítmica de base 10 para comparação entre as regressões. Abundância bacteriana está em  $10^6$  células  $ml^{-1}$  e clorofila-a em  $\mu g l^{-1}$ . Os dados foram extraídos da literatura através do programa Figure Digitizer (Fidgi, MATLAB).

Localização	$r^2$	Intercepto	Coefficiente de inclinação	Cl-a ( $\mu g l^{-1}$ )	Variáveis	n	Referências
<b>A) Região temperada</b>							
<i>Lagos</i>							
Lago Minnesota (USA)	0,56	0,41	0,33	0,5-53,0	AB vs. Cl-a	12	BIDDANDA <i>et al.</i> , 2001
Lagos do Canadá e USA	0,45	0,48	0,29	1,5-74,0	AB vs. Cl-a	23	CURRIE, 1990
Lago Søbygard (Dinamarca)	0,42	0,49	0,29	3,0 -1323,0	AB vs. Cl-a	297	JEPPENSEN <i>et al.</i> , 1997
<i>Rios</i>							
Rios Ontario e Quebec (Canadá)	0,55	0,32	0,45	1,8 - 28	AB vs. Cl-a	30	BASU & PICK, 1997
Hudson River (Canada)	0,11	0,79	-0,12	11 (média)	AB vs. Cl-a	146	FINDLAY <i>et al.</i> , 1991
Norte da América (USA)	0,54	-1,2	0,69	0,0 - 13,0	AB vs. Cl-a	20	GAO <i>et al.</i> , 2004
<i>Lagoas costeiras and Área oceânica</i>							
Oceano Atlântico	0,45	0,25	0,57	1,0 - 2,5	AB vs. Cl-a	103	LOCHTE <i>et al.</i> , 1997
Baía de Corunã (Espanha)	0,12	-0,97	0,18	4,0 - 44,0	AB vs. Cl-a	620	STEWART & FRITSEN, 2004
<i>Sistemas aquáticos</i>							
Sistemas marinhos e continentais	0,75	0,91	0,52	-	AB vs. Cl-a	35	COLE <i>et al.</i> , 1988
Sistemas marinhos e continentais	0,88	0,93	0,78	-	AB vs. Cl-a	39	BIRD & KALF, 1984
<b>B) Regiões tropicais e subtropicais</b>							
<i>Lagos</i>							
Andes (Colombia)	0,2	-2,01	0,03	0,0-16,0	AB vs. AF	27	CANOSA & PINILLA, 2007
Lagos da Etiopia (Africa)	0,52	1,18	0,50	1,4-616,0	AB vs. Cl-a	57	ZINABY & TAYLOR, 1997
Lagos de inundação brasileiros	0,44	-0,67	0,81	0,7-56,0	AB vs. Cl-a	34	Este estudo
Lagos de inundação brasileiros	0,1	-0,90	0,31	0,7-56,0	AB vs. AF	95	Este estudo
<i>Reservatórios</i>							
Reservatórios brasileiros	0,63	0,54	0,58	5,9-59,0	AB vs. Cl-a	93	BOUVY <i>et al.</i> , 1998
Reservatórios brasileiros	0,06	-0,40	0,34	0,1-35,0	AB vs. Cl-a	297	Este estudo
Reservatórios brasileiros	0,18	-0,87	0,23	0,1-35,0	AB vs. AF	415	Este estudo
<i>Rios</i>							
Rios brasileiros	< 0,01	-0,26	0,06	7,9-14,0	BA vs. AF	509	Este estudo
<i>Lagoas costeiras e Área oceânica</i>							
Lagoas costeiras brasileiras	0,04	-0,01	0,04	0,6-438,0	AB vs. Cl-a	54	Este estudo
Lagoas costeiras brasileiras	0,02	-0,38	0,10	0,6-438,0	AB vs. AF	84	Este estudo
Lagoon de Ciénaga (Colombia)	0,03	1,50	0,11	6,0-182,0	AB vs. Cl-a	93	GOCKE <i>et al.</i> , 2004
Península da Malasia	0,19	0,02	0,40	2,0-3,8	AB vs. Cl-a	45	LEE & BONG, 2008
<i>Sistemas Aquáticos</i>							
Todos os sistemas brasileiros	0,05	-0,54	0,15	0,1-438,0	AB vs. AF	1103	Este estudo
Todos os sistemas brasileiros	0,08	-0,33	0,28	0,1-438,0	AB vs. Cl-a	385	Este estudo

## 4.2 BACTERIOPLÂNCTON E MACRÓFITAS

A abundância e a biomassa bacteriana, clorofila-a, macrófitas, temperatura, fósforo e nitrogênio total variaram sazonalmente nos dois lagos amostrados (Gráfico 4). Os maiores valores da abundância e biomassa bacteriana foram encontrados durante o verão no Lago Væng (28,0 x 10<sup>6</sup> células ml<sup>-1</sup> e 759,0 µg C l<sup>-1</sup>, respectivamente) e no lago Stigsholm (17,8 x 10<sup>6</sup> células ml<sup>-1</sup> e 339 µg C l<sup>-1</sup>, respectivamente). Em geral, no lago Væng as menores concentrações de clorofila-a, nitrogênio e fósforo total foram observadas nos períodos com maior cobertura de macrófitas.

Ambos os lagos apresentaram estados alternativos de equilíbrio – períodos dominados por macrófitas submersas e períodos dominados pelo fitoplâncton (Gráfico 4). Por um longo período o Lago Væng foi dominado por algas (de maio de 1986 a novembro de 1988), seguido por um longo período caracterizado pela dominância de macrófitas aquáticas (de fevereiro de 1989 a dezembro de 1992). O valor máximo de cobertura de macrófitas aquáticas foi 77% no Lago Væng. No Lago Stigsholm dois períodos dominados por macrófitas foram intercalados por períodos livres destas plantas (Gráfico 4). A cobertura de macrófitas neste lago variou entre 0,4 a 41%.

Regressões múltiplas entre clorofila-a, macrófitas e nutrientes (nitrogênio e fósforo total) foram realizadas para verificar a influência das macrófitas submersas na comunidade fitoplanctônica. Relações positivas entre clorofila e fósforo total e negativas entre clorofila e macrófitas aquáticas foram observadas em ambos os lagos. Nos lagos Stigsholm e Væng, o fósforo total (+) e as macrófitas (-) explicaram 58% e 28% da variação das concentrações de clorofila-a, respectivamente (Tabela 7).

Tabela 7: Regressões múltiplas entre clorofila-a, fósforo total (PT) e macrófitas (macr.) nos Lagos Stigsholm e Væng. Os dados foram transformados em função logarítmica de base 10. As equações foram verificadas por procedimentos “stepwise forward e backward”, tendo sido apresentados apenas valores significativos.

<i>Clorofila -a</i>	<i>r</i> <sup>2</sup>	<b>Intercepto</b>	<b>log<sub>10</sub>PT</b>	<b>log<sub>10</sub>macr.</b>	<b>n</b>	<b>p</b>
<b>Lago Stigsholm</b>	0,58	3,05	1,34	-0,24	98	< 0,05
<b>Lago Væng</b>	0,28	1,79	0,33	-0,14	103	< 0,05

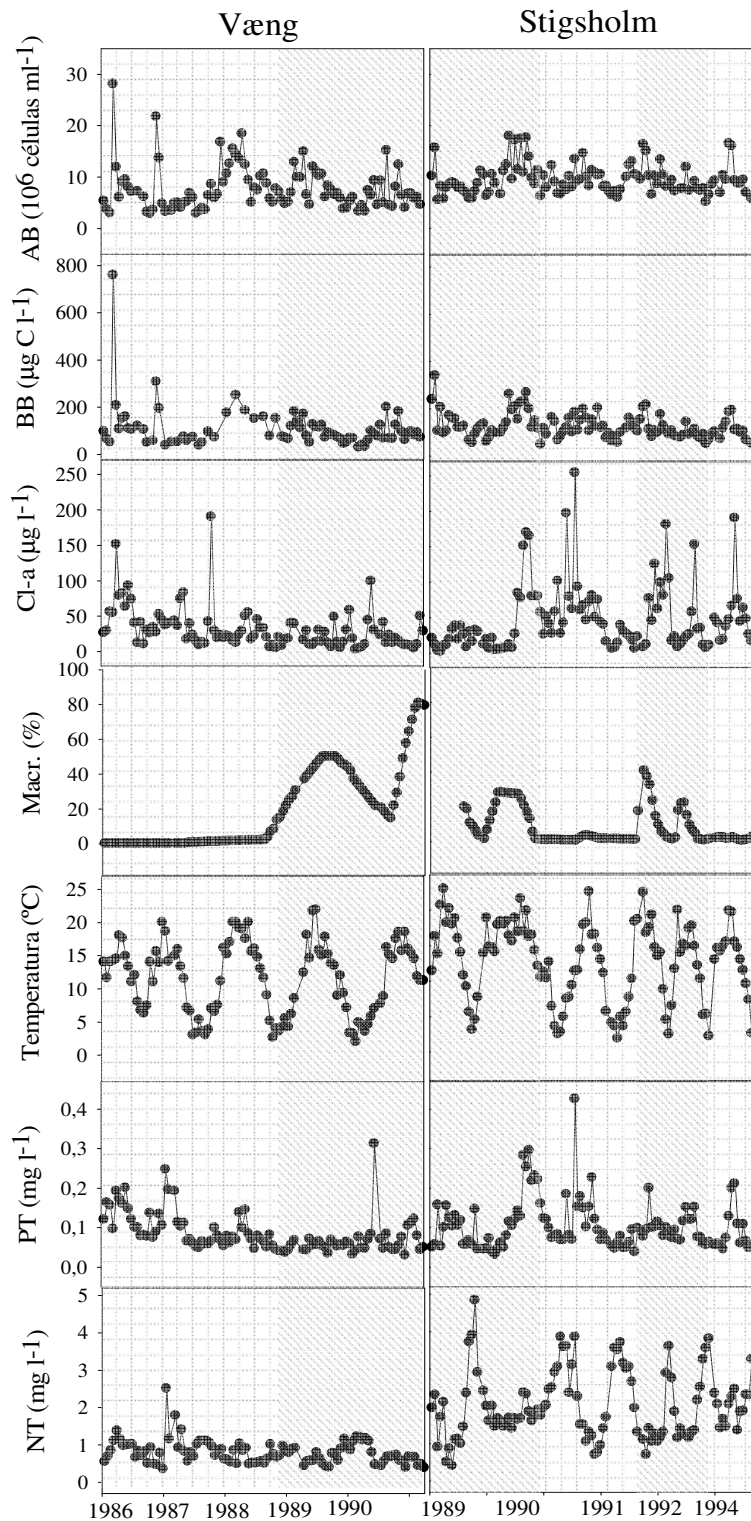


Gráfico 4: Distribuição das variáveis bióticas e abióticas no lago Væng e no lago Stigsholm: abundância bacteriana (AB), biomassa bacteriana (BB), clorofila-a (Cl-a), porcentagem de macrófitas (Macr.), temperatura, fósforo total (PT) e nitrogênio total (NT). □ Período sem macrófitas ▣ Período dominado por macrófitas.

A influência da presença de macrófitas sobre a abundância e a biomassa bacteriana, nitrogênio total e fósforo total, foram testadas através das comparações entre os períodos com dominância de macrófitas e períodos com pequena cobertura destas plantas. Foram considerados como períodos com dominância de macrófitas aqueles que possuíam cobertura acima de 10% e apenas os meses de junho, julho e agosto foram analisados para eliminar a influência da sazonalidade. O percentual de macrófitas foi determinado pela influência destas plantas sobre comunidade fitoplanctônica, sendo que diferenças significativas no valor de clorofila-a, em ambos os sistemas, foi encontrado em coberturas acima de 10%. A abundância bacteriana e biomassa bacteriana, nitrogênio e fósforo total não foram diferentes entre os dois períodos no lago Stigsholm ( $p > 0,05$ , Tabela 8). No Lago Væng, contudo, diferenças significativas foram encontradas entre as médias de nitrogênio total e fósforo total ( $p < 0,05$ , Tabela 8).

Tabela 8: Comparação entre as médias das variáveis físicas, químicas e biológicas nos períodos dominados por macrófitas e nos períodos sem macrófitas. Variáveis: porcentagem do volume do lago infestado por macrófitas (PVI), abundância bacteriana (AB), biomassa bacteriana (BB), clorofila-a (Cl-a), nitrogênio total (NT) e fósforo total (PT). O número de amostras (n) foi dado entre parênteses.

	Lago Stigsholm			Lago Væng		
	Presente	Ausente	teste-T (p)	Presente	Ausente	teste-T (p)
<b>Macrófitas (PVI %)</b>	22,65 (16)	7,60 (14)	< 0,05	49,01 (13)	0,70 (21)	< 0,05
<b>Cl-a (<math>\mu\text{g l}^{-1}</math>)</b>	34,50 (16)	84,10 (14)	< 0,05	14,31 (13)	46,65 (21)	< 0,05
<b>AB (<math>10^6</math> células <math>\text{ml}^{-1}</math>)</b>	11,63 (15)	11,69 (13)	> 0,05	8,21 (13)	10,04 (21)	> 0,05
<b>BB (<math>\mu\text{g C l}^{-1}</math>)</b>	155,66 (15)	143,06 (13)	> 0,05	103,98 (13)	192,07(21)	> 0,05
<b>NT (<math>\text{mg l}^{-1}</math>)</b>	1,47 (16)	1,64 (14)	> 0,05	0,57 (13)	0,95 (21)	< 0,05
<b>PT (<math>\text{mg l}^{-1}</math>)</b>	0,11 (16)	0,15 (14)	> 0,05	0,06 (13)	0,13 (21)	< 0,05

Relações fracas entre a abundância bacteriana e as concentrações de clorofila-a foram encontradas no lago Stigsholm ( $r^2 = 0,07$ ,  $p < 0,05$ ) e Væng ( $r^2 = 0,02$ ,  $p < 0,05$ ), como mostra o gráfico 5. Regressões simples foram desenvolvidas entre a razão biomassa bacteriana:clorofila-a e a cobertura de macrófitas nos dois lagos (Gráfico 6). Apenas dados correspondentes ao verão foram considerados nas análises, evitando assim a interferência da sazonalidade na relação. Em ambos os lagos a razão bactéria:clorofila-a aumentou com o aumento da cobertura de macrófitas (Gráfico 6). No Lago Stigsholm as macrófitas explicaram 39% da razão e no Lago Væng elas explicaram 54%.

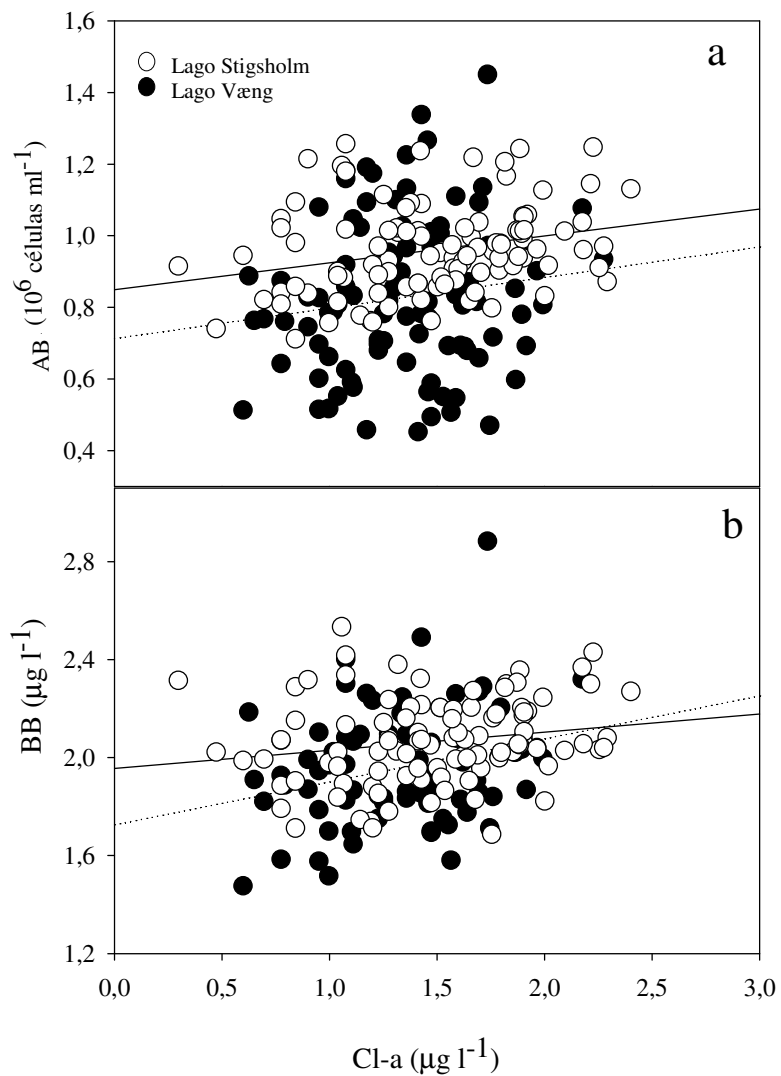


Gráfico 5: Relações entre o bacterioplâncton e a concentração de clorofila-a nos lagos Væng e Stigsholm. (a) Regressões entre  $\log_{10}$  abundância bacteriana (AB) e  $\log_{10}$  clorofila-a (Cl-a) no lago Stigsholm e no lago Væng. Stigsholm - reta inteira da equação  $\log_{10} AB = 0,85 + 0,08 \log_{10} Cl-a$ . Væng - reta tracejada da equação  $\log_{10} AB = 0,71 + 0,09 \log_{10} Cl-a$ . (b) Regressões entre  $\log_{10}$  biomassa bacteriana (BB) e  $\log_{10}$  clorofila-a (Cl-a). Stigsholm - reta inteira da equação  $\log_{10} BB = 1,96 + 0,07 \log_{10} Cl-a$ . Væng - reta tracejada da equação  $\log_{10} BB = 1,73 + 0,18 \log_{10} Cl-a$ .

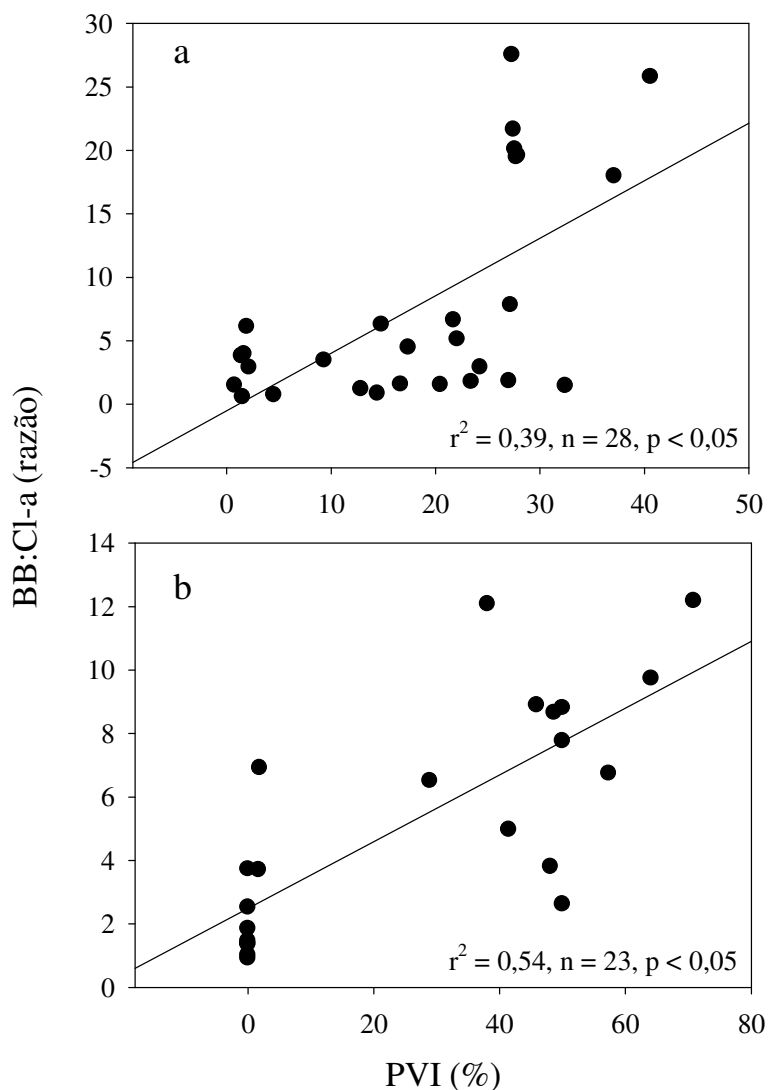


Gráfico 6: Relação entre a razão biomassa bacteriana:clorofila-a (BB:Cl-a) e a porcentagem de volume do lago ocupado por macrófitas (PVI) nos Lagos Stigsholm e Væng. (a) Stigsholm - reta da equação  $BB:Cl-a = -0,50 + 0,45macr$ . (b) Væng - reta da equação  $BB:Cl-a = 2,5 + 0,11macr$ .

A temperatura foi significativamente relacionada a todas as variáveis bacterianas nos lagos Stigsholm e Væng (Tabela 9). No lago Stigsholm as bactérias estiveram positivamente relacionadas à temperatura e fósforo. Tais variáveis explicaram 38% da abundância bacteriana, ou seja, 30% mais do que foi obtido na regressão simples. A exclusão de clorofila-a da regressão múltipla não enfraqueceu o coeficiente de determinação da equação ( $r^2 = 0,38$ ). Isso foi confirmado pelo valor do CIA (-414,4) que indicou como melhor modelo o que considerou apenas fósforo e temperatura no lago Stigsholm (Tabela 9). Resultados similares

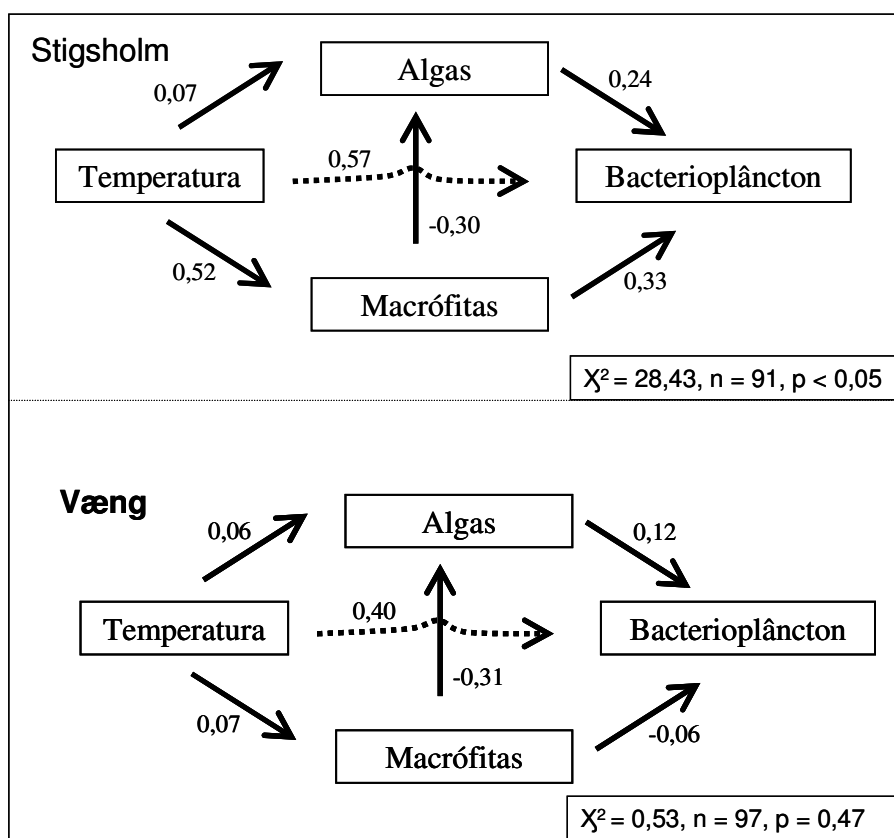


foram encontrados para as regressões múltiplas com biomassa bacteriana. No Lago Væng o coeficiente de determinação aumentou de 0,02 para 0,17 com a inclusão de temperatura nas análises da abundância bacteriana e aumentou de 0,07 para 0,22 nas análises de biomassa. Entretanto, os valores do CIA mostraram que o melhor modelo para explicar a variação da abundância bacteriana no lago Væng foi o que considerou apenas temperatura (-312,8), enquanto que para biomassa bacteriana o melhor modelo incluiu temperatura e clorofila (-223,1; Tabela 9).

Tabela 9: Regressões simples e múltiplas entre abundância bacteriana, biomassa bacteriana e as variáveis biológicas e abióticas: clorofila-a (Cl-a), temperatura (temp.) e fósforo total (PT). Excetuando a temperatura, todos os dados foram transformados em função logarítmica de base 10. As equações foram verificadas por procedimentos “stepwise forward & backward”. O melhor modelo foi avaliado pelo valor do Critério de Akaike (em negrito).\*\*Nível de significância  $p < 0,05$ ; \*\*\*Nível de significância  $p < 0,001$ .

	<b>Intercepto</b>	<b>log<sub>10</sub>Cl-a</b>	<b>temp</b>	<b>log<sub>10</sub>PT</b>	<b>r<sup>2</sup></b>	<b>n</b>
<b>Lago Stigsholm</b>						
log <sub>10</sub> AB	0,85	0,08**			0,07	102
	0,70	0,08**	0,01***		0,29	102
	<b>0,95</b>	-	<b>0,01***</b>	<b>0,13***</b>	<b>0,38</b>	<b>91</b>
log <sub>10</sub> BB	1,96	0,07**			0,04	101
	1,73	0,08**	0,02***		0,31	101
	<b>2,13</b>	-	<b>0,01***</b>	<b>0,23**</b>	<b>0,38</b>	<b>90</b>
<b>Lago Væng</b>						
log <sub>10</sub> AB	0,71	0,09**			0,02	97
	0,58	0,05**	0,02***		0,17	97
	<b>0,64</b>	-	<b>0,02***</b>	-	<b>0,16</b>	<b>97</b>
log <sub>10</sub> BB	0,07	0,17**			0,07	74
	<b>1,56</b>	<b>0,15**</b>	<b>0,02**</b>	-	<b>0,22</b>	<b>74</b>

O modelo conceitual, proposto por este estudo, considerou o papel regulador das macrófitas aquáticas e da temperatura sobre a dinâmica da comunidade bacteriana. Os modelos mostraram respostas diferentes para as vias diretas, nas quais a temperatura e as macrófitas atuam diretamente sobre o bacterioplâncton, e indiretas, nas quais estes fatores influenciam outras comunidades e estas controlam as bactérias (Esquema 3). No lago Stigsholm as macrófitas aquáticas exercem um efeito direto positivo ( $r \equiv 0,33$ , Esquema 3) e um efeito indireto negativo mais fraco ( $r \equiv -0,22$ , Tabela 10). A temperatura neste lago exerceu forte influência direta sobre as bactérias ( $r \equiv 0,57$ , Esquema 3). No lago Væng tanto o efeito direto ( $r \equiv -0,06$ , Esquema 3) quanto o indireto ( $r \equiv -0,37$ , Tabela 10) foram negativos, sendo que o efeito indireto das macrófitas sobre o bacterioplâncton foi maior. A temperatura também exerceu forte influência direta sobre as bactérias no lago Væng.



Esquema 3: Análise de trilha para o lago Stigsholm e para o lago Væng. Os números correspondem aos coeficientes de trilha padronizados,  $\chi^2$  e  $p$  correspondem ao teste de Qui-quadrado.

Tabela 10: Análise de trilha da biomassa bacteriana vs. variáveis explicativas: Clorofila-a (fitoplâncton), macrófitas e temperatura. Os coeficientes de trilha foram obtidas pela equação  $Y = x_1\beta_1 + x_2\beta_2 + \dots + \mu$ , onde  $\beta$  é o coeficiente de efeito direto e  $\mu$  é o coeficiente residual.

	Direto	Indireto
<b>A - Lago Stigsholm</b>		
<b>Fitoplâncton</b>		
Efeito direto	0,24	
<b>Macrófitas</b>		
Efeito direto	0,33	
Efeito indireto via algas		-0,22
<b>Temperatura</b>		
Efeito direto	0,57	
Efeito indireto via algas		0,07
Efeito indireto via macrófitas		0,33
<b>B - Lago Væng</b>		
<b>Fitoplâncton</b>		
Efeito direto	0,12	
<b>Macrófitas</b>		
Efeito direto	-0,06	
Efeito indireto via algas		-0,37
<b>Temperatura</b>		
Efeito direto	0,40	
Efeito indireto via algas		0,20
Efeito indireto via macrófitas		0,08

#### 4.3 CADEIA TRÓFICA E GRADIENTE LATITUDINAL

As distribuições do nitrogênio total (NT) e fósforo total (PT) foram semelhantes nas regiões climáticas (Gráfico 7). A região temperada apresentou os maiores valores de NT e PT (ANOVA,  $p < 0.05$ ). Assim como os dados de NT e PT, os maiores valores da razão NT: PT também foram encontrados na região temperada, enquanto que o menor valor médio foi determinado para região subtropical (Gráfico 7). Similarmente aos nutrientes inorgânicos, o menor valor médio da concentração de carbono orgânico dissolvido (COD) foi encontrado na região subtropical e o maior na região temperada (ANOVA,  $p < 0,05$ ).

As regiões climáticas foram divididas em dois grupos quando considerado o tempo de residência hidrológico dos lagos (Gráfico 7), sendo que a região subtropical foi semelhante à

tropical e as demais regiões semelhantes entre si (ANOVA,  $p < 0,05$ ). A pressão parcial de dióxido de carbono ( $p\text{CO}_2$ ) também mostrou variações ao longo do gradiente latitudinal. Em geral, a  $p\text{CO}_2$  foi menor nas maiores latitudes (ANOVA,  $p < 0,05$ ). Já a temperatura, como esperado, aumentou em sentido às menores latitudes e a média de precipitação anual foi significativamente diferente nas regiões Tundra, Subtropical e Tropical *i* (Gráfico 7).

As distribuições da abundância e biomassa bacteriana, abundância de ciliados e flagelados foram relativamente constantes ao longo do gradiente latitudinal (ANOVA,  $p > 0,05$ , Gráfico 8). A abundância bacteriana variou de 0,4 a  $3,5 \times 10^6$  células  $\text{ml}^{-1}$  e a biomassa bacteriana entre 15,6 e 756,1  $\mu\text{g C l}^{-1}$ . Apesar da distribuição da abundância bacteriana e de flagelados ser similar ao longo do gradiente latitudinal, a amplitude de variação da abundância de flagelados foi maior do que a encontrada para a abundância bacteriana (Gráfico 8), oscilando entre 0,4 e  $133,0 \times 10^3$  células  $\text{ml}^{-1}$ . A abundância de ciliados variou entre 0,4 e  $33,5 \times 10^3$  células  $\text{ml}^{-1}$ .

As outras comunidades planctônicas, biomassa do zooplâncton e fitoplâncton (baseada em clorofila-a), apresentaram distribuições diferentes ao longo do gradiente latitudinal (Gráfico 8). A biomassa zooplanctônica foi significativamente maior nas maiores latitudes, regiões de tundra e temperado (ANOVA,  $p < 0,05$ ), variando entre 3,5 a 4.466,3  $\mu\text{g C l}^{-1}$ . O mesmo padrão zooplanctônico foi encontrado para a distribuição da comunidade fitoplanctônica (clorofila-a), correspondendo aos maiores valores nas maiores latitudes (Gráfico 8). O menor valor de clorofila-a foi 0,6  $\mu\text{g l}^{-1}$  e o maior 2.888,9  $\mu\text{g l}^{-1}$ .

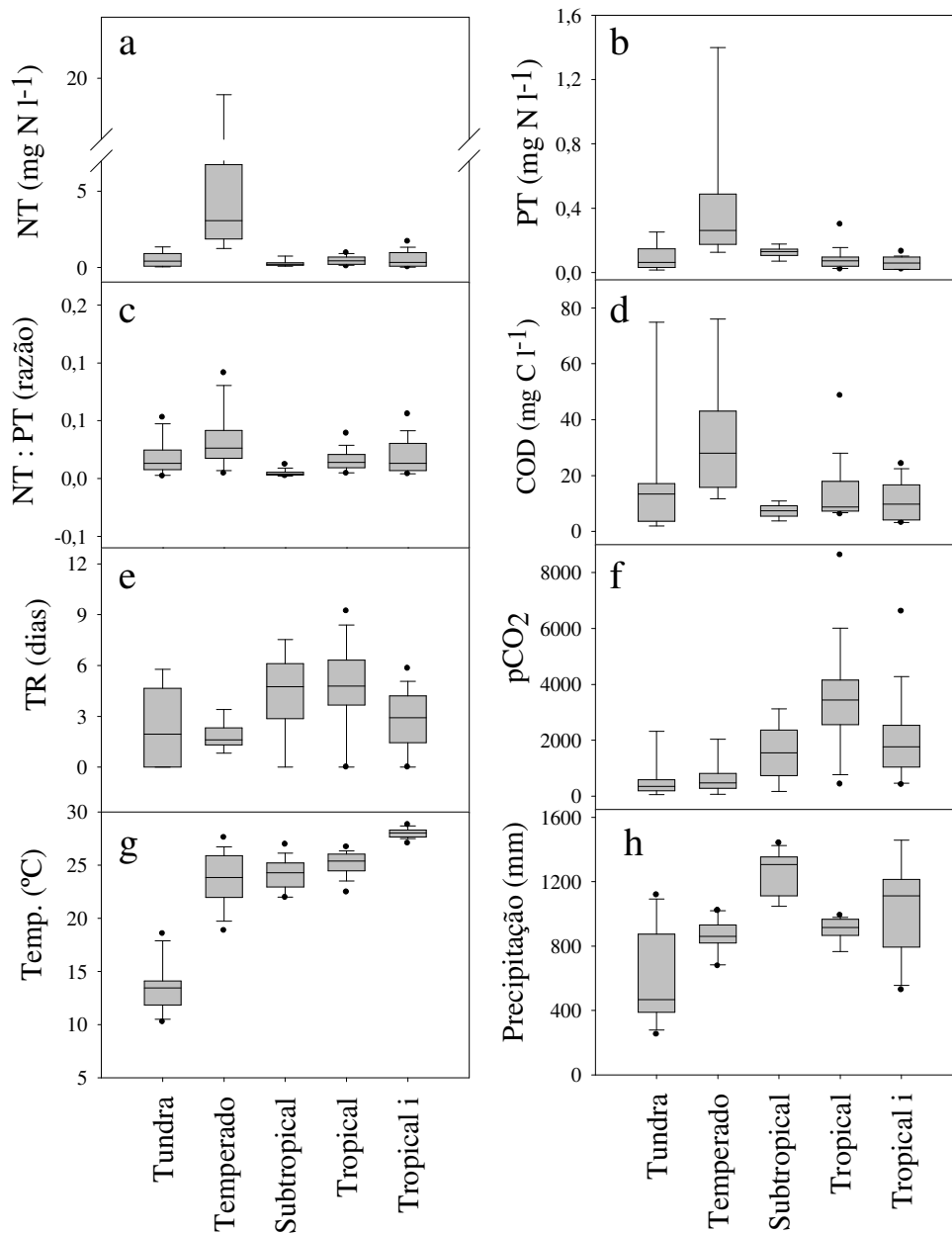


Gráfico 7: Distribuição das variáveis abióticas das cinco regiões climáticas da América do Sul. Box-plots do (a) nitrogênio total, (b) fósforo total, (c) razão NT:PT, (d) carbono orgânico dissolvido, (e) tempo de residência, (f)  $p\text{CO}_2$ , (g) temperatura, (h) precipitação anual nas diferentes regiões climáticas (Tundra, Temperado, Subtropical, Tropical, Tropical i). As linhas dentro das caixas são as médias. As caixas, travessões e pontos englobam 75, 90 e 95% dos dados, respectivamente.

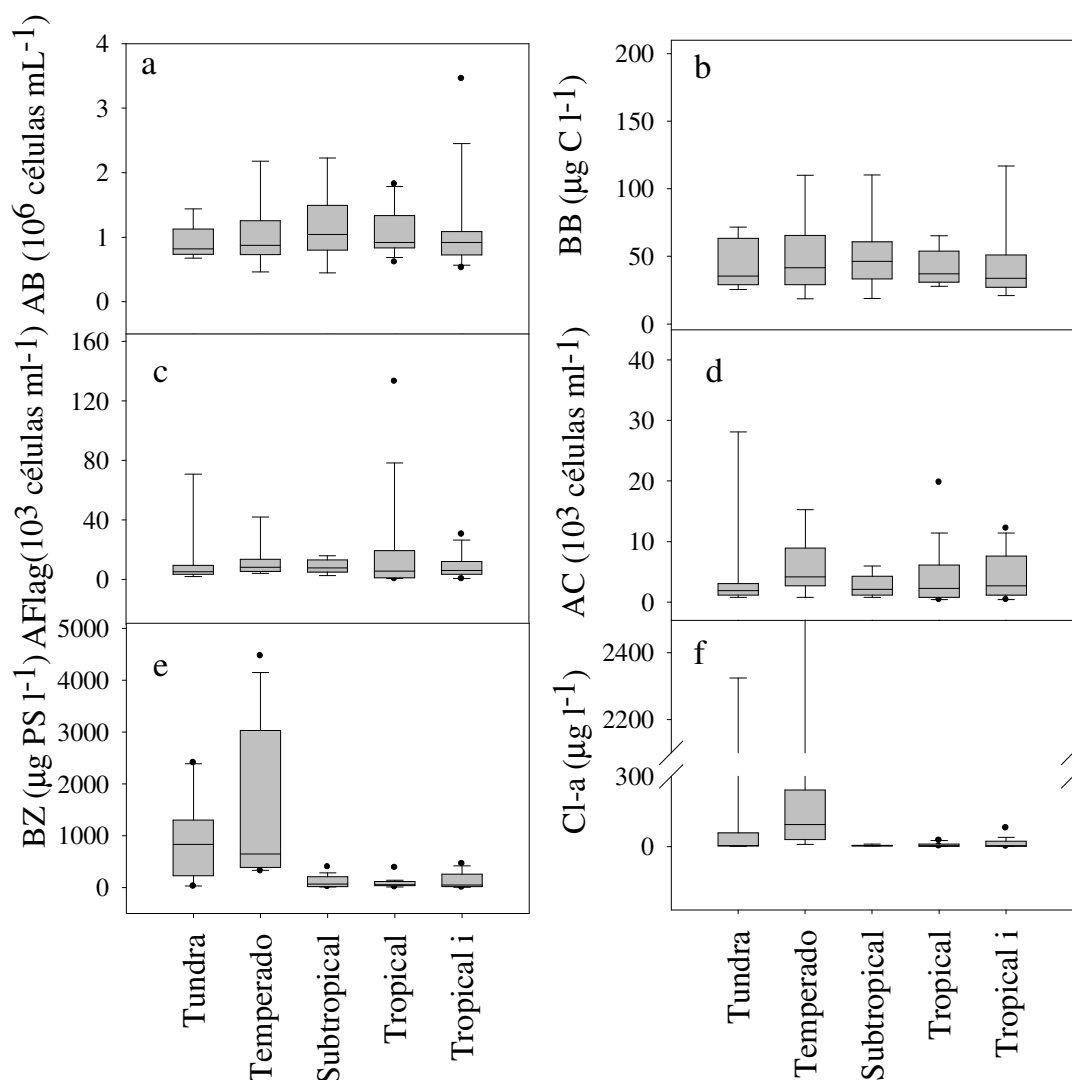


Gráfico 8: Distribuição das variáveis bióticas nas cinco regiões climáticas da América do Sul. Box-plots da (a) abundância bacteriana, AB; (b) biomassa bacteriana, BB; (c) abundância de flagelados, AFlag; (d) abundância de ciliados, AC (e) biomassa do zooplâncton, BZ (f) clorofila-a, Cl-a nas diferentes regiões climáticas (Tundra, Temperado, Subtropical, Tropical, Tropical *i*). As linhas dentro das caixas são as médias. As caixas, travessões e pontos englobam 75, 90 e 95% dos dados, respectivamente.

A distribuição da razão entre biomassa bacteriana e clorofila-a (BB:Cl-a) foi diferente ao longo do gradiente latitudinal, sendo que os menores valores foram determinados nas maiores latitudes, região tundra e temperado (ANOVA, Gráfico 9). Os valores da razão BB:Cl-a oscilaram entre 0,02 e 81,47. A razão entre a abundância bacteriana e abundância de flagelados (AB:AFlag) também foi diferente entre as regiões climáticas (Gráfico 9). A região tropical apresentou a razão AB:AFlag significativamente maior (ANOVA,  $p < 0,05$ )

comparada à região temperada (Gráfico 9). As outras regiões, tundra, subtropical e tropical *i*, apresentaram razões semelhantes ( $p > 0,05$ ). A razão entre a AB:AFlag variou entre 12,0 e 2.210,0.

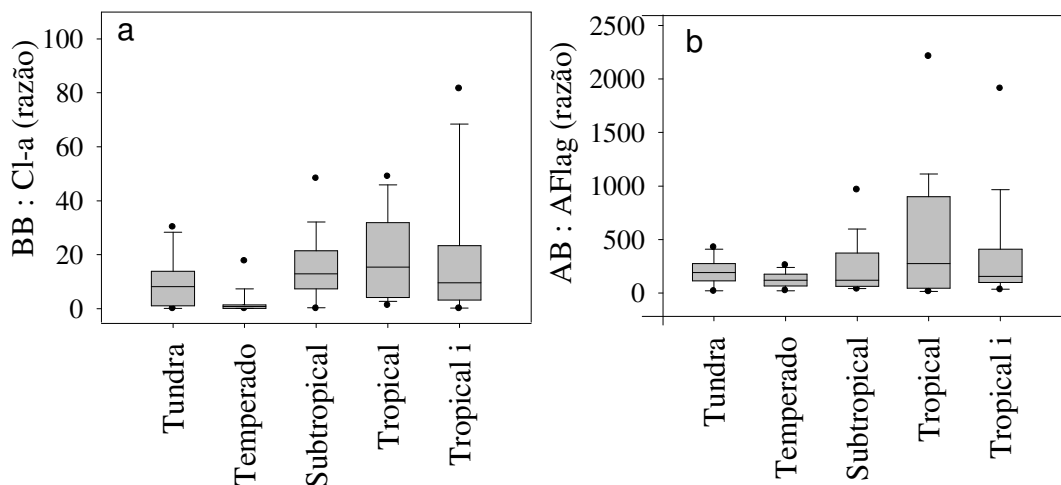


Gráfico 9: Distribuição das razões biomassa bacteriana:clorofila-a e abundância bacteriana:abundância de flagelados nas cinco regiões climáticas da América do Sul. Box-plot da (a) razão biomassa bacteriana:clorofila-a, BB:Cl-a; (b) razão abundância bacteriana:abundância flagelado, AB:AFlag nas diferentes regiões climáticas (Tundra, Temperado, Subtropical, Tropical, Tropical *i*). As linhas dentro das caixas são as médias. As caixas, travessões e pontos englobam 75, 90 e 95% dos dados, respectivamente.

Correlações significativas foram encontradas entre as razões BB:Cl-a e AB:AFlag e as variáveis geográficas, abióticas e bióticas (Tabela 11). Não foram observadas relações significativas entre a abundância e biomassa bacteriana e estes fatores. A razão BB:Cl-a foi positivamente relacionada ao tempo de residência, cobertura de macrófitas,  $p\text{CO}_2$  e à razão AB:AFlag. No entanto, a latitude, os nutrientes (nitrogênio, fósforo e carbono), a abundância de ciliados e a biomassa zooplânctônica influenciaram negativamente esta razão (Tabela 11). Já para a razão AB:AFlag foi observada uma correlação positiva apenas com o  $p\text{CO}_2$  e a razão BB:Cl-a, enquanto que uma correlação negativa também foi observada entre esta razão, os nutrientes e a latitude (Tabela 11).

Tabela 11: Correlação de Spearman entre as razões biomassa bacteriana:clorofila-a (BB:Cl-a) e abundância bacteriana:abundância flagelado (AB:AFlag) e os fatores locais. As abreviações são: TR – tempo de residência da água, COD – carbono orgânico dissolvido, NT – nitrogênio total, PT – fósforo total e pressão parcial de dióxido de carbono –  $p\text{CO}_2$  e PVI – porcentagem do lago infestado por macrófitas . Apenas fatores significativos foram considerados. NS – não significativo.

<b>Fatores</b>	<b>BB:Cl-a</b>	<b>AB:AFlag</b>
TR (dias)	0,38	ns
Temperatura (°C)	ns	ns
Latitude (y)	-0,36	-0,14
COD ( $\text{mg l}^{-1}$ )	-0,57	-0,21
NT ( $\mu\text{g N l}^{-1}$ )	-0,63	-0,19
PT ( $\mu\text{g P l}^{-1}$ )	-0,59	-0,21
NT:PT	-0,33	ns
$p\text{CO}_2$ (uatm)	0,41	0,25
Clorofila-a ( $\mu\text{g l}^{-1}$ )	ns	ns
PVI (%)	0,23	ns
Abundância de Flagelados ( $10^3$ células $\text{ml}^{-1}$ )	ns	ns
Abundância de Ciliados ( $10^3$ células $\text{ml}^{-1}$ )	-0,25	ns
Biomassa Zooplânctônica ( $\mu\text{g C l}^{-1}$ )	-0,60	ns
BB:Cl-a	ns	0,24
AB:AFlag	0,24	ns

Os modelos de regressão múltipla entre  $\log_{10}$  BB:Cl-a,  $\log_{10}$  AB:AFlag e todas as variáveis que apresentaram correlação na análise apresentada na tabela 11 - tempo de residência, latitude, NT, PT, razão NT:PT, COD, cobertura de macrófitas, abundância de ciliados e biomassa do zooplâncton – confirmaram apenas algumas relações (Tabela 12). 67% da variação da razão BB:Cl-a foi explicada pelo NT (-), cobertura de macrófitas (+) e biomassa do zooplâncton (-). Apenas 11% da variação da razão AB:AFlag foi explicada pelo carbono orgânico dissolvido (-) e  $p\text{CO}_2$  (+).



Tabela 12: Modelos de regressão múltipla entre as razões BB:Cl-a e AB:AFlag e variáveis físicas, químicas, biológicas e climáticas de 83 lagos da América do Sul. Abreviações são: BB:Cl-a – razão biomassa bacteriana:clorofila-a; AB:AFlag – razão abundância bacteriana:abundância de flagelados; NT – nitrogênio total; macr. – macrófitas; BZ – biomassa zooplantônica; COD – carbono orgânico dissolvido. As variáveis foram transformadas em função logarítmica de base 10 para aproximar da normalidade.

<b>Modelo</b>	<b>r<sup>2</sup></b>	<b>p</b>
log <sub>10</sub> BB:Cl-a		
3,08 - 0,78 log <sub>10</sub> NT + 0,21 log <sub>10</sub> macr. - 0,20 log <sub>10</sub> BZ	0,67	< 0,05
log <sub>10</sub> AB:AFlag		
-0,66 - 0,28 log <sub>10</sub> COD + 0,01 log <sub>10</sub> pCO <sub>2</sub>	0,11	< 0,05

## 5 DISCUSSÃO

### 5.1 PANORAMA GERAL

Os recursos hídricos, incluindo rios, reservatórios e lagos, são extremamente importantes para a população humana, sendo utilizados das mais diversas formas; recreação, abastecimento de água, fonte de alimento, transporte e geração de energia elétrica. Além disso, os corpos d'água têm grande importância ecológica, atuando na manutenção do clima, processamento de matéria e fluxo de energia, emissões de gases, etc (WETZEL, 2001). Dentro deste panorama, torna-se fundamental entender o funcionamento destes ecossistemas.

Os microrganismos são “componentes-chave” do funcionamento dos sistemas aquáticos, sendo as bactérias atuantes em diferentes funções ecológicas nestes ecossistemas (POMEROY, 2007). Em termos de estrutura trófica e fluxo de energia, as bactérias e o fitoplâncton ocupam o mesmo nível trófico, ambos fornecem energia para os consumidores primários (KALF, 2001). Além disso, as bactérias contribuem para a ciclagem dos nutrientes e são capazes de transferir matéria orgânica para níveis tróficos superiores (AZAM, 1983). Entretanto, alguns estudos mostram que apenas uma pequena fração da matéria orgânica absorvida pelas bactérias é transferida (COLE *et al.*, 2006), trazendo incerteza para o papel das bactérias nos sistemas aquáticos.

O primeiro objetivo específico abordou a interação do bacterioplâncton com outra comunidade planctônica, o fitoplâncton. Os resultados mostraram que nos sistemas tropicais em geral esta relação é fraca, principalmente quando comparado às relações encontradas em sistemas temperados (COLE *et al.*, 1988; JEPPESEN *et al.*, 1997). De acordo com o segundo objetivo, foi estudada a influência de uma comunidade não planctônica, as macrófitas, sobre o bacterioplâncton, mostrando que esta influência ocorre por vias diferentes (HUSS e WHERR, 2004) dependendo de cada sistema. E, finalmente os resultados encontrados para o último objetivo específico mostrou que a estrutura trófica microbiana é mais dependente de fatores como disponibilidade de nutrientes, predação e carbono, do que das condições climáticas e localização geográfica dos sistemas aquáticos.

### 5.2 INTERAÇÕES ENTRE O BACTERIOPLÂNCTON E O FITOPLÂNCTON

A relação entre o bacterioplâncton e o fitoplâncton e os fatores que a influenciam são bem conhecidos para sistemas temperados (BIRD e KALFF, 1984; CURRIE, 1990;

KRIZTBERG *et al.*, 2005; WHITE *et al.*, 1991), mas não para os trópicos. Esta dissertação contribui para o melhor entendimento desta relação nos sistemas tropicais, nos quais uma fraca relação foi encontrada. A divisão dos dados em tipos de sistema (rios, reservatórios e lagos) mostrou relações positivas, mas ainda fracas comparadas àquelas reportadas por estudos em sistemas continentais e marinhos (COLE *et al.*, 1988; WHITE *et al.*, 1991). Similarmente ao que tem sido observado (BIDDANDA *et al.*, 2001; NAGANUMA, 1997; SHIAH *et al.*, 2001) uma ampla variação das relações entre o bacterioplâncton e o fitoplâncton foi encontrada neste estudo, sendo associada ao tipo e estado trófico dos sistemas.

Vários estudos têm mostrado que a temperatura causa um fortalecimento da relação entre a comunidade bacteriana e a comunidade fitoplanctônica (STEWART e FRITSEN, 2004; WHITE *et al.*, 1991), sendo considerada um importante fator nos sistemas temperados (JEPPESEN *et al.*, 1997; JUGNIA *et al.*, 2007) e tropicais (APPLE *et al.*, 2008). De acordo com tal fato, os resultados mostraram que a temperatura influencia positivamente a relação entre bactérias e fitoplâncton, principalmente em sistemas como reservatórios. A resposta positiva desta relação para a temperatura é usualmente associada à fisiologia dos microrganismos autotróficos (HOCH e KIRCHMAN, 1993; MURREL, 2003). Apesar da temperatura ter fortalecido a relação entre as bactérias e o fitoplâncton, o intercepto-y da equação que considera estes três fatores (-1,65) foi menor do que os observados em estudos prévios (JEPPESEN *et al.*, 1997; WHITE *et al.*, 1991). Apple e colaboradores (2008) também encontraram um intercepto-y menor quando comparado a sistemas temperados e sugeriu que outros fatores além da temperatura determinam o menor intercepto desta relação nos sistemas tropicais.

Os primeiros estudos sobre a relação entre bactérias e o fitoplâncton já mostravam a influência da limitação de nutrientes sobre esta interação (CURRIE *et al.*, 1990). Entretanto, neste estudo não foram encontradas fortes evidências da influência de nutrientes inorgânicos para todos os sistemas. A inclusão de fósforo solúvel reativo nas análises de regressão múltipla fortaleceu a relação entre a abundância bacteriana e fitoplanctônica apenas nos reservatórios. Recentemente, Stets e Cotner (2008) em um estudo experimental em dois lagos temperados, mostraram que o fósforo inorgânico controla a relação entre o bacterioplâncton e o fitoplâncton independente da concentração de carbono orgânico. Contrapondo-se aos resultados de Stets e Cotner (2008), o presente estudo mostrou que o carbono também foi um importante fator para esta relação. A qualidade do carbono afeta o metabolismo bacteriano em sistemas tropicais (FARJALLA, 2009a), sendo que as altas razões de COD:NID e COD:PSR

podem indicar baixas concentrações de nutrientes inorgânicos, os quais influenciam na decomposição da carbono. As razões COD:NID:PSR (molar) neste estudo foram maiores (240:10:1) quando comparadas às razões de cultura (50:10:1, FAGERBAKKE *et al.*, 1996).

As relações encontradas se mantiveram fracas, mesmo após a inclusão dos nutrientes (nitrogênio, fósforo e carbono) e temperatura nas análises. Apesar de dados do zooplâncton não serem considerados neste estudo, é importante reconhecer o efeito deles na relação entre as bactérias e o fitoplâncton em sistemas tropicais. A predação nos trópicos e sistemas temperados é diferente. Tal fato ocorre porque a alta predação de peixes em águas tropicais proporciona a dominância de pequenos organismos zooplanctônicos (JEPPESEN *et al.*, 2007; MEERHOFF *et al.*, 2007), proporcionando uma alta abundância de rotíferos, ciliados e nanoflagelados (CRISMAN e BEARVER 1990; JEPPESEN *et al.*, 1996), potenciais predadores do bacterioplâncton. Com isso, baixas razões entre o bacterioplâncton e clorofila-a são esperadas em lagos quentes, apesar da produção bacteriana ser alta.

A variabilidade encontrada na relação entre o bacterioplâncton e o fitoplâncton indica que diferentes fatores explicam esta relação em cada sistema. Em lagoas costeiras brasileiras, por exemplo, foi mostrado que o estado trófico é um fator determinante na composição e produção fitoplanctônica (ROLAND, 1998). Geralmente o picoplâncton autotrófico é dominante em lagoas costeiras oligotróficas (ROLAND, 1998) e estes são excelentes competidores de nutrientes devido à alta razão superfície-volume (CALLIERI e STOCKNER, 2002), o que explica as relações fortes e negativas encontradas neste estudo para lagoas costeiras oligo-mesotróficas. A ausência de relação entre as bactérias e a concentração de clorofila-a nas lagoas costeiras, pode estar relacionada à retenção de poucas classes de tamanho do fitoplâncton pelo filtro usado nas análises.

Nos lagos de inundação a clorofila-a foi fortemente relacionada ao bacterioplâncton, sendo resultado da alta biomassa fitoplanctônica nestes sistemas, especialmente durante períodos de águas baixas (AMADO *et al.*, 2006; HUSZAR e REINOLDS, 1997; NABOUT *et al.*, 2006). A alta biomassa fitoplanctônica implica grande disponibilidade da principal fonte de carbono para o bacterioplâncton (carbono fitoplanctônico) e, conseqüentemente, forte relação entre eles. Portanto, o regime hidrológico nos lagos de inundação é um importante fator direcionador desta relação.

Como esperado, relações fracas entre o bacterioplâncton e o fitoplâncton foram encontradas nos rios, que são caracterizados por baixa biomassa fitoplanctônica, com alta produção apenas onde o fluxo não é intenso e a turbidez é menor (REYNOLDS, 1995; SOARES *et al.*, 2007). Relações fracas também foram encontradas nos reservatórios,

provavelmente devido às pequenas concentrações de clorofila-a e abundância fitoplanctônica observadas na maioria destes sistemas amostrados para este estudo. Baixos valores de biomassa fitoplanctônica já foram reportados para reservatórios brasileiros anteriormente (BORGES *et al.*, 2008) e são explicados como consequência do pequeno tempo de residência (PIVATO *et al.*, 2006). As diferenças encontradas neste estudo para as regressões entre a abundância bacteriana e a abundância fitoplanctônica e as regressões entre a abundância bacteriana e clorofila-a, sugerem que ambas as análises devem ser realizadas nos sistemas aquáticos.

Muitas das relações encontradas neste estudo foram mais fracas do que aquelas encontradas em estudos de sistemas temperados (Tabela 6). Em alguns casos, as relações foram mais fracas do que as encontradas mesmo em outros sistemas tropicais (BOUVY *et al.*, 1998; SARMENTO *et al.*, 2008; STENUITE *et al.*, 2009; ZINABY e TAYLOY, 1997). As fracas relações comparadas aos outros estudos são provavelmente relacionadas à grande heterogeneidade de sistemas incluídos neste estudo, enquanto que outros são baseados em um único sistema.

Os coeficientes de inclinação das equações de regressão indicam a proporção de carbono fitoplanctônico assimilado pelas bactérias (CURRIE 1990) e o intercepto-y indica a abundância bacteriana suportada por unidade de biomassa fitoplanctônica (SIMON *et al.*, 1992). Apesar de fortes relações terem sido encontradas por SARMENTO e colaboradores (2008), o intercepto-y encontrado por eles foi menor do que os observados em sistemas temperados, em acordo com este estudo. Tal fato sugere que uma menor abundância bacteriana é suportada pelo fitoplâncton em sistemas tropicais.

Em síntese, relações fracas entre o bacterioplâncton e o fitoplâncton foram observadas nos sistemas brasileiros. A adição de fósforo solúvel reativo, carbono orgânico dissolvido e temperatura fortaleceu a relação, porém esta se manteve fraca. Relações positivas foram encontradas nos reservatórios e lagos de inundação, enquanto que relações negativas foram encontradas em lagoas costeiras oligo-mesotróficas. A variabilidade na relação entre o bacterioplâncton e o fitoplâncton encontrada para as análises nos rios, reservatórios e lagos, sugere que os direcionadores desta relação são diferentes e característicos para cada sistema. Os resultados também indicam que em sistemas tropicais uma menor abundância bacteriana é suportada pela biomassa fitoplanctônica.

### 5.3 BACTERIOPLÂNCTON E MACRÓFITAS

A influência das macrófitas aquáticas sobre a dinâmica do bacterioplâncton ainda não é bem conhecida. Os resultados encontrados nesta dissertação sugerem que as macrófitas aquáticas influenciam as bactérias por diferentes vias, diretamente ou indiretamente através da alteração de outras comunidades planctônicas. Os resultados também indicam que as macrófitas submersas podem ser importantes fontes de matéria orgânica nestes sistemas. Além disso, o aumento da cobertura de macrófitas nos lagos rasos provoca alterações na relação entre o bacterioplâncton e o fitoplâncton.

O aumento da cobertura de macrófitas proporcionou alterações químicas e nas comunidades dos lagos, principalmente na concentração dos nutrientes e clorofila-a. A redução da concentração de nutrientes da água, devido ao aumento de macrófitas, já foi apontada em outros estudos (ROONEY e KALF, 2003a). Além de absorverem os nutrientes disponíveis na coluna d'água, as macrófitas submersas diminuem a resuspensão de nitrogênio e fósforo do sedimento ocasionando forte redução destes nos lagos (NURMINEN e HORPPILA, 2009). A espécie *Elodea canadensis*, dominante no lago Væng, foi apontada na literatura como excelente redutora de fósforo da água (GAO *et al.*, 2009). Em contrapartida, no lago Stigsholm a concentração de fósforo foi alta em alguns períodos dominados por macrófitas, o que pode estar relacionado à fisiologia da macrófita dominante neste sistema, *Potamogeton pectinatus*. Tal espécie está associada às altas concentrações de nitrogênio e fósforo na água (SCHNEIDER e MELZER, 2004).

O declínio da biomassa fitoplanctônica na presença de macrófitas (ver SCHEFFER, 1998; SØNDERGAARD e MOSS, 1988) foi suportado pela relação negativa entre a porcentagem de macrófitas e a biomassa fitoplanctônica (Cl-a) nos dois sistemas. O efeito alelopático tem sido apresentado na literatura como um dos causadores da inibição do crescimento fitoplanctônico pelas macrófitas aquáticas (MULDERIJ *et al.*, 2007). Entretanto, provavelmente, este não é o principal inibidor do fitoplâncton nestes sistemas, já que as espécies *E. canadensis* e *P. pectinatus* apresentam em geral baixa atividade alelopática (HILT e GROSS, 2008). Além disso, a competição por nutrientes entre macrófitas e algas pode ter um efeito mais forte do que os compostos alelopáticos (LÜRLING *et al.*, 2006). Portanto, o efeito negativo das macrófitas sobre o fitoplâncton foi devido à redução e conseqüente competição por nutrientes. A redução da disponibilidade de luz também é outro fator que pode inibir o crescimento fitoplanctônico, mas a formação de filamentos atenua a competição entre algas e macrófitas aquáticas (MULDERIJ *et al.*, 2005), o que explica o aumento de

algas filamentosas com o aumento da cobertura de macrófitas no lago Stigsholm ( $r^2 = 0,67$ ; dados não apresentados).

Apesar de alguns estudos mostrarem redução dos valores da abundância e da biomassa bacteriana com aumento de macrófitas aquáticas (JEPPESEN *et al.*, 1992; JEPPESEN *et al.*, 2002), tal fato não foi notado neste estudo. A biomassa bacteriana foi similar na presença e ausência de macrófitas, o que corrobora com o estudo experimental de Søndergard e colaboradores (1997) que encontrou uma alta produção bacteriana na presença e ausência de densa população destas plantas. O lixiviado de algumas espécies de macrófitas, como *P. pectinatus*, é considerado na literatura como substrato lábil para o crescimento bacteriano (FARJALLA *et al.*, 2009b). Portanto, a alta biomassa bacteriana na presença de macrófitas sugere que nestes sistemas elas servem de substrato para o bacterioplâncton, possibilitando em alguns casos valores maiores da produção bacteriana (ROONEY e KALFF, 2003b).

Além das macrófitas, fósforo e temperatura influenciaram significativamente as bactérias. A temperatura exerce o principal impacto sobre a comunidade bacteriana e este impacto está de acordo com outros estudos (APPLE *et al.*, 2008; JEPPESEN *et al.*, 1997), apesar de alguns terem encontrado fraca relação entre o bacterioplâncton e as altas temperaturas (HOCH e KIRCHMAN, 1993; OCHS *et al.*, 1995). A fraca relação entre o bacterioplâncton e a temperatura é explicada pela limitação da disponibilidade de nutrientes, ocasionada pelo aumento da temperatura (OCHS *et al.*, 1995).

O carbono oriundo do fitoplâncton, como já mencionado nesta dissertação, é uma das fontes mais lábeis para o bacterioplâncton (KRITZBERG *et al.*, 2005) e fortes relações têm sido encontradas entre estas comunidades (BIRD e KALF, 1984; COLE *et al.*, 1988; SARMENTO *et al.*, 2008), ao contrário do que foi observado neste estudo. Porém, é importante ressaltar que as regressões simples e múltiplas desenvolvidas consideraram os períodos com ausência e presença de macrófitas e estas plantas podem enfraquecer a relação entre o bacterioplâncton e fitoplâncton (JEPPESEN *et al.*, 1992).

A influência das macrófitas sobre a relação entre as bactérias e o fitoplâncton foi confirmada pelo aumento da razão BB:Cl-a com o aumento da porcentagem de macrófitas submersas nestes sistemas. Esta alteração provavelmente ocorreu devido a inibição da comunidade fitoplanctônica na presença de macrófitas, como já citada acima, e conseqüente aumento da razão BB:Cl-a. Além disso, Jeppesen e colaboradores (1992) já haviam observado que o aumento da razão entre produção bacteriana e fitoplanctônica está associado ao aumento da cobertura de macrófitas no lago Væng, sendo explicado neste sistema pela matéria orgânica excretada pelas plantas como uma importante fonte de carbono para as

bactérias. Evidentemente, nem todo metabolismo bacteriano destes sistemas é atribuído às macrófitas ou à zona litoral porque as bactérias planctônicas podem utilizar também a matéria alóctone proveniente da bacia (ver KALFF, 2001).

Um estudo experimental em lago temperado demonstrou que macrófitas podem influenciar de forma negativa e positiva a comunidade bacteriana (HUSS e WEHR, 2004). A influência das macrófitas e da temperatura sobre o bacterioplâncton nos lagos Væng e Stigsholm apresentou vias diferentes. No Lago Stigsholm o efeito direto da temperatura e das macrófitas sobre o bacterioplâncton foi positivo e mais forte do que o efeito indireto (através da comunidade fitoplanctônica). Este efeito das macrófitas sugere que estas plantas podem ser um importante substrato de carbono orgânico dissolvido para as bactérias neste sistema (HUSS e WEHR, 2004; ROONEY e KALFF, 2003). A hipótese de que fósforo e carbono derivados de macrófitas estimulam a produção bacteriana foi suportado por experimentos, nos quais a adição de matéria orgânica derivada de macrófitas resultou em maior crescimento bacteriano do que quando comparado às adições de algas (WEHR *et al.*, 1999). A predominância de influência indireta (via comunidade fitoplanctônica) e negativa no lago Væng sugere supressão do fitoplâncton pelas macrófitas (WEHR *et al.*, 1999). Provavelmente, os resíduos da equação correspondem ao efeito cascata provocado pela alteração na comunidade zooplanctônica (JÜRGENS e JEPPESEN, 1998).

Este estudo mostrou que as macrófitas aquáticas influenciam a dinâmica da comunidade bacteriana por diferentes vias, diretamente ou indiretamente pela inibição de outras comunidades. As vias de influência das macrófitas submersas são direcionadas pela liberação ou absorção de nutrientes ocasionados por estas plantas, o que está associado à espécie dominante em cada sistema. Além disso, estas plantas alteram a relação entre o bacterioplâncton e outras comunidades planctônicas.

#### 5.4 CADEIA TRÓFICA E GRADIENTE LATITUDINAL

As alterações climáticas e o aquecimento global têm provocado intensos debates na ciência. O aumento da temperatura pode causar diversas alterações nos sistemas aquáticos (MOSS *et al.*, 2003; STRAILE *et al.*, 2003) e conseqüentemente na estrutura trófica microbiana. A distribuição dos lagos rasos no Continente Sul Americano permite um gradiente ideal para estudar este efeito da temperatura. Os resultados encontrados nesta dissertação sugerem que os principais componentes da alça microbiana (bactérias e



flagelados) são mais dependentes de fatores como nutrientes, predadores e macrófitas do que da latitude e das variações climáticas.

Diferentes distribuições dos fatores abióticos (nutrientes, carbono, tempo de residência,  $p\text{CO}_2$  e precipitação) foram observadas ao longo do gradiente latitudinal. Apesar dos baixos valores dos nutrientes (nitrogênio, fósforo e carbono) terem sido encontrados nas menores latitudes, foi reportado para estes mesmos lagos que, outros fatores como o uso da terra e a hidrologia dos sistemas tem uma influência maior sobre a limitação dos nutrientes do que as condições climáticas (KÖSTEN, 2009). De qualquer forma, altas temperaturas estão associadas à limitação destes compostos (OCHS *et al.*, 1995).

A heterotrofia dos lagos é observada quando o sistema aquático encontra-se supersaturado em  $\text{CO}_2$ , emitindo este gás para a atmosfera (COLE *et al.*, 1994). Geralmente, tal fato ocorre em função do metabolismo heterotrófico na decomposição da matéria alóctone (JONSSON *et al.*, 2003), de forma que a respiração planctônica excede a produção primária (DEL GIORGIO *et al.*, 1997). Considerando, que muitos processos biológicos estão associados à temperatura, era esperado que variações da  $p\text{CO}_2$  fossem encontradas ao longo do gradiente latitudinal, tendo sido observado maiores valores nas menores latitudes. Em um estudo nestes mesmos sistemas, Kosten e colaboradores (submetido) encontraram que o aumento da  $p\text{CO}_2$  nas maiores temperaturas estava associado à produtividade e hidrologia dos sistemas, e sugeriram que a emissão de carbono em lagos temperados pode aumentar com as alterações climáticas.

Apesar de efeitos do aumento da temperatura sobre as populações aquáticas (APPLE *et al.*, 2008; PARK *et al.*, 2004) já terem sido reportados, nenhum padrão de distribuição da abundância e biomassa bacteriana, flagelados e ciliados relacionado à latitude foi observado. Outros estudos já haviam demonstrado que o aumento da temperatura não causa alteração direta nos microrganismos, mas atuam nos processos biológicos deles (MONTAGNE *et al.*, 2003) e indiretamente influenciam a cadeia trófica microbiana (CHRISTOFFERSEN *et al.*, 2006). Ao contrário do que foi observado para aqueles microrganismos heterotróficos, valores significativamente menores foram encontrados para biomassa do zooplâncton em menores latitudes, tais valores podem ser atribuídos, provavelmente, à alta predação de peixes em águas tropicais (JEPPESEN *et al.*, 2007; MEERHOFF *et al.*, 2007).

A transferência de carbono pelas bactérias é uma importante via da cadeia microbiana aquática (POMEROY *et al.*, 2007). O carbono bacteriano pode constituir metade do fluxo do carbono para os níveis tróficos superiores (WORK *et al.*, 2005) e estima-se que cerca de 20% da produção primária é convertida em produção bacteriana nos sistemas aquáticos (COLE *et*

*al.*, 1988). Portanto, a relação entre os autotróficos e as bactérias heterotróficas e entre estas e os protistas são fundamentais para entender a estrutura da cadeia trófica microbiana. Neste estudo, tanto a razão entre bactérias e autotróficos (clorofila-a) quanto a razão entre bactérias e flagelados foram diferentes entre as regiões climáticas, sendo que os maiores valores foram determinados nas regiões (sub)tropicais onde, em geral, foram observados os menores valores de clorofila e nutrientes. Já foi mostrado na literatura que a relação entre autotróficos e bactérias heterotróficas (COTNER e BIDDANDA, 2002) aumenta com a redução da disponibilidade de nutrientes nos sistemas aquáticos. Contudo, as maiores razões entre bactérias e flagelados são reportadas em sistemas mais enriquecidos (SANDERS *et al.*, 1992). Provavelmente, as menores razões observadas foram atribuídas à predação, já que as maiores biomassas zooplanctônicas foram encontradas nas regiões com menores razões bactérias-flagelados.

Apesar das diferenças entre as regiões climáticas, este estudo não mostrou nenhum padrão linear da estrutura microbiana em relação à latitude. Em outro estudo nestes mesmos sistemas, MENDONÇA *et al.* (2007), utilizando isótopos estáveis, também não encontrou padrões para o fluxo de energia em cadeias alimentares. Além disso, os modelos de regressão mostraram que estas relações são mais dependentes do zooplâncton, nutrientes (BIDDANDA *et al.*, 2001) e cobertura de macrófitas (JEPPESEN *et al.*, 1992). Os resultados encontrados neste estudo indicam que a estrutura trófica microbiana é mais dependente das características particulares dos lagos do que do padrão geral do gradiente latitudinal.

## 6 CONCLUSÕES

i - A relação entre o bacterioplâncton e o fitoplâncton nos sistemas brasileiros é fraca devido à heterogeneidade de dados incluídos neste estudo, uma vez que esta relação é influenciada por fatores diferentes em cada sistema;

ii – A influência das macrófitas aquáticas sobre o bacterioplâncton ocorre por vias diferentes, sendo que estas vias são direcionadas pela liberação ou absorção de nutrientes por estas plantas e pelo efeito inibidor sobre comunidade fitoplanctônica;

iii - As razões entre o bacterioplâncton e o fitoplâncton, e entre o bacterioplâncton e os flagelados são maiores nas menores latitudes, porém são mais dependentes de fatores como disponibilidade de nutrientes, predação, carbono orgânico e macrófitas.

## REFERÊNCIAS

- AGASILD, H.; NÖGES, T. Cladoceran and rotifer grazing on bacteria and phytoplankton in two shallow eutrophic lakes: in situ measurement with fluorescent microspheres. **Journal Plankton Research**, v. 27, p. 1155–1174, 2005.
- AMADO, A. M. et al. Complementary pathways on dissolved organic carbon removal pathways in clear- water Amazonian ecosystems: photochemical degradation and bacterial uptake. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 56, p. 8-7, 2006.
- ANDERSON, A. et al. Changes in the pelagic microbial food web due to artificial eutrophication. **Aquatic Ecology**, v. 40, p. 299-313, 2006.
- APPLE, J. K. Temperature, salinity, nutrients and covariation of bacterial production and chlorophyll-a in estuarine ecosystems. **Journal of Coastal Research**, v. 55, p. 59-75, 2008.
- ARHONDITSIS, G. B. et al. Exploring ecological patterns with structural equation modeling and Bayesian analysis. **Ecological Modelling**, v.192, p.385-409, 2006.
- AZAM, F. et al. The ecological role of water-column microbes in the sea. **Marine Ecological Progress**, v. 10, p. 257-263, 1983.
- BASU, B. K.; PICK, F. R. Factors related to heterotrophic bacterial and flagellate abundance in temperate rivers. **Aquatic Microbial Ecology**, v. 12, p. 123-129, 1997.
- BIDDANDA, B.; OGD AHL, M.; COTNER, J. Dominance of bacterial metabolism in oligotrophic relative to eutrophic waters. **Limnology and Oceanography**, v. 46, n. 3, p. 730-739, 2001.
- BIRD, D. F.; KALFF, J. Empirical relationships between bacterial abundance and chlorophyll concentration in fresh and marine waters. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 41, p. 1015-1023, 1984.
- BORGES, P. A. F.; TRAIN, S.; RODRIGUES, L. C. Spatial and temporal variation of phytoplankton in two subtropical Brazilian reservoirs. **Hydrobiologia**, v. 607, p. 63-74, 2008.
- BOTTRELL, H. H. et al. A review of some problems in zooplankton production studies. **Norwegian Journal of Zoology**, v. 24, p. 419-456, 1976.
- BOUVY, M. Trophic coupling between bacterial and phytoplanktonic compartments in shallow tropical reservoirs (Ivory Coastal, West Africa). **Aquatic Microbial Ecology**, v. 15, p. 25-37, 1998.
- BRETT, M. et al. Nutrient control of bacterioplankton and phytoplankton dynamics. **Aquatic Ecology**, v. 33, p. 135-145, 1999.
- BROWN, J. H. Toward a metabolic theory of ecology. **Ecology**, v. 85, n. 7, p. 1771-1789, 2004.

- CALLIERI, C.; STOCKNER, J. G. Freshwater autotrophic picoplankton: a review. **Journal of Limnology**, v. 61, n. 1, p. 1-14, 2002.
- CANOSA, A.; PINILLA, G. Relations between bacterioplankton and phytoplankton abundance in three lentic ecosystems in the Colombian Andes. **Revista de Biología Tropical**, v. 55, p. 135-146, 2007.
- CARR, G. M.; MORIN, A.; CHAMBERS, P. A. Bacteria and algae in stream periphyton along a nutrient gradient. **Freshwater Biology**, v. 50, p. 1337-1350, 2005.
- CARLSON, C. A.; DUCKLOW, H. W. Growth of bacterioplankton and consumption of dissolved organic carbon in the Sargasso Sea. **Aquatic Microbial Ecology**, v. 10, p. 69-85, 1995.
- CHRISTOFFERSEN, K. et al. Implications of climate-enforced temperature increases on freshwater pico- and nanoplankton populations studied in artificial ponds during 16 months. **Hydrobiologia**, v. 560, p. 259-266, 2006.
- COLE, J. J. Interactions between bacteria and algae in aquatic ecosystems. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 13, p. 291-314, 1982.
- COLE, J. J.; FINDLAY, S.; PACE, M. L. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems - a cross-system overview. **Marine Ecological Progress**, v. 43, p. 1-10, 1988.
- COLE, J. J. et al. Carbon-Dioxide Supersaturation in the Surface Waters of Lakes. **Science**, v. 265, p. 1568-1570, 1994.
- COLE, J. J. et al. Differential support of lake food webs by three types of terrestrial organic carbon. **Ecology Letters**, v. 9, p. 558-568, 2006.
- COTNER, J. B.; BIDDANDA, B. A. Small players, large role: microbial influence on biogeochemical processes in pelagic aquatic ecosystems. **Ecosystems**, v. 5, p. 105-121, 2002.
- COTTRELL, M. T.; SUTTLE, C. A. Dynamics of a lytic virus infecting the photosynthetic marine picoflagellate *Micromonas pusilla*. **Limnology and Oceanography**, v. 40, n. 4, p. 730-739, 1995.
- CRISMAN, T. L.; BEAVER, J. R. Applicability of planktonic biomanipulation for managing eutrophication in the subtropics. **Hydrobiologia**, v. 200, p. 177-185, 1990.
- CURRIE, D. J. Large-scale variability and interactions among phytoplankton, bacterioplankton, and phosphorus. **Limnology and Oceanography**, v. 35, p. 1437-1455, 1990.
- DEL GIORGIO, P. A.; PETERS, R. H. The influence of DOC on the bacteria-chlorophyll relationship in lakes. **Verhandlungen der Internationalen Vereinigung Limnologie**, v. 25, p. 359-362, 1993.

DEL GIORGIO, P. A.; PETERS, R. H. Patterns in planktonic P:R ratios in lakes: Influence of lake trophy and dissolved organic carbon. **Limnology and Oceanography**, v. 39, n. 4, p. 772-787, 1994.

DEL GIORGIO, P. A. et al. Flow cytometric determination of bacterial abundance in lake plankton with the green nucleic acid stain SYTO 13. **Limnology and Oceanography**, v. 41, p. 783-789, 1996.

DEL GIORGIO, P. A.; COLE, J. J.; CIMBLERIS, A. Respiration rates in bacteria exceed phytoplankton production in unproductive aquatic systems. **Nature**, v. 385, p. 148-151, 1997.

DEL GIORGIO, P. A.; COLE, J. J. Bacterial growth efficiency in natural aquatic systems. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 29, p. 503-541, 1998.

ELTON, C. S. **Animal ecology**. Sidgewick and Jackson, 1927.

ESTEVEZ, F. A. **Fundamentos de Limnologia**. 2. ed. Rio de Janeiro: Interciência, 1998, 602 p.

FAGERBAKKE, K. M.; HELDAL, M.; NORLAND, S. Content of carbon, nitrogen, oxygen, sulfur and phosphorus in native aquatic and cultured bacteria. **Aquatic Microbial Ecology**, v. 10, p. 15-27, 1996.

FARJALLA, V. F. et al. DOC removal paradigms in highly humic aquatic ecosystems. **Environmental Science & Pollution Research**, v. 16, p. 531-538, 2009a.

FARJALLA, V. F. et al. Synergy of Fresh and Accumulated Organic Matter to Bacterial Growth. **Microbial Ecology**, v. 57, p. 657-666, 2009b.

FINDLAY, S. et al. Weak-coupling of bacterial and algal production in a heterotrophic ecosystem - the Hudson River Estuary. **Limnology and Oceanography**, v. 36, p. 268-278, 1991.

FUHRMAN, J. A. Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects. **Nature**, v. 399, p. 541-548, 1999.

GAO, X. et al. Algal-bacterial co-variation in streams: A cross-stream comparison. **Archiv für Hydrobiologie**, v. 159, n. 2, p. 253-261, 2004.

GAO, J. et al. Phosphorus removal from water of eutrophic Lake Donghu by five submerged macrophytes. **Desalination**, v. 242, p. 193-204, 2009.

GASOL, J. M. Patterns in the top-down versus bottom-up regulation of heterotrophic nanoflagellates in temperate lakes. **Journal Plankton Research**, v. 17, p. 1879-1903, 1995.

GASOL, P.; VAQUÉ, D. Lack of coupling between heterotrophic nanoflagellates and bacteria: a general phenomenon across aquatic systems? **Limnology and Oceanography**, v. 38, n. 3, p. 657-665, 1993.

GOCKE, K. et al.. Seasonal variations of bacterial abundance and biomass and their relation to phytoplankton in the hypertrophic tropical lagoon Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia. **Journal Plankton Research**, v. 16, n. 12, p. 1429-139, 2004.

GÜNTZEL, A. M.; MATSUMURA-TUNDISI, T.; ROCHA, O. Life cycle of *Macrothrix flabelligera* Smirnov, 1992 (Cladocera, Macrothricidae), recently reported from the Neotropical region. **Hydrobiologia**, v. 490, p. 87-92, 2003.

HILT, S.; GROSS, E.M. Can allelopathically active submerged macrophytes stabilise clear-water states in shallow lakes? **Basic and Applied Ecology**, v. 9, p. 422-432, 2008.

HOBBIE, J. E.; DALEY, R. J.; JASPER, S. Use of Nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. **Applied Environmental Microbiology**, v. 49, p. 1225-1228, 1977.

HOCH, M. P.; KIRCHMANN, M. Seasonal and inter-annual variability in bacterial production and biomass in a temperate estuary. **Marine Ecology Progress Series**, n. 98, p. 283-295, 1994.

HOLM-HANSEN, O.; RIEMANN, B. Chlorophyll-a determination: improvements in methods. **Oikos**, v. 30, p. 438-447, 1978.

HUSZAR, V. L. M.; REYNOLDS, C. S. Phytoplankton periodicity and sequences of dominance in an Amazonian flood-plain lake (Lago Batata, Pará, Brazil): responses to gradual environmental change. **Hydrobiologia**, v. 346, p. 169-181, 1997.

HUSS, A. A.; WEHR, J. D. Strong Indirect Effects of a Submersed Aquatic Macrophyte, *Vallisneria americana*, on Bacterioplankton Densities in a Mesotrophic Lake. **Microbial Ecology**, v. 47, p. 305-315, 2004.

JEPPESEN, E.; ERLANDSEN, M.; SONDERGAARD, M. Can simple empirical equations describe the seasonal dynamics of bacterioplankton in lakes: an eight-year study in shallow hypertrophic and biologically highly dynamic Lake Sobygaard, Denmark. **Microbial Ecology**, v. 34, p. 11-26, 1997.

JEPPESEN, E. et al. Fish-induced changes in zooplankton grazing on phytoplankton and bacterioplankton: a 9 year study in shallow hypertrophic Lake Sobygaard. **Journal Plankton Research**, v. 18, p. 1605-1625, 1996.

JEPPESEN, E. et al. In: The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes. Ecological Studies. **Impact of macrophytes on fish-zooplankton interactions in lakes**. New York, 1998, v. 131, p. 91-114.

JEPPESEN, E.; et al. Cascading trophic interactions in the littoral zone: an enclosure experiment in shallow Lake Stigsholm, Denmark. **Archiv für Hydrobiologie**, v. 153, p. 533-555, 2002.

JEPPESEN E.; et al. Restoration of shallow lakes by nutrient control and biomanipulation – the successful strategy depends on lake size and climate. **Hydrobiologia**, v. 581, p. 269-288, 2007.

- JEPPESEN, E. et al. Impact of a Trophic Cascade on Heterotrophic Bacterioplankton Production in Two Shallow Fish-manipulated Lakes, **Schweizerbart'sche erlagsbuchhandlung**, Stuttgart (FGR), p. 219–231., 1992.
- JONSSON, A.; KARLSSON, J.; JANSSON, M. Sources of carbon dioxide supersaturation in clearwater and humic lakes in northern sweden. **Ecosystems**, v. 6, p. 224-235, 2003.
- JUGNIA, L. B.; SIME-NGANDO, T.; DEVAUX, J. Relationship between bacterial and primary production in a newly filled reservoir: temporal variability over 2 consecutive years **Ecology Research**, v. 22, p. 321-330, 2007.
- JÜRGENS, K.; JEPPESEN, E. In: The Structuring Role Of Submerged Macrophytes. **Cascading effects on microbial food web structure in a dense macrophyte bed**. New York, 1998, p. 262–273.
- JÜRGENS, K.; JEPPESEN, E. The impact of metazooplankton on the structure of the microbial food web in a shallow, hypertrophic lake. **Journal Plankton Research**, v. 22, n. 6, p. 1047-1070, 2000.
- KALFF, J. **Limnology**. 2 ed, New York: Prentice Hall, 2001, 592 p.
- KARLSSON, J.; JANSSON, M.; JONSSON, A. Similar relationships between pelagic primary and bacterial production in clearwater and humic lakes. **Ecology**, v. 83, n. 10, p. 2902-2910, 2002.
- KÖPPEN, W. In: Handbuchder Klimatologie. **Das geographisches System der Klimate**, Berlin:Gebruder Borntraeger, 1936, p.1-46.
- KOSTEN, S. et al. Lake and watershed characteristics rather than climate influence nutrient limitation in shallow lakes. **Ecological Applications**, v. 19, n. 7, p. 1791-1804, 2009.
- KRITZBERG, E. M. et al. Does autochthonous primary production drive variability in bacterial metabolism and growth efficiency in lakes dominated by terrestrial C inputs? **Aquatic Microbial Ecology**, v. 38, p. 103 - 111, 2005.
- LAURIDSEN, T. L.; JEPPESEN, E.; SONDERGAARD, M. Colonization and succession of submerged macrophytes in shallow Lake Væng during the first five years following fish manipulation. **Hydrobiologia**, v. 275, p. 233-242, 1994.
- LAURIDSEN, T. L. et al. Response of submerged macrophytes in Danish lakes to nutrient loading reductions and biomanipulation. **Hydrobiologia**, v. 506, p. 641-649, 2003.
- LEE, C. W.; BONG, C. W. Bacterial abundance and production, and their relation to primary production in tropical coastal waters of Peninsular Malaysia **Marine & Freshwater Research**, v. 59, p. 10-21, 2008.
- LEGRENDE, P.; LEGRENDE, L. **Numerical Ecology**. 2. ed. Canada: Elsevier, 2006, 870 p.
- LINDEMAN, R. L. The trophic dynamic aspect of ecology. **Ecology**, v. 23, n. 4, 399-417, 1942.



- LOCHTE, K. et al. Bacterial standing stock and production and their relation to phytoplankton in the Southern Ocean. **Deep-Sea Research**, v. 44, n. 1-2, p. 321-340, 1997.
- LÜRLING, M.; GEEST, G.V.; SCHEFFER, M. Importance of nutrient competition and allelopathic effects in suppression of the green alga *Scenedesmus obliquus* by the macrophytes *Chara*, *Elodea* and *Myriophyllum*. **Hydrobiologia**, v. 556, p. 209-220, 2006.
- MEERHOFF, M. J. M. et al. Can warm climate-related structure of littoral predator assemblages weaken the clear water state in shallow lakes? **Global Change Biology**, v. 13, p. 1888-1897, 2007
- MENDONÇA, R. F. **Origem e destino do carbono em sistemas límnicos: uso de técnicas isotópicas em reservatórios e lagos rasos**. 2007. Dissertação (Mestrado em Ecologia Aplicada ao Manejo e Conservação dos Recursos Naturais)- Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal de Juiz de Fora, Juiz de Fora, 2007.
- MONTAGNES, D. J. S.; KIMMANACE, S. A., ATKINSON, D. Using Q10: can growth rates increase linearly with temperature? **Aquatic Microbial Ecology**, v. 32, p. 307-313, 2003.
- MOSS, B. et al. How important is climate? Effects of warming, nutrient addition and fish on phytoplankton in shallow lake microcosms. **Journal of Applied Ecology**, v. 40, p. 782-792, 2003.
- MULDERIJ, G.; MOOIJ, W.M.; VAN DONK, E. Allelopathic growth inhibition and colony formation of the green alga *Scenedesmus obliquus* by the aquatic macrophyte *Stratiotes aloides* **Aquatic Ecology**, v. 39, p. 11-21, 2005.
- MULDERIJ, G.; VAN NES, E. H.; DONK, E. V. Macrophyte–phytoplankton interactions: The relative importance of allelopathy versus other factors. **Ecological Modelling**, v. 204, p. 85-92, 2007.
- MURREL, M. C. Bacterioplankton dynamics in a subtropical estuary: evidence for substrate limitation. **Aquatic Microbial Ecology**, v. 32, p. 239–250, 2003.
- NABOUT, J. C.; NOGUEIRA, I. S.; OLIVEIRA, L. G. Phytoplankton community of floodplain lakes of the Araguaia River, Brazil, in the rainy and dry seasons. **Journal Plankton Research**, v. 28, n. 2, p. 181-193, 2006.
- NAGANUMA, T. Abundance and production of bacterioplankton along a transect of Ise Bay, Japan. **Journal of Oceanography**, v. 53, p. 579-583, 1997.
- NORLAND, S. In: *Microbial Ecology. The relationship between biomass and volume of bacteria*. New York: Lewis Publishers, 1993, p. 303–307.
- NÜMBERG, G. K. Trophic state of clear and colored, soft- and hardwater lakes with special consideration of nutrients, anoxia, phytoplankton and fish. **Lake Reserve Management**, v. 12, n. 4, p. 432-447, 1996.

NURMINEN, L.; HORPPILA, J. Life form dependent impacts of macrophyte vegetation on the ratio of resuspended nutrients. **Water Research**, v. 43, p. 3217-3226, 2009.

NUSCH, E. Comparison of different methods for chlorophyll and phaeopigments determination. **Archiv für Hydrobiologie, Beiheft: Ergebnisse der Limnologie**, v. 14, p. 14-36, 1980.

OCHS, C. A.; COLE, J. J.; LIKENS, G. E. Population dynamics of bacterioplankton in an oligotrophic lake. **Journal Plankton Research**, v. 17, p. 365-391, 1995.

PACE, M. L.; MCMANUS, G. B.; FINDLAY, S. E. G. Planktonic community structure determines the fate of bacterial production in a temperate lake. **Limnology and Oceanography**, v. 35, p. 795-808, 1990.

PARK, S. et al. Climate forcing and primary productivity in a subalpine lake: interannual variability as natural experiment. **Limnology and Oceanography**, v. 49, p. 614-619, 2004.

PIRLOT, S. et al. Fate of heterotrophic bacteria in Lake Tanganyika (East Africa). **FEMS Microbiology Ecology**, v. 62, p. 354-364, 2007.

PIVATO, B. M.; TRAIN, S.; RODRIGUES, L. C. Dinâmica nictemeral das assembleias fitoplanctônicas em um reservatório tropical (reservatório de Corumbá, Estado de Goiás, Brasil), em dois períodos do ciclo hidrológico. **Acta Scientiarum**, v. 28, p. 19-29, 2006.

POMEROY, L. R. The ocean food web a changing paradigm. **Bioscience**, v. 24, p. 499-504, 1974.

POMEROY, L. R. et al. The microbial loop, **Oceanography**, v. 20, n. 2, p. 28-33, 2007.

PORTER, K.; FEIG, Y. S. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. **Limnology and Oceanography**, v. 25, p. 943-948, 1980.

REYNOLDS, C. S. In: The Ecology Basis for River Management. **River plankton: the paradigm regained**, Wiley: Chichester; 1995, p.161-174.

ROLAND, F. In: Ecologia das Lagoas Costeiras - do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba e do Município de Macaé (RJ). **Produção Fitoplanctônica em Diferentes Classes de Tamanho nas Lagoas Imboassica e Cabiúnas**. Rio de Janeiro: Editora da Universidade Federal do Rio de Janeiro, 1998, p. 159-176.

ROONEY, N.; KALFF, J. Interactions among epilimnetic phosphorus, phytoplankton biomass and bacterioplankton metabolism in lakes of varying submerged macrophyte cover. **Hydrobiologia**, v. 501, p. 75-81, 2003a.

ROONEY, N.; KALFF, J. Submerged Macrophyte-bed Effects on Water-Column Phosphorus, Chlorophyll a, and Bacterial Production. **Ecosystems**, v. 6, p. 797-807, 2007b.

ROZANSKI, K.; FROELICH, K.; MOOK, W. G. In: Environmental isotopes in the hydrological cycle: principles and applications. Technical Documents Hydrology. **Surface**

**water**. Paris: United Nations Educational, Scientific, and Cultural Organization, International Atomic Energy Agency (UNESCO/IAEA), 2001, p. 121.

RUTTNER-KOLISKO, A. Suggestions for biomass calculation of plankton rotifers. **Archiv für Hydrobiologie, Beiheft: Ergebnisse der Limnologie**, v. 8, p. 71-76, 1966.

SANDERS, R. W.; CARON, D. A.; BERNINGER, U-G. Relationships between bacteria and heterotrophic nanoplankton in marine and freshwaters: an inter-ecosystem comparison. **Marine Ecology Progress Series**, v. 86, n. 3, p.1-14, 1992.

SARMENTO, H. et al. Abundance and distribution of picoplankton in tropical, oligotrophic Lake Kivu, eastern Africa. **Freshwater Biology**, v. 53, p. 756-771, 2008.

SAVAGE, V. M. et al. Effects of body size and temperature on population growth. **The American Naturalist**, v. 163, p. 429-441, 2004.

SCHEFFER, M. **Ecology of Shallow Lakes**, 1. ed. London: Chapman and Hall, 1998.

SCHEFFER, M. et al. Alternative equilibria in shallow lakes. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 8, p. 275-9, 1993.

SCHEFFER, M.; VAN NES, E. H. Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. **Hydrobiologia**, v. 584, p. 455-466, 2007.

SCHNEIDER, S.; MELZER, A. Sediment and water nutrient characteristics in patches of submerged macrophytes in running waters. **Hydrobiologia**, v. 527, p. 195-207, 2004

SHERR, E., SHERR, B. In: Advances in Microbial Ecology of the Oceans. **Understanding roles of microbes in marine pelagic food webs: a brief history**. 2007, p.1-24.

SHIAH, F. K. et al. Differential coupling of bacterial and primary production in mesotrophic and oligotrophic systems of the East China Sea. **Aquatic Microbial Ecology**, v. 23, p. 273-282, 2001.

SINGEE, D. C. **Freshwater Microbiology**. Manchester: Jonh Wiley e Sons, Chichester, 2005.

SIMON, M.; CHO, B. C.; AZAM, F. Significance of bacterial biomass in lakes and the ocean: comparison to phytoplankton biomass and biogeochemical implications. **Marine Ecological Progress Series**, v. 86, p.103-110, 1992.

SOARES, M. C. S.; HUSZAR, V. L. M.; ROLAND, F. Phytoplankton dynamics in two tropical rivers with different degrees of human impact (Southeast Brazil). **River Research and Applications**, v. 23, p. 698-714, 2007.

SOARES, C. et al. In: Light Microscopy: Basic Techniques for Cell-Biological Research. **Light Microscopy in Aquatic Ecology: Methods for studying plankton community**. Springer. (in press).

- SONDERGAARD, M. et al. Interactions between sediment and water in a shallow and hypertrophic lake: a study on short term changes in the trophic relationships in Lake Sobygaard, Denmark. **Hydrobiologia**, v. 1991, p. 139–48, 1990.
- SONDEGARD, M.; DANIELSE, M. Active bacteria (CTC+) in temperate lakes: temporal and cross-systems variations. **Journal Plankton Research**, v. 23, n. 11, p. 1195-1206, 2001.
- SONDERGAARD, M.; MOSS, B. Impact of submerged macrophytes on phytoplankton in shallow freshwater lakes. **Ecological Studies**, v. 131, p. 115–32, 1998.
- STENUITE, S. et al. Abundance and production of bacteria, and relationship to phytoplankton production, in a large tropical lake (Lake Tanganyika). **Freshwater Biology**, v. 54, p. 1300-1311, 2009.
- STETS, E. G.; COTNER, J. B. The influence of dissolved organic carbon on bacterial phosphorus uptake and bacteria-phytoplankton dynamics in two Minnesota lakes. **Limnology and Oceanography**, v. 53, n. 1, p. 137-147, 2008.
- STEWART, F. J.; FRITSEN, C. H. Bacteria-algae relationships in Antarctic sea ice. **Antarctic Science**, v. 16, p. 143-156, 2004.
- STRAILE, D.; JÖHNK, K.; ROSSKNECHT, H. Complex effects of winter warming on the physiochemical characteristics of a deep lake. **Limnology and Oceanography**, v. 48, p. 1432-1438, 2003.
- UTERMÖHL, H. Zur Vervollkommung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. Mitt. **Internationale Vereinigung Limnologie**, v. 9, p. 1-38, 1958.
- WEISSE, T. The microbial loop in the Red Sea: dynamics of pelagic bacteria and heterotrophic nanoflagellates. **Marine Ecological Progress Series**, v. 55, p. 241-250, 1989.
- WEISSE, T. et al. Response of the microbial loop to the phytoplankton spring bloom in a large prealpine lake. **Limnology and Oceanography**, v. 35, p. 781–794, 1990.
- WETZEL, R. G.; LIKENS, G. E. **Limnological Analyses**, 3ed. New York: Springer-Verlag. 2000.
- WEHR, J.; PETERSEN, J.; FINDLAY, S. Influence of three contrasting detrital carbon sources on planktonic bacterial metabolism in a mesotrophic lake. **Microbial Ecology**, v. 37, p. 23–35, 1999.
- WHITE, P. A. et al. The effect of temperature and algal biomass on bacterial production and specific growth-rate in fresh-water and marine habitats. **Microbial Ecology**, v. 21, p. 99-118, 1991.
- WHITMAN, W.B.; COLEMAN, D.C.; WIEBE, W.J. **Prokaryotes: The Unseen Majority**. Proceedings of the National Academy of Sciences, v. 95, p. 6578-6583, 1998.
- WORK, K. et al.. How important is bacterial carbon to planktonic grazers in a turbid, subtropical lake? **Journal of Plankton Research**, v. 27, n. 4, p. 357-372, 2005.

ZINABY, G. M.; TAYLOR, W. D. Bacteria-chlorophyll relationships in Ethiopian lakes of varying salinity: are soda lakes different? **Journal Plankton Research**, v. 19, n. 5, p. 647-654, 1997.

ZINGEL, P. et al. Ciliates are dominant grazers on pico-and nanoplankton in a shallow, naturally highly eutrophic lake. **Microbial Ecology**, v. 53, p. 134-142, 2006.

ZÖLLNER, E. Cascading predation effects of Daphnia and copepods on microbial food web components. **Freshwater Biology**, v. 48, p. 2174-2193, 2003.