

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

Michaela Ladeira de Melo

**O papel ecológico das bactérias planctônicas para a dinâmica da matéria orgânica
na zona de confluência dos Rios Negro e Solimões (AM)**

JUIZ DE FORA

2015

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

Michaela Ladeira de Melo

**O papel ecológico das bactérias planctônicas para a dinâmica da matéria orgânica
na zona de confluência dos Rios Negro e Solimões (AM)**

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.

Orientadora: Dr^a. Luciana de Oliveira Vidal

Co-Orientador: Prof. Dr. Fabio Roland

JUIZ DE FORA

2015

Melo, Michaela Ladeira

O papel ecológico das bactérias planctônicas para a dinâmica da matéria orgânica na zona de confluência dos Rios Negro e Solimões (AM)/ Michaela Ladeira de Melo-2015. 60f.

Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Universidade Federal de Juiz de Fora, Juiz de Fora, 2015.

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

“Todo o trabalho é vazio
a não ser que haja amor.”

Khalil Gibran

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus e mestre Jesus pela vida e pelos ensinamentos de amor e caridade.

Agradeço à minha família, mãe, pai e irmão pelo carinho, amor e apoio incondicionais. Ao Thiago pelo companheirismo e paciência. Vocês são tudo para mim!

À Luciana, minha orientadora e amiga, que tanto me ensinou e me ajudou nessa caminhada! Ao meu co-orientador Fabio Roland por me receber como se fosse sua própria orientada.

À Lúcia, que além de uma amiga especial é minha orientadora do coração. Você foi quem primeiro me recebeu no LEA ainda na graduação e quem tenho muita gratidão por todos os ensinamentos compartilhados.

Às “bacteria girls” por tornarem o trabalho em equipe tranquilo e prazeroso!

À todos os amigos do LEA, mesmo aqueles que buscaram outros caminhos: Mariana Câmara, Maíra, Felipe Pacheco, Felipe Rust, Marcela, Natália, Mariana Mello, Caique, Gladson, Simone, Carol, Anderson, Rafael Almeida, Nathan, Raquel, Rafael Paiva, Guilherme Bianqui, Yonara, Michele, Yolanda, Malafaia, Placiano, Fran. Obrigada a todos, sem a torcida e a ajuda de vocês nada disso seria o mesmo.

À todos os meus parentes, avó, tios, tias, primos e primas de sangue e de consideração, pela torcida e boas energias.

À todos os amigos da Tartaruga Delirante pela amizade e pelos momentos divertidos.

À todos os pesquisadores envolvidos no projeto CAPES/COFECUB 713/11, que possibilitaram e auxiliaram a realização deste trabalho na Amazônia.

Aos componentes da banca, Prof. Dr. Hugo Sarmiento e Prof^a. Dr^a. Simone Jacqueline Cardoso por se disponibilizarem tão prontamente a contribuírem com este trabalho.

Aos funcionários e professores do programa de Pós Graduação em Ecologia e à Universidade Federal de Juiz de Fora.

Obrigada a todos que me ajudaram de alguma forma a alcançar essa vitória! Sem vocês nada disso seria possível!

RESUMO

Com o objeto de avaliar o papel do metabolismo bacteriano para a dinâmica da matéria orgânica (MO) na região de confluência dos rios Negro e Solimões, foram estimadas em escala espacial: o metabolismo bacteriano - produção bacteriana (PB), respiração bacteriana (RB), demanda bacteriana de carbono (DBC) e eficiência de crescimento bacteriana (ECB), além de variáveis físicas e químicas, como nutrientes inorgânicos, carbono orgânico dissolvido (COD), razões estequiométricas dos nutrientes, condutividade elétrica e turbidez. Um experimento foi realizado para estimar a contribuição do metabolismo bacteriano e dos processos de adsorção da MO para o decaimento de COD na região de mistura das águas. As taxas metabólicas apresentaram variabilidade longitudinal e lateral ao longo da região de confluência dos rios Negro e Solimões, entretanto, não foi observado incremento das taxas metabólicas com o aumento da mistura das águas em condições *in situ*. A PB variou de 0,03 a 0,56 $\mu\text{gC L}^{-1} \text{h}^{-1}$ e a RB de 38,8 a 78,73 $\mu\text{gC L}^{-1} \text{h}^{-1}$, refletindo em baixos valores de ECB, em média 0,236%, ou seja, as bactérias heterotróficas alocam a maior parte da MO disponível para os processos catabólicos das células, o que resulta na rápida remineralização de carbono e nutrientes nestes sistemas. De uma maneira geral, os nutrientes e a qualidade e quantidade da MO parecem ter sido os fatores com maior influência sobre o metabolismo bacteriano na região estudada. O metabolismo bacteriano mostrou-se como principal componente para o decaimento de carbono, porém a adsorção da MO é de grande importância no processamento da MO, principalmente na zona de mistura das águas. Os resultados do presente estudo mostraram que as bactérias planctônicas contribuem significativamente para a transformação da MO, sendo que as altas taxas de RB destacam o importante papel das bactérias planctônicas para a remineralização de carbono e nutrientes na zona de confluência dos rios Negro e Solimões.

Palavras-chave: Metabolismo bacteriano, matéria orgânica dissolvida, confluência, Rio Negro, Rio Solimões

ABSTRACT

In order to evaluate the role of bacterial metabolism for the organic matter (OM) dynamics on the confluence zone of Negro and Solimões rivers, it was estimated in spatial scale: bacterial production (BP), bacterial respiration (BR), bacterial carbon demand (BCD), bacterial growth efficiency (BGE), in addition, chemical and physical variables, such as inorganic nutrients, dissolved organic carbon (DOC), stoichiometric ratio of nutrients, conductivity and turbidity. An experiment was conducted to estimate the contribution of bacterial activity and sorption process of OM to the DOC decay on the mixing waters. The metabolic rates showed longitudinal and lateral variability along Negro and Solimões rivers. However, it was observed in the metabolic rates with the increase of mixing waters in situ. The BP ranged between 0,03 and 0,56 $\mu\text{gC L}^{-1} \text{h}^{-1}$ and the BR between 38,8 and 78,73 $\mu\text{gC L}^{-1} \text{h}^{-1}$, reflecting in low BGE rates, average 0,236%, which means the heterotrophic bacteria allocated major part of OM available to the cells catabolic process, resulting in a quick remineralization of carbon and nutrients on these systems. In general, the nutrients and the quality and quantity of OM were the factors that most contributed to bacterial metabolism in the studied site. The bacterial metabolism showed as major component to the DOC decay, however, the OM sorption process is very important to the OM processing, mainly on water mixing zone. The results of this study showed that planktonic bacteria significantly contributed to the processing of OM, and high BR rates highlight the important role of planktonic bacteria for the carbon and nutrient remineralization on the confluence zone of the Negro and Solimões rivers.

Keywords: bacterial metabolism, dissolved organic matter, confluence zone, Negro river, Solimões river

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Desenho esquemático dos processos biogeoquímicos da matéria orgânica	7
Figura 2: Área de estudo na Bacia Amazônica Central e os transectos amostrados	16
Figura 3: A Montagem de experimentos de consumo de oxigênio dissolvido na água (respiração); B Parte do procedimento para análise de produção bacteriana	21
Figura 4: Desenho esquemático do experimento de decaimento de carbono e atividade bacteriana, mostrando os três tratamentos Negro, Solimões Mix	23
Figura 5: Foto do experimento de decaimento de carbono e atividade bacteriana a partir de amostras dos rios Negro e Solimões, destacando a espátula giratória.....	24
Figura 6: Gráfico da produção bacteriana (PB) nos diferentes transectos coletados	26
Figura 7: Gráfico da respiração bacteriana (RB) nos diferentes transectos coletados	27
Figura 8: Boxplot das taxas da produção bacteriana (PB) em $\mu\text{g C L}^{-1} \text{ h}^{-1}$ e comparação das médias através de teste estatístico (Kruskal-Wallis)	28
Figura 9: Boxplot da respiração bacteriana (RB) em $\mu\text{g C L}^{-1} \text{ h}^{-1}$ e comparação das médias através de teste estatístico (ANOVA ONE-WAY)	29
Figura 10: Boxplot da demanda bacteriana de carbono (DBC) em $\mu\text{g C L}^{-1} \text{ h}^{-1}$ e comparação das médias através de teste estatístico (ANOVA ONE-WAY)	30
Figura 11: Boxplot da eficiência de crescimento bacteriano (ECB) em $\mu\text{g C L}^{-1} \text{ h}^{-1}$ e comparação das médias através de teste estatístico (ANOVA ONE-WAY)	31
Figura 12: Regressão linear entre log produção bacteriana (PB) e log de respiração bacteriana (RB) em sistemas amazônicos (incluindo os dados desta dissertação) e outros sistemas tropicais	32

Figura 13: Gráfico do decaimento de carbono orgânico dissolvido (COD) em $\mu\text{g C L}^{-1} \text{ h}^{-1}$ e comparação das curvas dos tratamentos através de teste estatístico (RM-ANOVA).....	36
Figura 14: Gráfico da demanda bacteriana de carbono (DBC) em $\mu\text{g C L}^{-1} \text{ h}^{-1}$ e comparação das curvas dos tratamentos através de teste estatístico (RM-ANOVA)	37
Figura 15: Gráfico da produção bacteriana (PB) em $\mu\text{g C L}^{-1} \text{ h}^{-1}$ e e comparação das curvas dos tratamentos através de teste estatístico (RM-ANOVA)	38
Figura 16: Gráfico da respiração bacteriana (RB) em $\mu\text{g C L}^{-1} \text{ h}^{-1}$ e e comparação das curvas dos tratamentos através de teste estatístico (RM-ANOVA)	39
Figura 17: Regressão linear entre o carbono orgânico dissolvido (COD) e a demanda bacteriana de carbono (DBC)	40
Figura 18: Contribuição do metabolismo bacteriano e da adsorção para o decaimento de carbono orgânico dissolvido nos três tratamentos do experimento, Negro, Solimões e Mix.....	41

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Características dos rios Negro e Solimões (na região de encontro das águas)..	17
Tabela 2: Dados extraídos da literatura para regressão	31
Tabela 3: Coeficientes de Spearman entre as variáveis do rio Negro	33
Tabela 4: Coeficientes de Spearman entre as variáveis do rio Solimões	34
Tabela 5: Coeficientes de Spearman entre as variáveis do rio Amazonas (>58)	34
Tabela 6: Coeficientes de Spearman entre as variáveis do rio Amazonas (<58)	35
Tabela 7: Valores de r^2 , p e equações obtidas a partir da regressão linear entre o carbono orgânico dissolvido (COD) e a demanda bacteriana de carbono (DBC) nos tratamentos do experimento	40

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

C	carbono
CID	carbono inorgânico dissolvido
CO	carbono orgânico
COD	carbono orgânico dissolvido
COP	carbono orgânico particulado
COT	carbono orgânico total
MO	matéria orgânica
MOD	matéria orgânica dissolvida
MOP	matéria orgânica particulada
PB	produção bacteriana
RB	respiração bacteriana
DBC	demanda bacteriana de carbono
ECB	eficiência de crescimento bacteriano
C:N:P	razão entre carbono, nitrogênio e fósforo
C:N	razão entre carbono e nitrogênio
C:P	razão entre carbono e fósforo
N:P	razão entre nitrogênio e fósforo
UV	radiação ultravioleta
MES	material em suspensão
PSR	fósforo solúvel reativo
PT	fósforo total
NT	nitrogênio total

SUMÁRIO

1) INTRODUÇÃO.....	1
1.1) O BACTERIOPLÂNCTON	1
1.2) A MATÉRIA ORGÂNICA NOS ECOSSISTEMAS AQUÁTICOS.....	2
1.3) UTILIZAÇÃO DE CARBONO ORGÂNICO PELAS BACTÉRIAS	5
1.4) OS PROCESSOS BIOGEOQUÍMICOS DA MATÉRIA ORGÂNICA.....	6
1.5) REGULAÇÃO DO METABOLISMO BACTERIANO.....	8
1.6) METABOLISMO BACTERIANO E EMISSÃO DE GASES.....	11
1.7) JUSTIFICATIVA.....	13
1.8) OBJETIVOS.....	13
1.8.1) OBJETIVO GERAL.....	13
1.8.2) OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	14
1.9) HIPÓTESES	14
2) MATERIAIS E MÉTODOS.....	15
2.1) ÁREA DE ESTUDO.....	15
2.2) COLETA DAS AMOSTRAS.....	17
2.3) FIXAÇÃO E ARMAZENAGEM DAS AMOSTRAS.....	18
2.4) ANÁLISES DAS AMOSTRAS.....	19
2.4.1) PARÂMETROS FÍSICOS.....	19
2.4.2) PARÂMETROS QUÍMICOS.....	19
2.4.3) PARÂMETROS BIOLÓGICOS.....	20
2.5) AVALIAÇÃO EXPERIMENTAL DE PROCESSOS BIOGEOQUÍMICOS DA MATÉRIA ORGÂNICA	21
2.6) ANÁLISES ESTATÍSTICAS.....	24

3) RESULTADOS	25
3.1) VARIAÇÃO ESPACIAL DO METABOLISMO BACTERIANO.....	25
3.2) FATORES REGULADORES DO METABOLISMO BACTERIANO.....	32
3.3) AVALIAÇÃO EXPERIMENTAL DE PROCESSOS BIOGEOQUÍMICOS DA MATÉRIA ORGÂNICA	35
4) DISCUSSÃO	41
4.1) VARIAÇÃO ESPACIAL DO METABOLISMO BACTERIANO.....	41
4.2) FATORES REGULADORES DO METABOLISMO BACTERIANO.....	46
4.3) AVALIAÇÃO EXPERIMENTAL DE PROCESSOS BIOGEOQUÍMICOS DA MATÉRIA ORGÂNICA	47
5) CONCLUSÕES	50
6) REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	51

1) INTRODUÇÃO

1.1) O BACTERIOPLÂNCTON

O bacterioplâncton é um grupo morfológicamente e funcionalmente diverso de organismos procariotos planctônicos que estão presentes em todos os sistemas aquáticos, desde locais aparentemente inóspitos como, fontes termais, lagos congelados e nas profundezas dos oceanos, até em rios, lagos e reservatórios (SIGEE, 2005).

As bactérias podem ser divididas de acordo com suas funções metabólicas: a primeira divisão refere-se à fonte de carbono (C) celular, algumas o obtêm reduzindo CO_2 (autotróficas), enquanto outras reduzem substâncias orgânicas (heterotróficas); uma segunda divisão considera a fonte de energia utilizada, quando é a luz, são denominadas bactérias fotossintetizantes e quando são compostos químicos inorgânicos, são denominadas quimiossintetizantes; uma última divisão é fundamentada na fonte de elétrons para o crescimento bacteriano; os organismos podem ser organotróficos quando usam elétrons de matéria orgânica, ou litotróficos quando usam elétrons de componentes inorgânicos (KALFF, 2002).

Além de sua complexidade funcional, as bactérias são muito abundantes em todos os ecossistemas. No plâncton de sistemas aquáticos continentais e marinhos essa comunidade ocorre com abundância da ordem de 10^6 células/ml (AZAM et al., 1983), sendo ainda mais abundantes (10^{10} células/ml) em ecossistemas aquáticos ricos em compostos húmicos (EDWARDS, 1987). A alta densidade pode ser atribuída ao seu curto tempo de duplicação (horas) se comparado ao de outros organismos (PEDROS ALIÓ & GUERREIRO, 1994).

A maioria das células bacterianas possui o tamanho entre $0,2 - 2\mu\text{m}$ (picoplâncton), porém algumas são menores que $0,2\mu\text{m}$ (fentoplâncton) e outras conseguem chegar ao

tamanho do nanoplâncton (2 - 20 μ m). Em relação a morfologia, elas podem ser encontradas nas formas arredondada (cocóide), cilíndrica (bacilo) e de vírgula (vibrio), livres na coluna d'água ou aderidas a partículas minerais ou orgânicas (KIRCHMAN, 2009), podendo ser classificadas de acordo com seus hábitos em: vida-livre, colonizadoras de partículas ou generalistas, que podem crescer aderidas ou não às partículas (GROSSART et al., 2006). Esses hábitos têm influência direta sobre a atividade metabólica das bactérias e na remineralização de C particulado (KIRCHMAN, 1983).

Algumas funções ecológicas desenvolvidas por esses microrganismos nos sistemas aquáticos são: decomposição, produção de biomassa (produção secundária) e remineralização de C e nutrientes. Apesar da grande importância das bactérias para a ciclagem do carbono C e dos nutrientes, o seu papel na cadeia trófica só foi amplamente discutido depois do desenvolvimento do conceito de “microbial loop” ou alça microbiana, que foi primeiramente introduzido por Pomeroy (1974) e consolidado mais tarde no estudo de Azam e colaboradores (1983). A partir daí foi comprovado o importante papel das bactérias aquáticas para a absorção e recuperação do carbono orgânico dissolvido (COD), sua conversão em carbono orgânico particulado (COP - biomassa) e transferência para níveis tróficos superiores através da predação (AZAM et al., 1983).

1.2) A MATÉRIA ORGÂNICA NOS ECOSISTEMAS AQUÁTICOS

O carbono nos sistemas aquáticos pode ser encontrado na forma de carbono inorgânico dissolvido (CID) e de carbono orgânico (CO). O CO pode ser definido em diferentes classes baseando-se em seu tamanho: i - COD aquele que passa através de um filtro de fibra de vidro (0.2 - 0.7 μ m) e, ii - COP aquele que fica retida no filtro. O compartimento dissolvido é formado por uma grande diversidade de compostos, entre eles proteínas, carboidratos, lipídios, substâncias húmicas e outros compostos ainda

desconhecidos (ESTEVEES, 2011). A fração particulada é composta por fragmentos de organismos terrestres e aquáticos mortos e pela biomassa de organismos vivos do plâncton (ESTEVEES, 2011).

O metabolismo primário, desempenhado pelo fitoplâncton e macrófitas, é um importante mediador dos fluxos entre as fases dissolvida e particulada dentro do sistema. Através da fotossíntese os produtores primários produzem compostos orgânicos a partir de carbono inorgânico (CO_2), esse carbono produzido pode ser armazenado na biomassa dos produtores (COP) e/ou consumido na respiração planctônica. Parte do carbono assimilado é excretada na coluna d'água na forma de COD por meio de processos fisiológicos naturais (BERTILSSON & JONES, 2003) ou através da lise celular, após a morte desses organismos.

As bactérias heterotróficas aquáticas têm o COD autóctone (oriundo do fitoplâncton e das macrófitas) como sua principal fonte de energia (KRITZBERG et al., 2005), uma vez que é constituído por moléculas pequenas, que constituem uma fração lábil, ou seja, de fácil utilização pelas bactérias. Fontes alóctones (oriundo de fora do sistema aquático) de carbono complementam os requerimentos da comunidade bacteriana, sendo o principal aporte do COD alóctone oriundo da bacia de drenagem do sistema. Embora parte do COD possa ser formada no próprio ambiente aquático, sua origem está predominantemente associada com a decomposição da vegetação terrestre e carreamento dos compostos para o ambiente aquático basicamente por lixiviação através do solo (THURMAN, 1985). Durante o transporte para os ecossistemas aquáticos, o material orgânico alóctone é parcialmente decomposto, sendo as substâncias mais lábeis utilizadas pelos microrganismos ainda no ecossistema terrestre. Dessa forma, o material orgânico alóctone que atinge os ecossistemas aquáticos é formado basicamente por

compostos húmicos, que são consideravelmente refratários para as bactérias planctônicas (MÜNSTER & CHRÓST, 1990).

Apesar do COD autóctone ser considerado uma fonte energética de mais fácil e rápida assimilação para as bactérias, normalmente o estoque de COD em ecossistemas aquáticos é caracterizado por um domínio da fração alóctone, sustentando a maior parte do metabolismo e biomassa bacteriana, enquanto o carbono de origem autóctone contribui com uma pequena fração tanto para o estoque de carbono dissolvido no sistema como para a biomassa bacteriana (KRITZBERG et al., 2004). A matéria orgânica (MO) alóctone ganha ainda mais importância quando se leva em conta sistemas aquáticos inprodutivos, onde a produção primária é baixa e insuficiente para suportar a demanda bacteriana de carbono (DBC) (BERTILSSON & JONES, 2003).

Nos rios de águas brancas da bacia amazônica (e.g. rio Solimões) as bactérias heterotróficas são os principais componentes da biota planctônica, devido a limitação da produção fitoplanctônica causada pela atenuação da luz pela turbidez das águas (FISHER, 1979). A maior parte da MO, portanto, transportada e disponível para o metabolismo bacteriano é de origem alóctone. Apesar do material alóctone ser considerado, muitas vezes, refratário para a comunidade microbiana aquática, ele contribui significativamente para a emissão de CO₂ para atmosfera. Por exemplo, trabalhos recentes sugerem que a lignina e a celulose derivadas do ambiente terrestre, as macromoléculas mais abundantes na biosfera e assumidamente resistentes à degradação microbiana, podem contribuir significativamente para a liberação de gases de dióxido de carbono a partir da degradação microbiana no rio Amazonas (WARD et al., 2013). Além disso, na Amazônia, o pulso de inundação tem grande influência sobre os ecossistemas aquáticos, rios e lagos de inundação, na cheia há aumento da conexão entre ecossistemas terrestres e aquáticos e o COD alóctone é a principal fonte de carbono para a comunidade

planctônica, porém durante a seca, a influência terrestre, da floresta é menor e a importância do COD autóctone aumenta (JUNK, 1997).

São diversos os estudos sobre a geoquímica do carbono na bacia amazônica como, substâncias húmicas dissolvidas no rio Amazonas (ERTEL et al, 1986); exportação de CO na bacia (RICHEY et al., 1990; MOREIRA-TURCQ et al., 2003); composição e fluxo de matéria orgânica particulada (MOP) no rio Amazonas (HEDGES et al., 1986); características da MO na zona de confluência entre os rios Negro e Solimões (MOREIRA-TURCQ et al., 2003b); sorção de MO a superfícies minerais (PÉREZ et al., 2011) e outros.

1.3) UTILIZAÇÃO DE CARBONO ORGÂNICO PELAS BACTÉRIAS

Em geral, a disponibilidade, o tamanho molecular e a composição bioquímica da matéria orgânica dissolvida (MOD) são importantes fatores que influenciam na utilização bacteriana de C (AMON & BENNER,1996). O consumo bacteriano de COD é considerado o processo mais importante de remoção orgânica do C em sistemas aquáticos (WILLIAMS, 2000), o que implica que o bacterioplâncton desempenha um importante papel no ciclo global desse elemento (KRITZBERG et al., 2010). O COD consumido pelas bactérias pode ser convertido em COP (material celular), através da produção bacteriana (PB), e/ou convertido em CO₂ através da respiração bacteriana (RB) (KRITZBERG et al., 2010). A quantidade total de C processado pelas bactérias, ou seja, a DBC é determinada pela soma das taxas de PB e RB, enquanto a eficiência com que as bactérias convertem a MO para a biomassa, ou seja, a eficiência de crescimento bacteriano (ECB) informa a quantidade de C que pode ser transferido por elas para níveis tróficos superiores e é determinada pelo balanço entre a produção e a respiração bacteriana (PB+RB/RB). O cálculo da ECB pode ser utilizado como indicador do papel

principal do bacterioplâncton nos ecossistemas aquáticos continentais. O estudo das taxas metabólicas é essencial tanto para a avaliação do metabolismo bacteriano, quanto para o estudo do ciclo do C em sistemas aquáticos.

1.4) OS PROCESSOS BIOGEOQUÍMICOS DA MATÉRIA ORGÂNICA

Por muito tempo acreditou-se que os rios atuavam como grandes vias de transporte conservativo da MO de ecossistemas terrestres para os oceanos. No entanto, mais recentemente foi introduzida a hipótese do “cano ativo” (COLE et al., 2007) em que o papel dos grandes rios e ecossistemas aquáticos interiores no processamento da MO foi reconhecido. Portanto, os sistemas continentais passaram de uma simples via de transporte de C para os oceanos para compartimentos altamente ativos de atividade biogeoquímica, de emissão de C para a atmosfera e de estocagem de C em seus sedimentos, através de processos como, sedimentação, adsorção, degradação microbiana e fotodegradação (Figura 1).

Devido ao fato de apenas uma pequena fração total da área da superfície da Terra ser coberta por água doce, ecossistemas continentais (particularmente lagos, rios e reservatórios) têm sido pouco considerados como componentes quantitativos potencialmente importantes do ciclo de C em escalas globais ou regionais (COLE et al., 2007). Porém, estudos vêm mostrando o importante papel desses sistemas para a ciclagem desse elemento (COLE et al., 2007; TRANVIK et al., 2009). Os grandes rios, por exemplo, contribuem substancialmente com o processamento de C de origem terrestre e para o seu transporte para os oceanos (COLE et al., 2007), só o rio Amazonas contribui com uma descarga anual de cerca de 36,1 Tg de C para os oceanos, cerca de 8% do total de carbono perdido através da emissão de CO₂ para atmosfera na bacia Amazônica (470 Tg C ano⁻¹ - RICHEY et al., 1990).

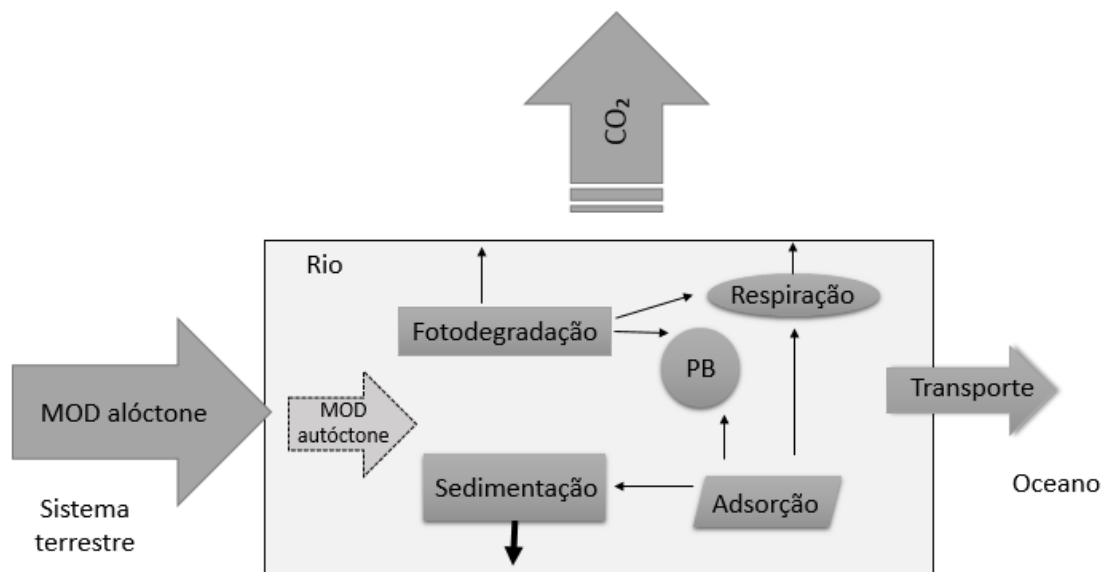


Figura 1: Desenho esquemático dos processos biogeoquímicos da matéria orgânica em rios; abreviação: produção bacteriana (PB), matéria orgânica dissolvida (MOD). As setas grandes indicam os caminhos percorridos pelo carbono, as setas menores as relações entre os processos e as figuras geométricas os diferentes processos que envolvem a matéria orgânica nos rios.

Através da sedimentação os sistemas aquáticos podem estocar C em seus sedimentos e, dessa forma, imobilizá-lo ao longo do tempo. Porém o COP e COD podem retornar à coluna d'água através da ressuspensão do sedimento por ação de ventos, bioturbação, entre outras.

Numerosos estudos sobre a bacia Amazônica destacaram o papel chave dos processos de adsorção na dinâmica da matéria orgânica e nas diferenças na composição geoquímica das frações particulada e dissolvida (ERTEL et al., 1986; AUFDENKAMPE et al., 2001; MOREIRA-TURCQ et al., 2003b). A adsorção pode ser definida como todo processo formador de associação organo-mineral, sendo que a íntima associação entre a MO e superfícies minerais diminui significativamente sua biodisponibilidade (AUFDENKAMPE et al., 2001).

Em sistemas com altas concentrações de substâncias húmicas a fotodegradação tem importante papel na mineralização de COD na coluna d'água. Estudos em sistemas húmicos amazônicos (FARJALLA et al., 2009; REMINGTON et al., 2011; AMARAL et al., 2013), apontam o papel da fotodegradação não só na remineralização de COD diretamente, mas também na transformação de COD em fotoprodutos de baixo peso molecular que desempenham um importante papel no metabolismo bacteriano e conseqüentemente na emissão de CO₂. Um estudo realizado no rio Amazonas demonstrou que a foto-oxidação contribui com 0,05% da liberação de gases para a atmosfera e essa pequena contribuição ocorre devido ao pouco tempo de exposição à radiação ultravioleta por causa de sua velocidade rápida, grande profundidade do rio e baixa penetração de luz (REMINGTON et al., 2011).

A degradação bacteriana da MO é considerada o principal processo transformador da MO na Amazônia sendo as altas taxas de emissão de CO₂ (RICHEY et al. 2002; MAYORGA et al., 2005) atribuídas a respiração da MO *in situ*, principalmente pelas bactérias heterotróficas.

1.5) REGULAÇÃO DO METABOLISMO BACTERIANO

Como visto anteriormente, a MO é a principal fonte de energia para as bactérias e sua disponibilidade e qualidade são essenciais para o metabolismo bacteriano. A estequiometria da MO (razão entre carbono, nitrogênio e fósforo - C:N:P) também é considerada um importante regulador bacteriano, uma vez que a disponibilidade de nutrientes é apontada como o maior determinante para a utilização do CO pelo bacterioplâncton (CIMBLERIS & KALFF, 1998). Além desses, outros fatores podem regular a abundância e metabolismo bacteriano, entre eles fatores bióticos e abióticos. Os principais fatores abióticos envolvidos são temperatura, disponibilidade de nutrientes

inorgânicos, especialmente N e P (COVENEY & WETZEL, 1988) e radiação solar ultravioleta (UV). A temperatura é um parâmetro fundamental que afeta a atividade microbiana em todos os ecossistemas; segundo a teoria metabólica da ecologia (BROWN et al., 2004), organismos em ambientes mais quentes apresentam maiores taxas metabólicas em relação a ambientes mais frios.

Os nutrientes inorgânicos são essenciais para a produção de biomassa bacteriana, afetando diretamente o crescimento celular. Estudos em rios e lagos amazônicos mostram limitação do metabolismo bacteriano por P, N:P ou C:P em diferentes tipos de água e fases do pulso de inundação (REJAS et al., 2005; FARJALLA et al., 2002; FARJALLA et al., 2006), sendo então, os nutrientes limitados temporal e espacialmente na bacia Amazônica.

A radiação UV afeta de diferentes formas a comunidade bacteriana podendo acelerar ou inibir a atividade bacteriana; a energia UV pode decompor moléculas de COD em moléculas de CID, moléculas orgânicas de baixo peso molecular, essas por serem mais lábeis se tornam mais susceptíveis ao consumo bacteriano; ou produzir peróxido de hidrogênio, uma substância tóxica às bactérias, inibindo seu metabolismo. A radiação UV também é responsável pela fotodegradação de COD em diversos sistemas amazônicos (AMADO et al., 2006, FARJALLA et al., 2009; REMINGTON et al., 2011; AMARAL et al., 2013).

Por outro lado, o controle biótico das bactérias pode ser exercido pela predação, atribuída principalmente ao protozooplâncton (ciliados e flagelados heterotróficos) (HOBBIE & HELFRIECH III, 1988) e pelo parasitismo por vírus, os quais têm sido considerados um importante fator controlador da abundância e produção secundária bacteriana (SUTTLE, 1994). Em um estudo conduzido no lago Batata, um lago amazônico de águas claras que recebeu por muitos anos rejeito de bauxita, Barros e

colaboradores (2010) observaram um forte acoplamento das abundâncias de vírus e bactérias, além disso, a abundância viral foi fracamente correlacionada com a clorofila a, sugerindo que a maioria dos vírus eram bacteriófagos. Eles concluíram que a abundância viral era regulada pelas bactérias, porém a abundância bacteriana era regulada por outros fatores ambientais, como a disponibilidade de fósforo dissolvido, a presença de rejeito de bauxita na coluna de água e origem e composição do COD.

A temperatura é um importante fator regulador que pode estar relacionado com a diferença do metabolismo bacteriano em sistemas aquáticos tropicais e temperados. A PB geralmente varia em uma ordem de grandeza a mais que a RB nos sistemas aquáticos temperados (ROLAND & COLE, 1999). Um estudo de revisão bibliográfica realizado por Amado e colaboradores em 2013 indicou que as comunidades bacterianas em ecossistemas aquáticos continentais tropicais têm maiores taxas metabólicas (PB, RB e DBC) e a ECB inferior em relação aos ecossistemas temperados. Isso significa que o processamento da MO e a remineralização dos nutrientes ocorre de forma mais rápida nos trópicos. Por outro lado, esses resultados demonstram que as comunidades bacterianas tropicais convertem apenas uma pequena parte da MO em biomassa, sendo a maior parte dessa utilizada na manutenção metabólica, o que explica as altas taxas de RB nos trópicos. Em sistemas tropicais, as altas taxas de PB e RB demonstram o importante papel das bactérias como remineralizadoras de carbono. Por outro lado, as baixas taxas de ECB nos trópicos destacam a ineficiência da cadeia trófica microbiana. Apesar disso, os fatores que influenciam as transformações bacterianas de C nos rios ainda são pouco conhecidos, principalmente em ecossistemas de água doce tropicais, onde poucos estudos têm sido focados (AMADO et al., 2013).

O uso das razões estequiométricas dos nutrientes como indicador da fonte de MO é uma abordagem comum em estudos geoquímicos (RUTTENBERG & GOÑI, 1997), a

razão C:N é frequentemente usada para caracterizar a fonte de MO (MEYBECK, 1982). As bactérias, assim como outros microrganismos, necessitam de C, N e P para a biossíntese e processos energéticos, sendo a razão estequiométrica desses elementos definida pelo estado fisiológico das populações de bactérias (HERBERT, 1976). Altas razões C:N e C:P indicam baixas concentrações de N e P, que irão limitar as comunidades planctônicas. A MO lábil geralmente apresenta alta concentração de proteínas, aminoácidos e componentes orgânicos de metabolismo celular, esses compostos possuem baixas razões C:N e C:P. Por outro lado, substratos com alta razão C:N são geralmente encontrados em sistemas com MO refratária, como sistemas ricos em substâncias húmicas. Por causa dessas diferenças gerais, as razões C:N e C:P têm sido utilizadas como um coeficiente para avaliar a biodisponibilidade da MO (CIMBLERIS & KALFF, 1998).

1.6) METABOLISMO BACTERIANO E EMISSÃO DE GASES

O ciclo do C trata-se de um dos mais bem conhecidos, uma vez que, juntamente como o da água, é provavelmente um dos ciclos biogeoquímicos mais importantes em relação à humanidade (ODUM, 1988). O CO₂ e o metano (CH₄) são gases que estão presentes naturalmente na atmosfera, nos sistemas aquáticos e terrestres e são capazes de absorver a energia refletida pela superfície terrestre, contribuindo com a manutenção de temperaturas globais mais elevadas e tornando a Terra habitável (“efeito estufa”). A intensificação das atividades antrópicas insustentáveis vem contribuindo com um aumento na emissão e na concentração de gases de efeito estufa na atmosfera e conseqüentemente com as mudanças atmosféricas globais.

Os sistemas aquáticos continentais apesar de contribuírem com apenas uma pequena fração da superfície terrestre (cerca de 3% de todos continentes, DOWNING et al., 2006), são compartimentos altamente ativos no ciclo global do carbono (COLE et al.,

2007). Esses podem ser classificados em: autotróficos (sumidouros de C), quando a fixação de C através da fotossíntese é dominante, ou heterotróficos (fonte de C), quando os processos de oxidação de C (e.g. respiração) são maiores (DODDS & COLE, 2007). Os ecossistemas aquáticos mundialmente distribuídos, em sua maioria, são supersaturados em CO₂ em relação à atmosfera (heterotróficos), apresentando concentrações, em média, três vezes maiores que a da atmosfera (COLE et al., 1994). Esses gases dissolvidos na água tendem, portanto, a se difundir para atmosfera, onde há menor concentração desses.

Na Amazônia, a emissão regional foi estimada em 500 Tg de C ao ano; sendo a quantidade de CO₂ que sofre evasão na superfície aquática é superior à exportação anual de MO para o oceano (RICHEY et al., 2002). Porém, as áreas inundáveis muitas vezes não são contabilizadas nos balanços de C globais. Um estudo realizado por Abril e colaboradores (2014) mostrou que essas áreas são bombas de CO₂ atmosférico para rios e lagos de inundação na Amazônia Central. As florestas inundadas e a vegetação flutuante exportam grandes quantidades de C que pode ser transportado por dezenas e centenas de quilômetros rio abaixo antes de serem emitidas (ABRIL et al, 2014).

As altas concentrações de gases emitidos por sistemas aquáticos são aparentemente derivadas das altas taxas de respiração de organismos aquáticos, sendo que a respiração bacteriana é apontada como componente principal da respiração total na maioria dos sistemas aquáticos (HOPKINSON et al. 1989; JAHNKE & CRAVEN, 1995), de modo que mudanças na respiração bacteriana têm um profundo efeito sobre o balanço global de gases em ecossistemas aquáticos. O processo de absorção de C e produção de biomassa pelas bactérias exige um alto custo metabólico, o que justificaria suas elevadas taxas respiratórias e conseqüentemente sua importante contribuição para a liberação de grandes volumes de CO₂. Porém, a real magnitude do fluxo de carbono orgânico por meio

do bacterioplâncton ainda é desconhecida, pois as medições de PB são raramente acompanhadas por medições de RB (ROLAND et al., 2011). Além da escassez de estimativas de RB em uma ampla variedade de sistemas aquáticos, essas medidas muitas vezes são incertas, devido às limitações metodológicas (DEL GIORGIO E COLE, 1998). Em regiões tropicais, mais especificamente no Brasil, estudos de RB em sistemas aquáticos continentais são escassos (ESTEVES, 2011). Na Amazônia esses estudos são ainda mais raros (BENNER et al., 1995; VIDAL et al., submetido; AMARAL et al, 2013). Nesse contexto, estudos sobre o metabolismo bacteriano e a emissão de CO₂ passam ter ainda mais importância levando-se em conta as altas taxas de emissão regional de CO₂ pelos sistemas aquáticos e a intensificação dos processos de desmatamento e mudança no uso do solo.

1.7) JUSTIFICATIVA

A estreita zona de mistura que ocorre próxima a Manaus, na Amazônia, oferece uma oportunidade única de estudar as implicações dos processos geoquímicos para a dinâmica do carbono, uma vez que o rio Solimões e o rio Negro apresentam composições químicas muito particulares ao mesmo tempo que transportam quantidade de materiais minerais e orgânicos bastante diferentes.

1.8) OBJETIVOS

1.8.1) Objetivo Geral

- Avaliar o papel do metabolismo bacteriano heterotrófico para a dinâmica da matéria orgânica na zona de confluência entre os rios Negro e Solimões, Amazônia, Brasil.

1.8.2) Objetivos específicos

- Avaliar a PB, RB, DBC e ECB espacialmente nos rios Negro, Solimões e na região de confluência
- Comparar as taxas de PB e RB estimadas nessa dissertação com outros dados de regiões tropicais e amazônicas extraídos da literatura.
- Estabelecer relações entre as propriedades físico-químicas das águas e o metabolismo bacteriano nos rios Negro, Solimões e na região de confluência;
- Avaliar experimentalmente a relação entre o decaimento de carbono, o metabolismo bacteriano e os processos de adsorção da matéria orgânica nos rios Negro, Solimões e na região de confluência.

1.9) HIPÓTESES

- Há variação espacial do metabolismo bacteriano entre os rios Negro, Solimões e na região de confluência.
- As elevadas taxas de respiração (RB) na região de confluência, refletem em baixos valores de ECB.
- O metabolismo bacteriano varia entre os rios Negro e Solimões devido as diferenças nas propriedades físico-químicas desses ecossistemas (rio de águas pretas e rio de águas brancas); na zona de mistura há um aumento no metabolismo bacteriano devido à combinação de diferentes fontes de carbono e nutrientes.
- O metabolismo bacteriano e os processos de adsorção da MO apresentam maior contribuição para o decaimento de carbono no tratamento Mix (água preta mais branca), devido à ação sinérgica entre águas com características distintas (quantidade de materiais minerais e orgânicos bastante diferentes).

2) MATERIAIS E MÉTODOS

2.1) ÁREA DE ESTUDO

A Bacia Amazônica é a maior bacia fluvial do mundo, estendendo-se por uma área de aproximadamente 6×10^6 Km² e contribuindo com uma descarga anual de cerca de 36,1 Tg de C para os oceanos (RICHEY et al., 1990). Suas características incluem alta complexidade temporal e espacial. A complexidade temporal é atribuída ao pulso de inundação, ou seja, pela variação sazonal de precipitação na bacia hidrográfica que pode ser dividida em quatro fases hidrológicas distintas: enchente, cheia (pico nos meses de maio e junho), vazante e seca (pico em outubro e novembro) (JUNK et al., 1989). A variação do nível da água nos períodos hidrológicos afeta a biogeoquímica do C, resultando em mudanças sazonais na concentração e composição do COD (MOREIRA - TURCQ et al., 2003). A complexidade espacial da bacia é consequência da existência de grande diversidade de habitats aquáticos (rios, lagos permanentes, lagos temporários, igapós, paranás, áreas alagadas) com diferentes tipos de águas, que podem ser classificadas de acordo com a dominância de MOD ou material em suspensão (MES) em águas brancas, claras e pretas (SIOLI, 1984).

A confluência dos rios Negro e Solimões resulta na formação do rio Amazonas, abaixo da cidade de Manaus (AM), Brasil (Figura 2). O rio Negro, afluente da margem esquerda, nasce nos Escudos das Guianas e possui águas pretas (cor de chá), com alta concentração de substâncias húmicas dissolvidas, enquanto que as nascentes do rio Solimões estão localizadas no Andes e suas águas são brancas, com alta concentração de MES. Ambos percorrem muitos quilômetros por suas vastas bacias com características bem distintas (relevo, clima e tipos de rochas, as quais definem a composição de cargas sólidas desses rios) antes de se encontrarem (FRANZINELLI, 2011). Algumas características desses rios estudados estão descritas na tabela 1.

As amostragens foram realizadas nos rios Negro, Solimões e Amazonas no período de águas baixas (seca) entre os dias 31 de novembro e 2 de dezembro de 2013, em expedições do projeto CAPES/COFECUB 713/11.

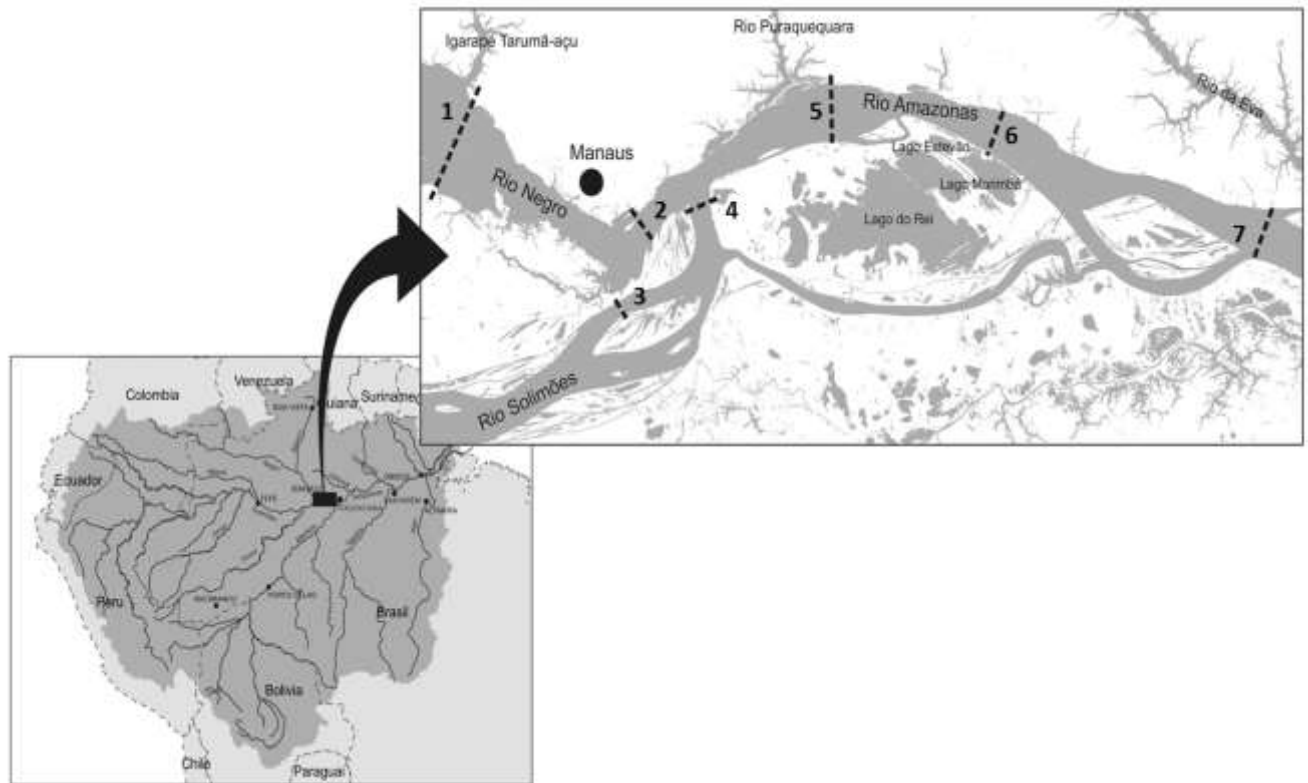


Figura 2: Área de estudo na Bacia Amazônica Central e os transectos amostrados: 1 e 2, situados no rio Negro, 3 e 4, no rio Solimões e de 5 ao 7, no rio Amazonas.

Tabela 1: Características dos rios Negro e Solimões (na região de encontro das águas);
Fonte: FRANZINELLI, 2011 (modificado).

VARIÁVEIS	RIO SOLIMÕES	RIO NEGRO
Origem	Andes	Escudo das Guianas
Área de bacia (km²)	2.200.00	600.000
Amplitude média (km)	2-5	3-20
Profundidade média (m)	20-35	20-30
Descarga líquida média (m³/s)	100.000	30.000
Ph	6,2-7,2	3,8-4,9
Temperatura (°C)	29 ± 1	30 ± 1
Cor da água	Branca	Preta

2.2) COLETA DAS AMOSTRAS

As amostragens foram realizadas em dezembro de 2013 em expedições do projeto CAPES/COFECUB 713/11 à cidade de Manaus. Foram amostrados o total de 26 pontos distribuídos em 7 transectos (Figura 2), 2 no rio Negro e 2 no rio Solimões com 3 pontos cada, um no meio, um próximo à margem esquerda e outro próximo a margem direita e 3 transectos no rio Amazonas, com respectivamente 4, 5 e 5 pontos distribuídos de uma margem à outra. A coleta foi realizada em transectos horizontais devido a dois principais fatores: (1) à grande largura desses rios, que chegam a possuir mais de 5 quilômetros de distância de uma margem à outra; (2) a alta variação horizontal do rio Amazonas, onde as águas pretas e brancas se misturam, formando um perfil bem variável de condutividades elétricas.

As distâncias de um transecto ao outro variou, sendo de aproximadamente 21 km entre os 2 transectos do rio Negro e de 14 Km entre os dois transectos do rio Solimões. Os transectos do rio Amazonas distaram em 16, 33 e 66 km em relação à confluência dos rios Negro e Solimões. De acordo com Laraque et al. (2009), a mistura completa dos rios ocorre a cerca de 100 km a partir da confluência.

As amostras foram coletadas aos dois metros de profundidade com o auxílio de uma garrafa de Van Dorn e depois armazenadas em galões/garrafas de plástico, resfriadas em caixas de isopor com gelo e levadas ao Laboratório de Potamologia Amazônica, localizado no Departamento de Geografia da Universidade Federal da Amazônia (UFAM).

Foram coletadas amostras de parâmetros físicos, como pH, condutividade elétrica, temperatura, turbidez; parâmetros químicos, oxigênio dissolvido, nitrato (NO_3), nitrito (NO_2), amônia (NH_3^+), fósforo solúvel reativo (PSR), nitrogênio orgânico total (NT), fósforo total (PT), COD, carbono orgânico total (COT), COP; e parâmetros biológicos, PB e RB.

2.3) FIXAÇÃO E ARMAZENAGEM DAS AMOSTRAS

No laboratório, as amostras foram fixadas e/ou armazenadas de acordo com a metodologia já estabelecida e utilizada pela equipe do Laboratório de Ecologia Aquática da Universidade Federal de Juiz de Fora (UFJF). Todos os recipientes foram previamente lavados com ácido clorídrico 10%.

Amostras para a análise de nutrientes totais (NT, PT) foram armazenadas em frascos de polietileno de alta densidade (Nalgene) e imediatamente congeladas. As amostras para nutrientes dissolvidos (NO_3 , NO_2 , NH_3^+ , PSR) passaram por filtragem em membrana de fibra de vidro (1,2 μm - GFC) antes de serem armazenadas e congeladas em frascos Nalgene.

O COT foi adicionado à vials de vidro de 30 ml e acidificado com uma gota de ácido fosfórico concentrado para eliminação do carbono inorgânico. Amostras de COD também sofreram o mesmo procedimento após a filtragem em membranas de fibra de vidro (1,2 μm).

As amostras para análise do metabolismo- PB e RB- foram mantidas resfriadas e no escuro até a chegada no laboratório, onde houve o início imediato dos procedimentos. As amostras para a RB não foram previamente filtradas, pois testes realizados em amostragens anteriores nestes sistemas apresentaram taxas de respiração mais elevadas em amostras filtradas em comparação com a amostra não filtrada (cerca de três vezes). Portanto, a medição obtida a partir da amostra não filtrada (total) foi utilizada como estimativa da RB. Ainda, em algumas amostras de águas brancas observou-se que as células aderidas a partículas contribuem em média com mais de 40% do total de células da amostra, o que representaria um problema durante o processo de separação dessas amostras.

2.4) ANÁLISE DAS AMOSTRAS

2.4.1) Parâmetros físicos:

A coleta dos parâmetros físicos foi realizada *in situ* através de uma sonda multiparamétrica Hanna, modelo HI 9829. Os dados coletados foram: pH, condutividade elétrica, temperatura, turbidez. Outras observações como clima, temperatura do ar, horário de coleta, coordenadas, entre outros, foram anotados em um caderno de campo.

2.4.2) Parâmetros químicos:

Todas as análises de parâmetros químicos foram realizadas no Laboratório de Ecologia Aquática da UFJF. O COT e o COD foram analisados através do Analisador de Carbono Teckmar-Dhormann, modelo Phoenix 8000 acoplado com um auto-amostrador. O COP foi calculado a partir da diferença COT - COD. Os nutrientes totais e dissolvidos foram quantificados por espectrofotometria segundo metodologia definida por Wetzel e

Likens (2000). As razões C:N e C:P foram calculadas usando as concentrações de COD, a soma das frações de nitrogênio dissolvido (NO_3 , NO_2 , NH_3^+) e o PSR.

2.4.3) Parâmetros biológicos

A respiração planctônica foi estimada por experimentos de consumo de oxigênio dissolvido na água (Figura 3A). Amostras totais (em triplicadas) foram saturadas em oxigênio através de uma bomba de aquário e depois incubadas em frascos de vidro (Exetainers®, de 12mL, previamente lavados com HCl 10% e água ultra-pura), vedados sem bolhas e incubados, por no mínimo 24 horas no escuro, em temperatura constante. Foram tomadas medidas iniciais e finais da concentração de oxigênio dissolvido com o auxílio de um microsensor acoplado a um pico-amperímetro (Unisense). As taxas de consumo de O_2 foram calculadas pela diferença entre as concentrações finais e iniciais de O_2 em cada frasco, em relação ao tempo de incubação (DEL GIORGIO & COLE, 1998). O cálculo que leva em consideração essa diferença, um fator de calibração do aparelho, a temperatura e o tempo de incubação, forneceu a taxa de respiração em $\mu\text{g L}^{-1} \text{h}^{-1}$ de O_2 ; por fim essas foram convertidas em taxas de produção de CO_2 ($\mu\text{g L}^{-1} \text{h}^{-1}$ de C) considerando o Quociente de Respiração igual a 1.

A produção bacteriana foi estimada pelo método de incorporação de $4,5\text{-}^3\text{H L}$ -leucina (KIRCHMAN et al., 1985). Amostras de água (em triplicatas, contendo 1,7 mL+ uma amostra controle) foram incubadas com ^3H -Leucina, concentração final de 103 nM (161 Ci mmol^{-1}) em tubos eppendorfs de 2 ml à temperatura ambiente, no escuro, por 30 minutos (Figura 3B). A incubação foi finalizada pela adição de 90 μl de ácido tricloroacético (TCA) 100%. As bactérias foram concentradas em um “pellet” através de centrifugação às 14.000 rotações por minuto por 10 minutos. O pellet foi lavado uma vez com TCA 5% e uma vez com etanol 80%. Após esse procedimento as amostras foram armazenadas no freezer por alguns dias antes da leitura. A leucina incorporada na

biomassa bacteriana foi medida num contador de cintilações Beckman LS 6500. Para a conversão final em produção de C, a produção de proteína foi multiplicada por 0,86(WETZEL & LIKENS, 2001). A ECB foi determinada pela razão PB/(PB+RB) (DEL GIORGIO & COLE, 1998) e a DBC pela soma das taxas de PB e RB.

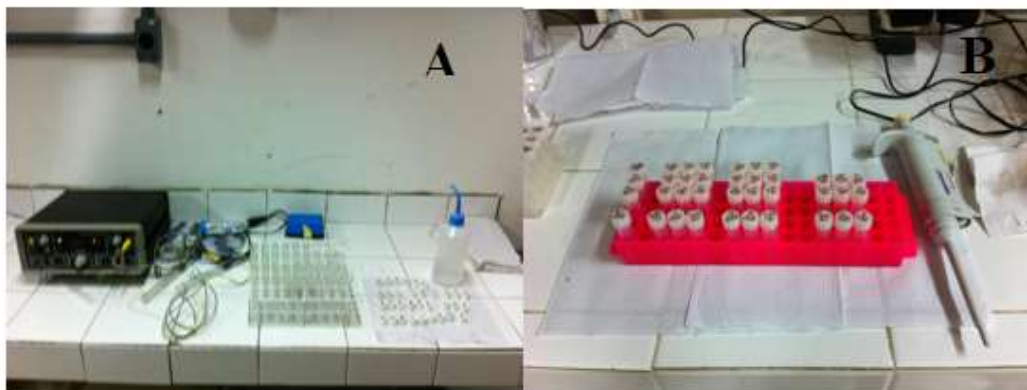


Figura 3: **A** Montagem de experimentos de consumo de oxigênio dissolvido na água (respiração); **B** Parte do procedimento para análise de produção bacteriana.

2.5) AVALIAÇÃO EXPERIMENTAL DE PROCESSOS BIOGEOQUÍMICOS DA MATÉRIA ORGÂNICA

O consumo de COD pelo metabolismo bacteriano e adsorção foi avaliado através de um experimento em laboratório em escala de microcosmos ao longo de um período de 44 horas.

As amostras de água para o experimento foram coletadas nos rios Negro e Solimões em novembro de 2013, resfriadas, mantidas no escuro e levadas no mesmo dia ao laboratório para o início do experimento. O experimento consistiu em três tratamentos: Negro, Solimões e Mix. O tratamento Mix foi obtido através da mistura de águas dos rios Solimões e Negro numa proporção de 7:3, essa proporção equivale a mistura teórica, onde as águas do rio Solimões contribuem com cerca de 70% (maior vazão e volume de água) e as do rio Negro com 30% para a mistura real e completa das águas (Marc Benedetti

comunicação pessoal). As alíquotas foram distribuídas em frascos de polietileno transparentes de 500 ml (no escuro - completamente envolvidos em papel alumínio) em trélicas, totalizando 9 frascos (Figura 4). Na boca de cada frasco foi acoplado um motor que girava uma espátula continuamente do início ao fim do experimento. Esse aparato fazia com que a água circulasse e impedia que o MES da amostra sofresse sedimentação no fundo da garrafa (Figura 5).

Foram realizadas amostragens para PB, RB e COD no início (T0), após 12, 24 e 44 horas (T12, T24 e T44). As análises dos parâmetros coletados foram realizadas de acordo com descrito anteriormente.

A adsorção foi determinada a partir do decaimento de COD, como mostrado a seguir:

$$(1) \text{ Decaimento de COD} = \text{COD final} - \text{COD inicial}$$

$$(2) \text{ Decaimento de COD} = \text{COD metabolizado (PB+RB)} + \text{COD adsorvido}$$

Onde, decaimento de COD é igual a concentração de COD ao final do experimento (T44) menos a concentração inicial (T0) (1). O decaimento de COD corresponde ao total de COD metabolizado (PB+RP) mais a quantidade de COD adsorvido nas partículas em suspensão (2). Devido a mistura da água por uma espátula giratória durante todo o experimento e pelo fato desse ter sido realizado na ausência de luz, a sedimentação, fotodegradação e fotossíntese não foram contabilizados para o decaimento de COD. Conhecendo os valores de COD e as taxas de PB e RB (DBC), pode-se estimar, através de regressão linear, a importância relativa da DBC e adsorção para o decaimento de COD nos tratamentos.

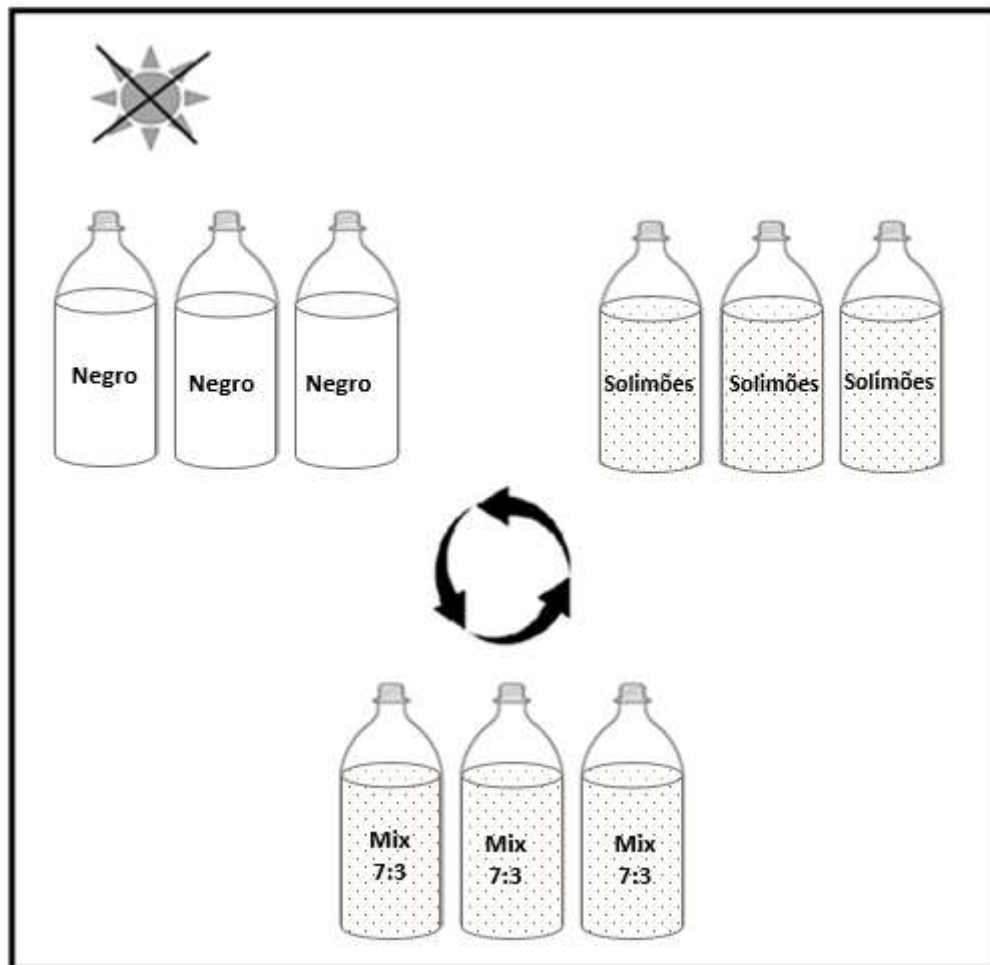


Figura 4: Desenho esquemático do experimento de decaimento de carbono e atividade bacteriana, mostrando os três tratamentos Negro, Solimões e Mix. As amostras foram mantidas no escuro e sob constante homogeneização.



Figura 5: Foto do experimento de decaimento de carbono e atividade bacteriana a partir de amostras dos rios Negro e Solimões, destacando a espátula giratória.

2.6) ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Os testes estatísticos foram desenvolvidos no software SPSS 20 e os gráficos no software SigmaPlot (versão 11.0). Para todos os testes estatísticos, as diferenças foram consideradas significativas se $p \leq 0,05$.

Foram realizados os testes ANOVA One-Way ou Kruskal-Wallis, para a análise de diferenças significativas entre o metabolismo bacteriano nos sistemas amostrados e testes de correlações de Spearman ou Pearson entre as taxas metabólicas e as variáveis ambientais, ambos respeitando os critérios de normalidade e variância (teste Levene).

A diferença entre os tratamentos do experimento de decaimento de carbono para os parâmetros quantificados (COD, PB, RB e DBC) foi realizada através do teste repeated measure ANOVA (RM-ANOVA).

A avaliação da relação entre a DBC e o COD nos tratamentos do experimento, assim como a relação entre o metabolismo bacteriano em regiões tropicais e Amazônicas, foram realizadas por modelo de regressão linear.

3) RESULTADOS

3.1) VARIAÇÃO ESPACIAL DO METABOLISMO BACTERIANO

A confluência de dois distintos rios, o rio Negro de águas pretas com o rio Solimões de águas brancas, forma o rio Amazonas. A confluência resulta em uma região de mistura de águas que se inicia logo após o encontro, mas que continua por dezenas de quilômetros rio abaixo. Em toda a região em que as águas estão se misturando no rio Amazonas, se observa uma variação horizontal de condutividades elétricas que vai de uma margem à outra (Figuras 6 e 7). Essa variação horizontal das condutividades ocorre em decorrência do fato de que as águas dos rios Negro e Solimões isoladas apresentam condutividades extremamente diferentes, com diferença em uma ordem de grandeza – em média 7,1 e 79,8 $\mu\text{S cm}^{-1}$, respectivamente. Por essa razão, os pontos de amostragem no rio Amazonas foram divididos em intervalos de condutividades elétricas: maior que 58 $\mu\text{S cm}^{-1}$ (>58) e menor que 58 $\mu\text{S cm}^{-1}$ (<58), que indicam a maior ou menor contribuição de cada rio (Solimões e Negro) em determinado ponto. Valores maiores que 58 $\mu\text{S cm}^{-1}$ indicam maior influência do rio Solimões, ou seja, a água é praticamente água branca que sofreu pouca ou nenhuma mistura com águas pretas. Valores menores que 58 $\mu\text{S cm}^{-1}$, por outro lado, indicam que a água naquele ponto encontra-se misturada e que as águas pretas e brancas contribuíram com diferentes proporções para essa mistura.

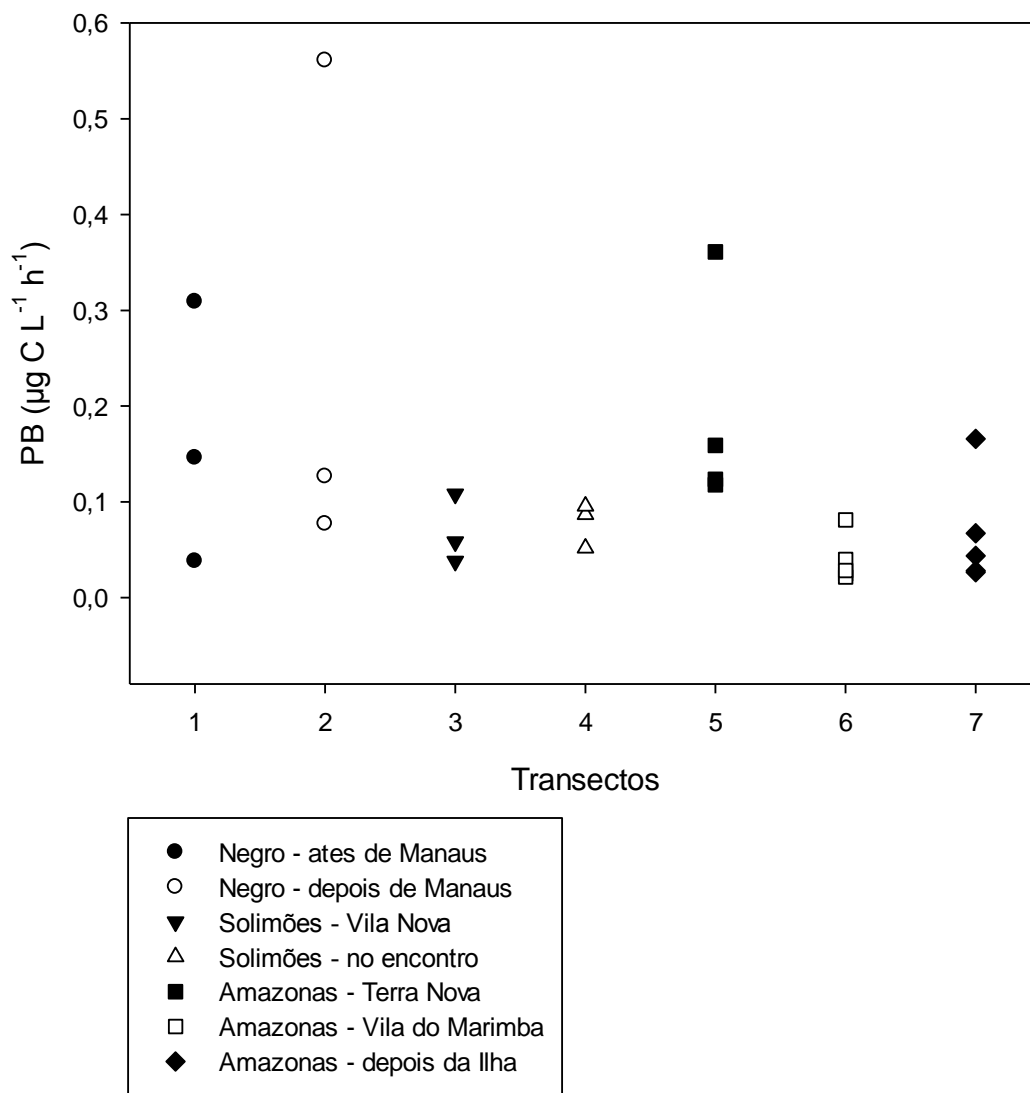


Figura 6: Gráfico da produção bacteriana (PB) nos diferentes transectos coletados; rio Negro antes de Manaus (transecto 1), rio Negro depois de Manaus (transecto 2); rio Solimões - Vila Nova (transecto 3), rio Solimões na confluência (transecto 4), rio Amazonas - Terra Nova (transecto 5), rio Amazonas- Vila do Marimba (transecto 6); rio Amazonas - depois da ilha (transecto 7).

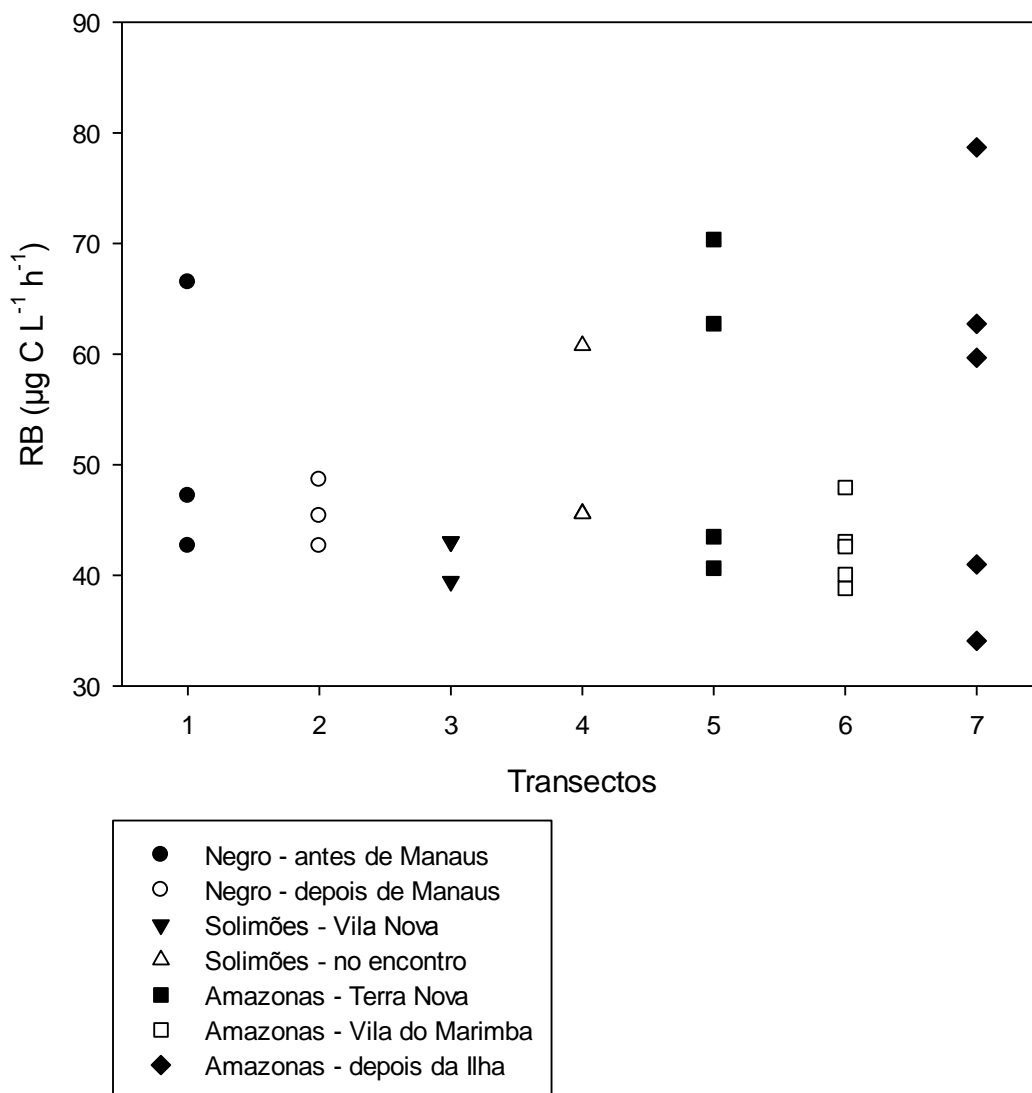


Figura 7: Gráfico da respiração bacteriana (RB) nos diferentes transectos coletados; rio Negro antes de Manaus (transecto 1), rio Negro depois de Manaus (transecto 2); rio Solimões - Vila Nova (transecto 3), rio Solimões na confluência (transecto 4), rio Amazonas - Terra Nova (transecto 5), rio Amazonas- Vila do Marimba (transecto 6); rio Amazonas - depois da ilha (transecto 7).

A PB apresentou valores, em média, baixos nos locais amostrados, variando de 0,021 a 0,36 $\mu\text{g C L}^{-1} \text{h}^{-1}$ no rio Amazonas (>58); 0,025 a 0,12 $\mu\text{g C L}^{-1} \text{h}^{-1}$ no rio Amazonas (<58). No rio Negro variou entre 0,038 a 0,56 $\mu\text{g C L}^{-1} \text{h}^{-1}$ e no rio Solimões entre 0,038 a 0,11 $\mu\text{g C L}^{-1} \text{h}^{-1}$. Já a RB apresentou valores mais altos, de 38,8 a 70,46 $\mu\text{g C L}^{-1} \text{h}^{-1}$ no Amazonas (>58), 40,65 a 78,73 $\mu\text{g C L}^{-1} \text{h}^{-1}$ (<58) e 42,64 a 66,51 $\mu\text{g C L}^{-1} \text{h}^{-1}$

h^{-1} e $39,4$ a $60,8 \mu\text{g C L}^{-1} \text{h}^{-1}$, nos rios Negro e Solimões, respectivamente. Em decorrência dos baixos valores de PB e altos valores de RB, a ECB foi bem baixa. A ECB no Amazonas foi entre $0,064$ a $0,57\%$ (>58), $0,047$ a $0,40\%$ (<58); $0,08$ a $1,22\%$ no rio Negro e $0,27$ a $0,85\%$ no Solimões. A DBC no rio Amazonas variou de $34,14$ a $70,48 \mu\text{g C L}^{-1} \text{h}^{-1}$ (>58) e $40,77$ a $78,75 \mu\text{g C L}^{-1} \text{h}^{-1}$ (<58), enquanto que no rio Negro ficou entre $42,76$ a $66,82 \mu\text{g C L}^{-1} \text{h}^{-1}$ e no Rio Solimões entre $39,55$ a $60,83 \mu\text{g C L}^{-1} \text{h}^{-1}$. Nenhuma diferença foi encontrada para PB, RB, DBC e ECB entre os sistemas amostrados ($p>0,05$) (Figuras 8 a 11), quando considerado todos os pontos amostrados por sistema.

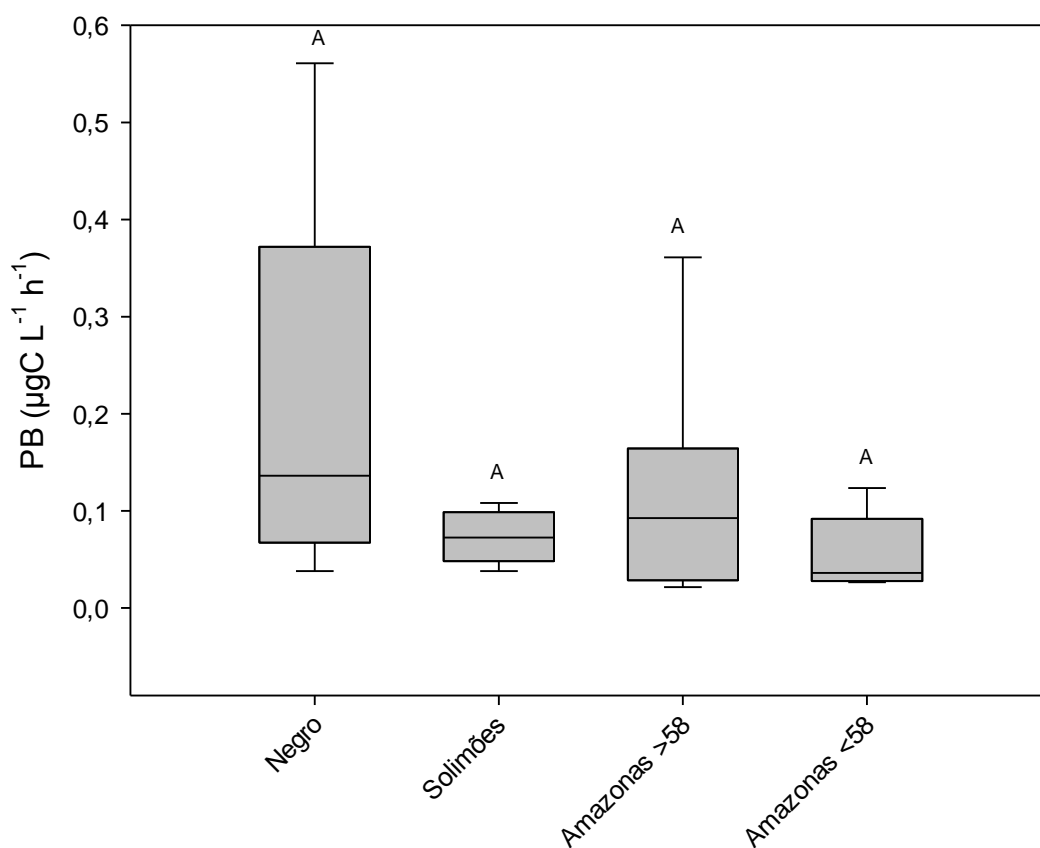


Figura 8: Boxplot das taxas da produção bacteriana (PB) em $\mu\text{g C L}^{-1} \text{h}^{-1}$ e comparação das médias através de teste estatístico (Kruskal-Wallis), onde as caixas representam a variação dos dados, a linha a mediana e as barras os desvios.

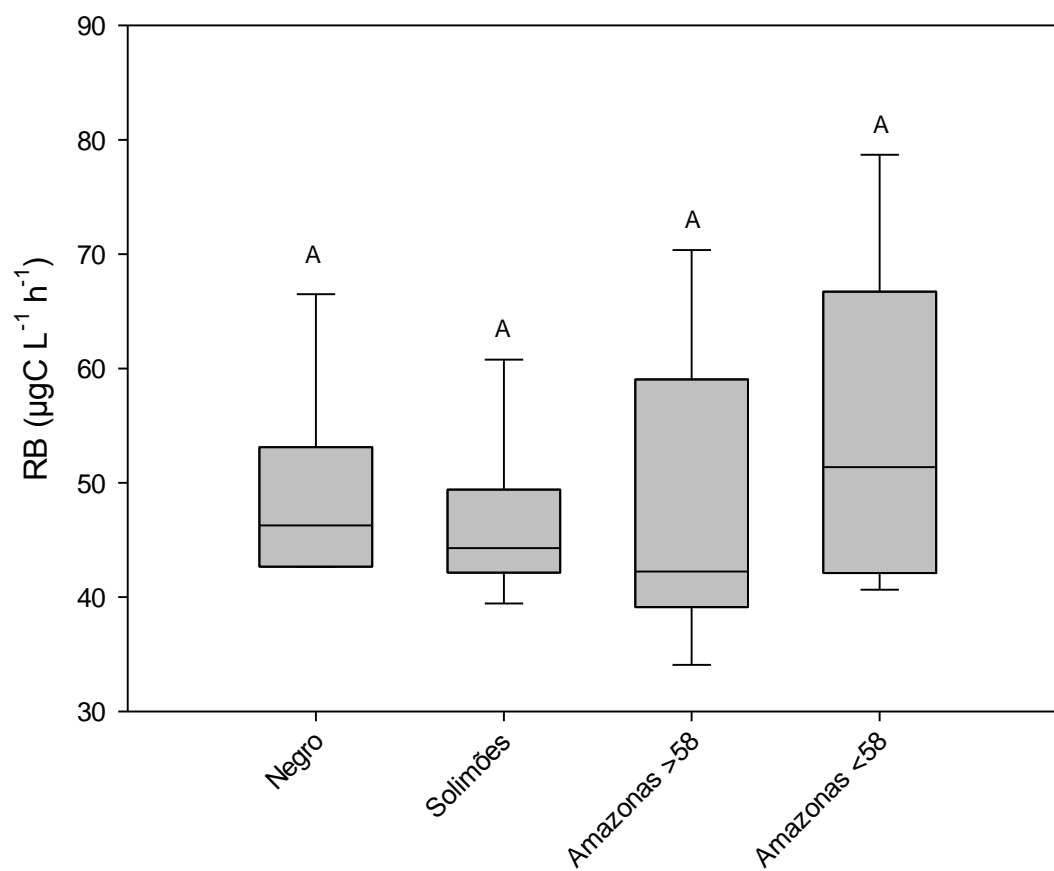


Figura 9: Boxplot da respiração bacteriana (RB) em $\mu\text{g C L}^{-1} \text{h}^{-1}$ e comparação das médias através de teste estatístico (ANOVA ONE-WAY), onde as caixas representam a variação dos dados, a linha a mediana e as barras os desvios.

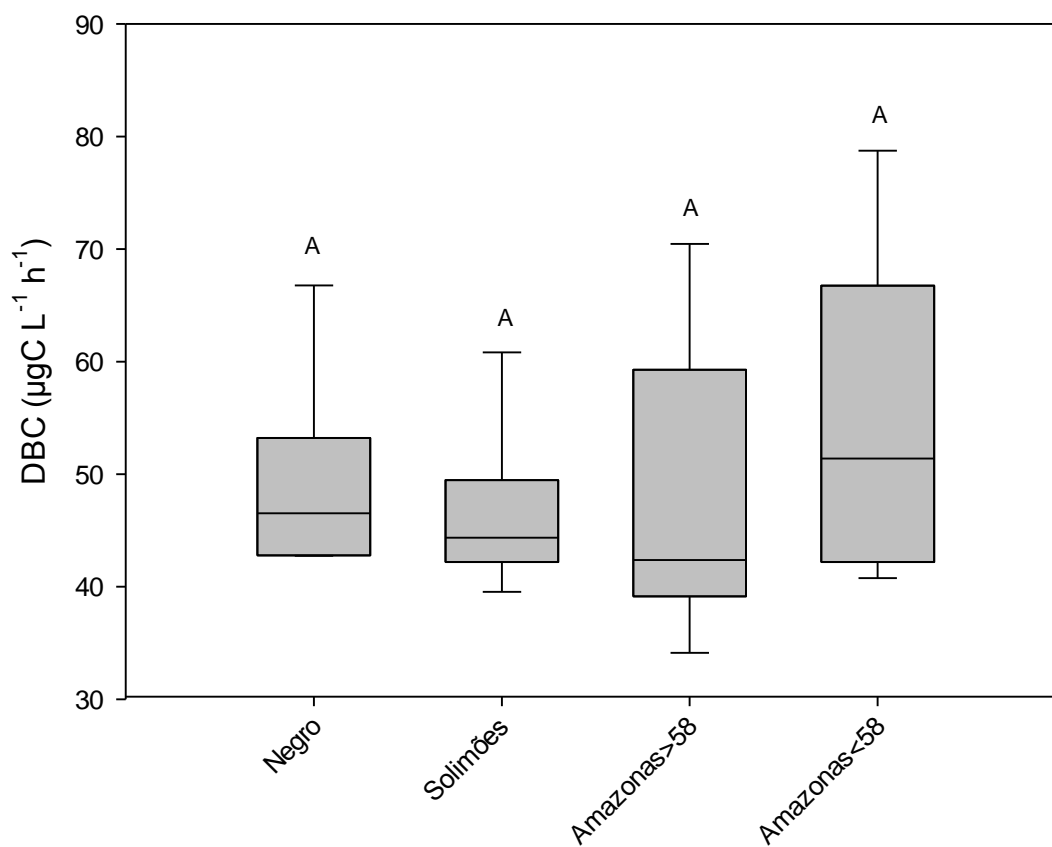


Figura 10: Boxplot da demanda bacteriana de carbono (DBC) em $\mu\text{g C L}^{-1} \text{h}^{-1}$ e comparação das médias através de teste estatístico (ANOVA ONE-WAY), onde as caixas representam a variação dos dados, a linha a mediana e as barras os desvios.

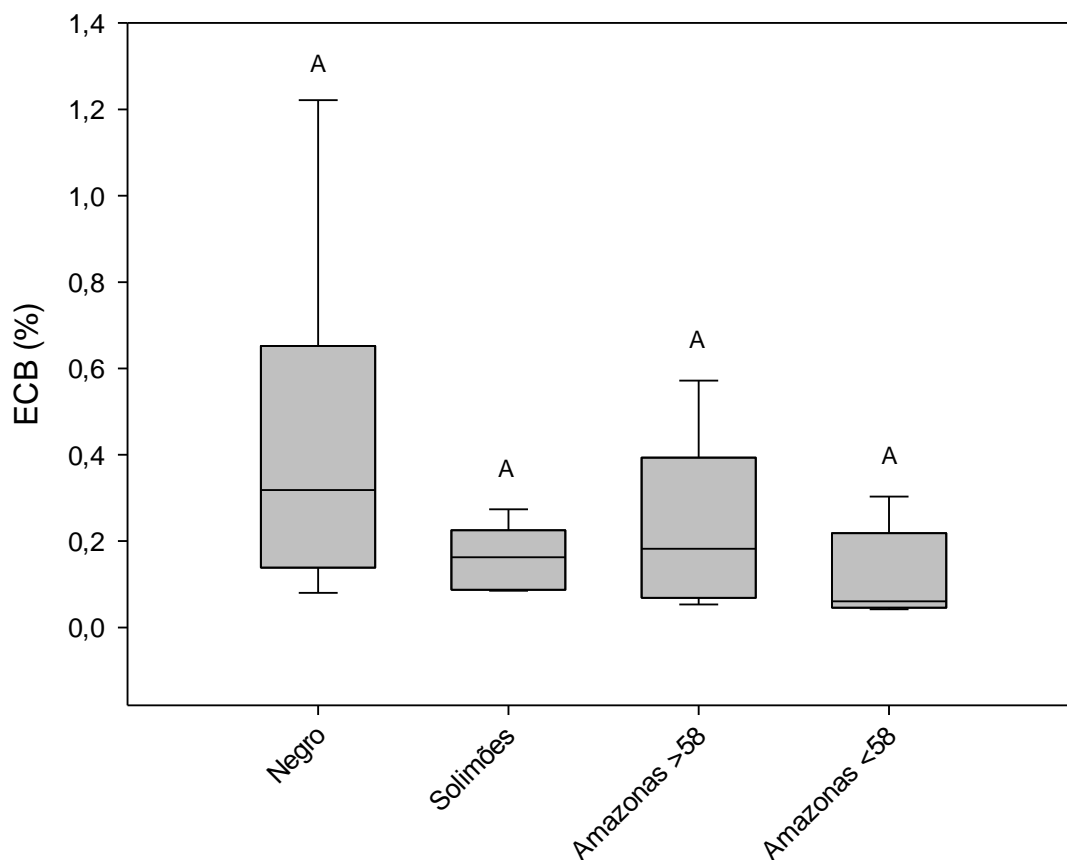


Figura 11: Boxplot da eficiência de crescimento bacteriano (ECB) em porcentagem e comparação das médias através de teste estatístico (ANOVA ONE-WAY), onde as caixas representam a variação dos dados, a linha a mediana e as barras os desvios.

Ao se comparar dados de PB e RB de diversos sistemas aquáticos (lagos, rios, reservatórios e lagoas) em regiões Amazônicas e outras regiões tropicais (Tabela 2 e Figura 12), pode-se observar uma grande diferença entre esses sistemas.

Tabela 2: Dados extraídos da literatura para regressão. Abreviações: número de amostragens (N), respiração bacteriana (RB), produção bacteriana (PB), eficiência de crescimento bacteriano (ECB), demanda bacteriana de carbono (DBC).

Referência	N	Região	Sistema	RB ($\mu\text{gC L}^{-1} \text{h}^{-1}$)	PB ($\mu\text{gC L}^{-1} \text{h}^{-1}$)	ECB ($\mu\text{gC L}^{-1} \text{h}^{-1}$)	DBC ($\mu\text{gC L}^{-1} \text{h}^{-1}$)	Método RB	Método PB
Benner et al., 1995	17	Amazônia	rios e lagos	3,12-22,68	0,31- 2,7	0,02- 0,34	4,59-25,38	Winkler	Leucina/Timidina
Farjalla et al., 2009	24	Tropical	lagoas costeiras	8,79- 23,42	0,7- 2,74	0,06- 0,19	9,81-25,8	DC	Leucina
Roland et al., 2011	134	Tropical	reservatórios	0,92- 67,98	0,07- 9,71	0,01- 0,4	0,99- 71,34	Winkler	Leucina
Amaral et al., 2013	8	Amazônia	rios e lagos	3- 15,72	1,2- 24,72	0,24- 0,84	3,6- 33	DC	Biomassa
Vidal et al., submetido	22	Amazônia	rios e lagos	1,56- 51,5	0,02- 3,45	0,002- 0,23	1,58- 53,03	Winkler	Leucina
Dissertação	26	Amazônia	rios	34,07- 78,7	0,02- 0,56	0,00036- 0,01	34,13- 78,73	Picoamperímetro	Leucina

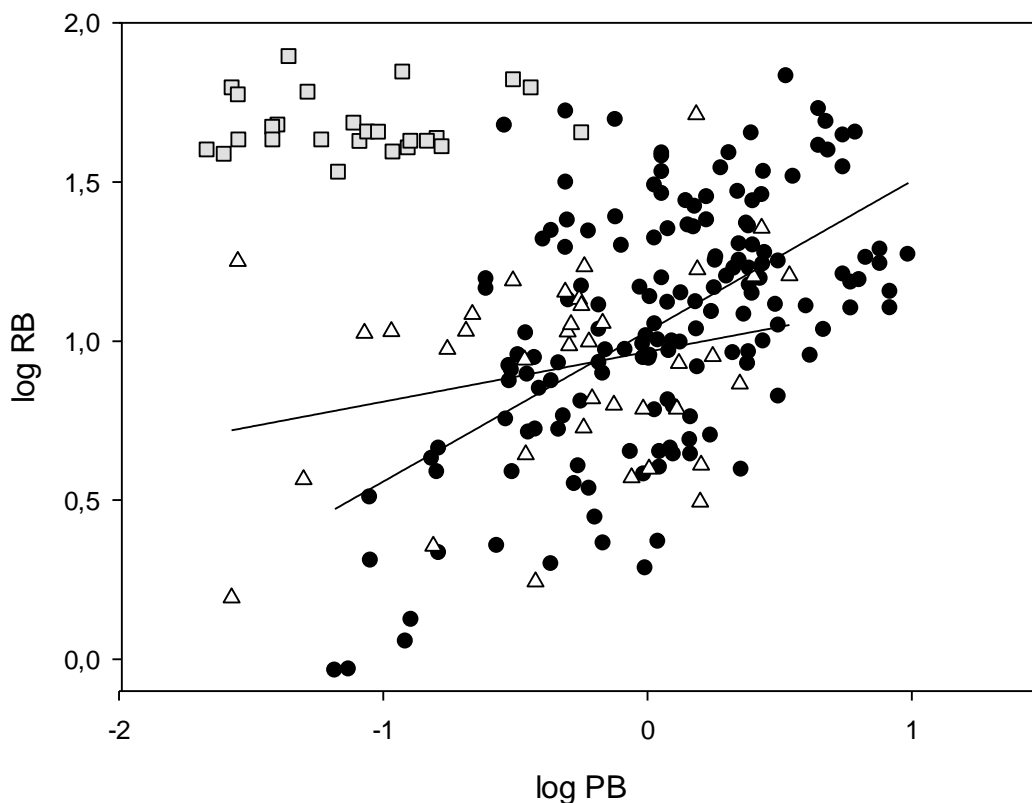


Figura 12: Regressão linear entre log produção bacteriana (PB) e log de respiração bacteriana (RB) em sistemas amazônicos (incluindo os dados desta dissertação) e outros sistemas tropicais. Os dados foram extraídos da literatura, conforme descritos na tabela 8. Os círculos preenchidos representam os dados de sistemas tropicais, os triângulos vazios os dados de sistemas Amazônicos e os quadrados dados da dissertação.

3.2) FATORES REGULADORES DO METABOLISMO BACTERIANO

As correlações foram divididas entre rio Negro, Solimões, Amazonas >58 e Amazonas <58 (Tabelas 3 a 6). Foram selecionadas como variáveis: PB, RB, DBC, ECB, COD, COT, COP, PT, PSR, NT, NO₃, NO₂, NH₃⁺, condutividade elétrica, Turbidez, razões C:N e C:P.

Em todos os sistemas amostrados no presente estudo a RB apresentou forte relação positiva com a DBC, o que implica que nesses sistemas Amazônicos o C consumido pelas bactérias, em sua maior parte, é utilizado por elas na manutenção (atividade respiratória). Já a PB apresentou forte relação positiva com a ECB, indicando que ECB está regulada

mais pelas taxas de PB do que pela RB, e que taxas de PB muito baixas refletem por sua vez, em taxas de ECB muito baixas. No rio Negro, a PB e a ECB apresentaram correlações negativas com o COT e COP. No rio Solimões a PB não teve relação com nenhuma das variáveis além da DBC, já a RB teve relação negativa com COD e a DBC com a NH₃. Contudo, não ficou claro o padrão das taxas de PB, RB, DBC e ECB nesses sistemas.

A PB e a ECB no rio Amazonas (>58) apresentaram relação positiva com o PSR e NO₃ e negativa com a razão C:P, enquanto a RB e DBC foram positivamente correlacionadas com NH₃ e negativamente correlacionadas com a razão C:N. Já o rio Amazonas (<58), a PB apresentou relação positiva com a ECB e NO₃, e negativa com o PT e com a condutividade elétrica. A RB e DBC se correlacionaram positivamente com o COP.

Tabela 3: Coeficientes de Spearman entre as variáveis do rio Negro, onde **p<0,01 e * p<0,05. Número (N)= 6. Abreviações: Produção bacteriana (PB), respiração bacteriana (RB), eficiência de crescimento bacteriano (ECB), demanda bacteriana de carbono (DBC), carbono orgânico total (COT), carbono orgânico particulado (COP), fósforo total (PT), amônia (NH₃), condutividade elétrica (Condut.), razão entre carbono e nitrogênio (C:N).

	PB	RB	ECB	COT	COD	NH3
DBC	ns	1**	ns	ns	ns	ns
ECB	1**	ns	ns	ns	ns	ns
COT	-0.943**	ns	-0.943**	ns	ns	ns
COP	-0.829*	ns	-0.829*	0.943**	ns	ns
CONDUT.	ns	ns	ns	ns	ns	0.882*
TURBIDEZ	ns	ns	ns	ns	-0.886*	ns
C:N	ns	ns	ns	ns	0.943**	ns

Tabela 4: Coeficientes de Spearman entre as variáveis do rio Solimões, onde ** $p < 0,01$ e * $p < 0,05$. Número (N)= 6. Abreviações: Produção bacteriana (PB), respiração bacteriana (RB), eficiência de crescimento bacteriano (ECB), demanda bacteriana de carbono (DBC), carbono orgânico dissolvido (COD), carbono orgânico total (COT), carbono orgânico particulado (COP), fósforo total (PT), fósforo solúvel reativo (PSR), amônia (NH_3), razão entre carbono e fósforo (C:P).

	PB	RB	DBC	COD	COT	PT	PSR
DBC	ns	0.986**	ns	ns	ns	ns	ns
ECB	0.943**	ns	ns	ns	ns	ns	ns
COD	ns	-0.812*	-0.829*	ns	ns	ns	ns
COP	ns	ns	ns	0.943*	ns	ns	ns
NH3	ns	ns	-0.841*	0.841*	0.928**	ns	ns
Turbidez	ns	ns	ns	ns	ns	0.829*	ns
C:P	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-0.943**

Tabela 5: Coeficientes de Spearman entre as variáveis do rio Amazonas (>58), onde ** $p < 0,01$ e * $p < 0,05$. Número (N)= 8. Abreviações: Produção bacteriana (PB), respiração bacteriana (RB), eficiência de crescimento bacteriano (ECB), demanda bacteriana de carbono (DBC), carbono orgânico dissolvido (COD), carbono orgânico total (COT), fósforo solúvel reativo (PSR), nitrato (NO_3), amônia (NH_3), nitrito (NO_2), razão entre carbono e nitrogênio (C:N), razão entre carbono e fósforo (C:P).

	PB	RB	DBC	ECB	COD	PSR	NO3	NH3	NO2	C:N
DBC	ns	1**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
ECB	0.970**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
COT	ns	ns	ns	ns	0.786*	ns	ns	ns	ns	ns
PSR	0.857**	ns	ns	0.826*	ns	ns	ns	ns	ns	ns
NO3	0.786*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
NH3	ns	0.738*	0.738*	ns	ns	ns	0.857**	ns	ns	ns
Turbidez	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0.810*	ns
C:N	ns	-0.857**	-0.857**	ns	ns	-0.810*	0.762*	0.833*	ns	ns
C:P	-0.857**	ns	ns	-0.826*	ns	1**	ns	ns	ns	0.810*

Tabela 6: Coeficientes de Spearman entre as variáveis do rio Amazonas (<58), onde ** $p < 0,01$ e * $p < 0,05$. Número (N)= 6 Abreviações: Produção bacteriana (PB), respiração bacteriana (RB), eficiência de crescimento bacteriano (ECB), demanda bacteriana de carbono (DBC), carbono orgânico dissolvido (COD), carbono orgânico total (COT), carbono orgânico particulado (COP), fósforo total (PT), fósforo solúvel reativo (PSR), nitrato (NO_3), amônia (NH_3), condutividade elétrica (Condut.), razão entre carbono e fósforo (C:P).

	PB	RB	DBC	ECB	COD	COT	PT	PSR	NO3	Condut.
DBC	ns	1**		ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
ECB	0.943**	ns		ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
COP	ns	0.829*	0.829*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
COT	ns	ns	ns	ns	0.943**	ns	ns	ns	ns	ns
PT	-0.829*	ns	ns	ns	-0.943**	-0.886**	ns	ns	ns	ns
NO3	0.943**	ns	ns	-0.829*	0.829*	ns	-0.943**	ns	ns	ns
NH3	ns	ns	ns	0.886**	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Condut.	-0.841*	ns	ns	ns	ns	ns	0.841*	ns	-0.899**	ns
Turbidez	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-0.829*	0.986**
C:P	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	1**	ns	ns

3.3) AVALIAÇÃO EXPERIMENTAL DE PROCESSOS BIOGEOQUÍMICOS DA MATÉRIA ORGÂNICA

Todos os tratamentos apresentaram decaimento de COD entre o tempo inicial (T_0) e após 44 horas (T_{44}), enquanto que a DBC aumentou acompanhando o mesmo padrão (Figuras 14 e 15). O decaimento de COD foi significativo apenas no tratamento Negro ($p < 0,05$). Os padrões da DBC e RB foram iguais apenas nos tratamentos Solimões e Mix ($p < 0,05$). Os padrões da DBC e RB foram iguais apenas nos tratamentos Solimões e Mix ($p > 0,05$ - Figuras 16 e 17), já a PB foi diferente em todos os tratamentos, ($p < 0,05$ - Figura 14).

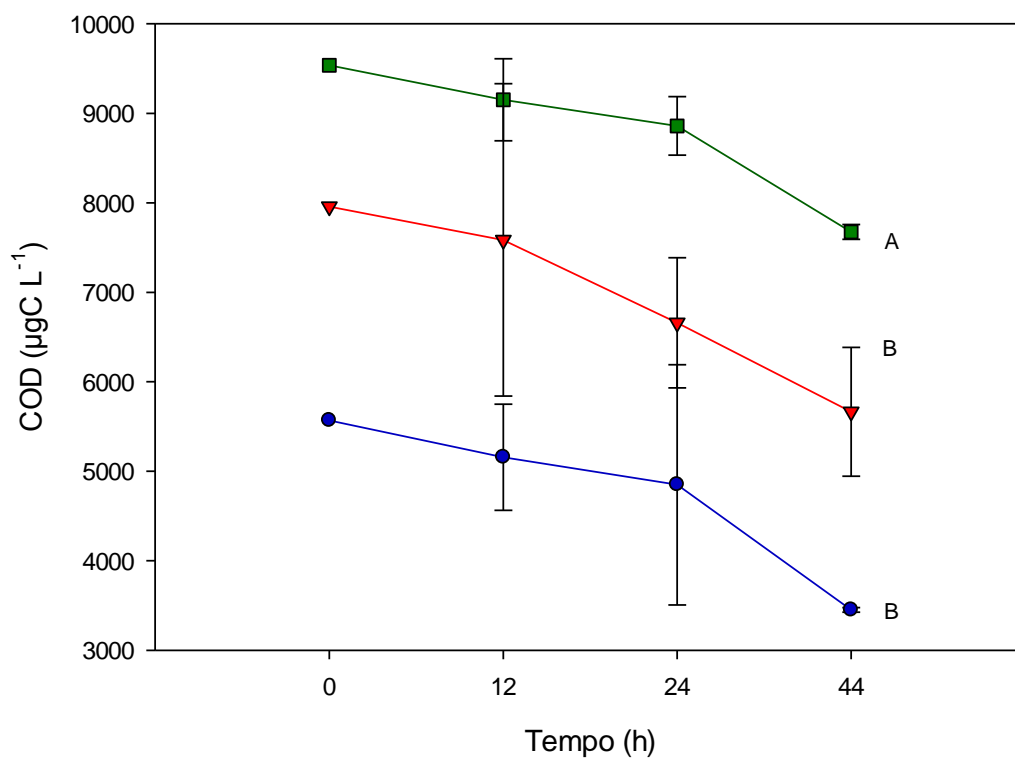


Figura 13: Gráfico do decaimento de carbono orgânico dissolvido (COD) em $\mu\text{g C L}^{-1}$ e comparação das curvas dos tratamentos através de teste estatístico (RM-ANOVA); os quadrados e linhas verdes representam o tratamento Negro, as bolas e linhas azuis o Solimões, os triângulos invertidos e linhas vermelhas o Mix e as barras pretas o desvio padrão.

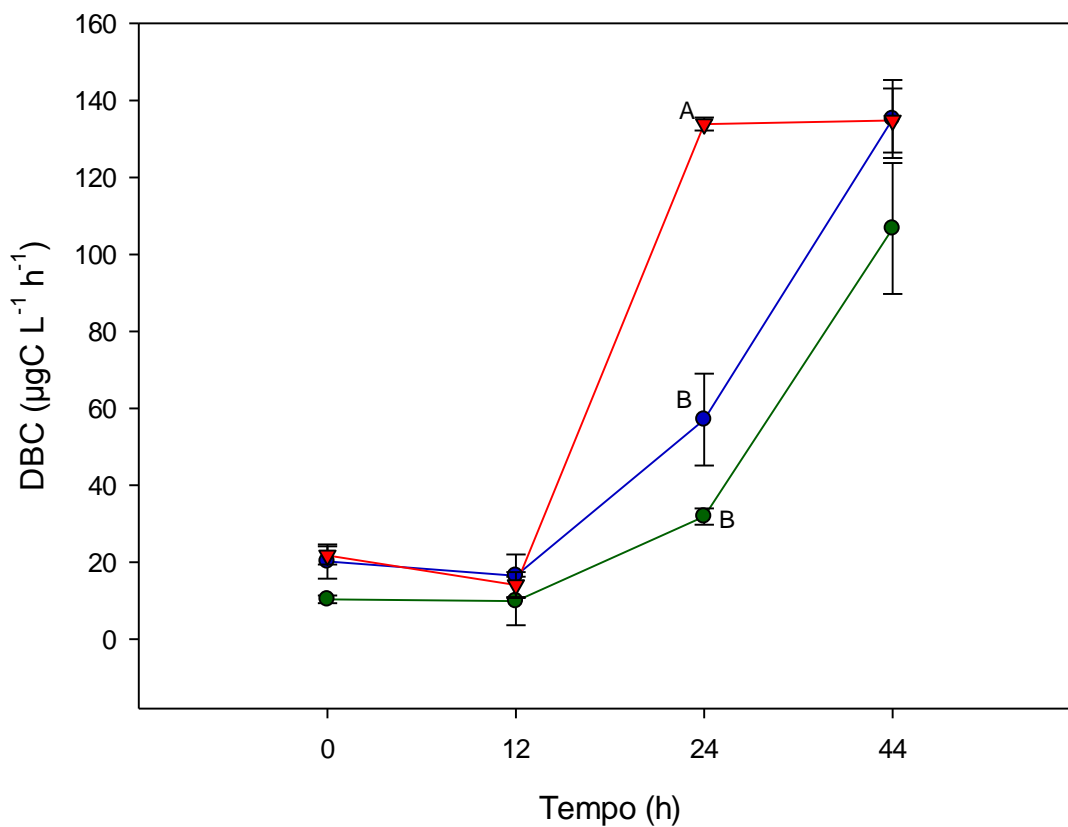


Figura 14: Gráfico da demanda bacteriana de carbono (DBC) em $\mu\text{g C L}^{-1} \text{h}^{-1}$ e comparação das curvas dos tratamentos através de teste estatístico (RM-ANOVA); os quadrados e linhas verdes representam o tratamento Negro, as bolas e linhas azuis o Solimões, os triângulos invertidos e linhas vermelhas o Mix e as barras pretas o desvio padrão.

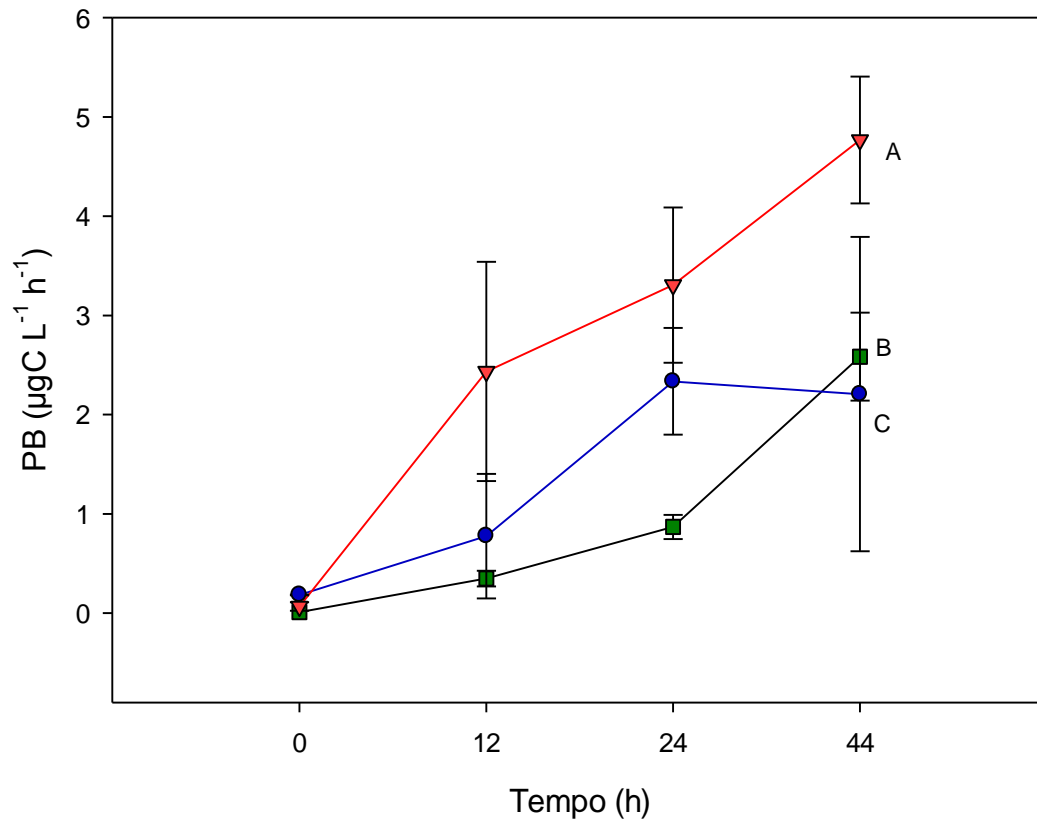


Figura 15: Gráfico da produção bacteriana (PB) em $\mu\text{g C L}^{-1} \text{h}^{-1}$ e comparação das curvas dos tratamentos através de teste estatístico (RM-ANOVA); os quadrados e linhas verdes representam o tratamento Negro, as bolas e linhas azuis o Solimões, os triângulos invertidos e linhas vermelhas o Mix e as barras pretas o desvio padrão.

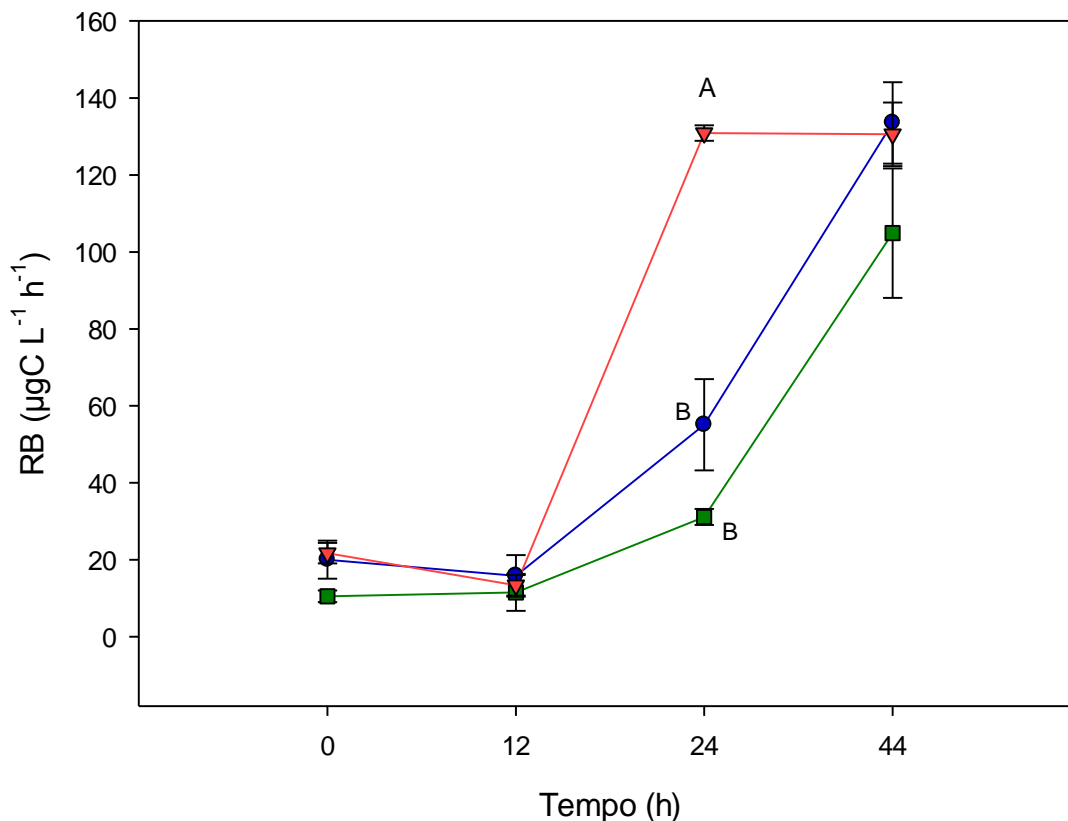


Figura 16: Gráfico da respiração bacteriana (RB) em $\mu\text{g C L}^{-1} \text{h}^{-1}$ e comparação das curvas dos tratamentos através de teste estatístico (RM-ANOVA); os quadrados e linhas verdes representam o tratamento Negro, as bolas e linhas azuis o Solimões, os triângulos invertidos e linhas vermelhas o Mix e as barras pretas o desvio padrão.

A contribuição dos processos de adsorção e consumo bacteriano de carbono para o decaimento de COD nos tratamentos foram estimados através de regressões simples entre o decaimento de COD e a DBC (Tabela 7 e Figura 17). Os valores de r^2 indicaram que a DBC tem estreita relação com o decaimento de COD nos tratamentos Negro e Solimões (96 e 94%, respectivamente), porém quando as águas são misturadas (tratamento Mix), essa contribuição é menor (81%), indicando o importante papel da adsorção para a dinâmica do C na zona de mistura das águas dos rios Negro e Solimões (Figura 18).

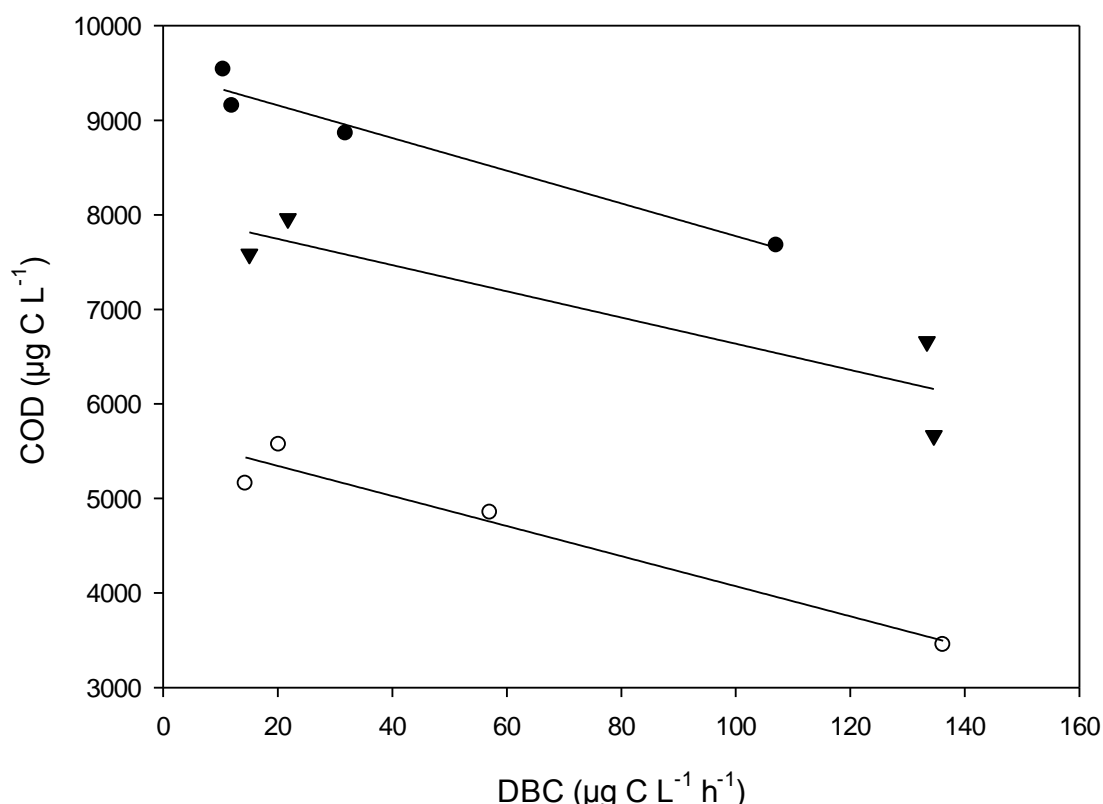


Figura 17: Regressão linear entre o carbono orgânico dissolvido (COD) e a demanda bacteriana de carbono (DBC). Os círculos preenchidos representam o tratamento Negro, os círculos vazios o tratamento Solimões e os triângulos invertidos preenchidos o tratamento Mix.

Tabela 7: Valores de r^2 , p e equações obtidas a partir da regressão linear entre o carbono orgânico dissolvido (COD) e a demanda bacteriana de carbono (DBC) nos tratamentos do experimento.

Tratamento	Variáveis	r^2	Equação	p
Negro	COD e DBC	0,961	$DBC = 529,957 - (0,0556 * COD)$	0,02
Solimões	COD e DBC	0,945	$DBC = 339,561 - (0,0594 * COD)$	0,028
Mix	COD e DBC	0,814	$DBC = 485,428 - (0,0587 * COD)$	0,098

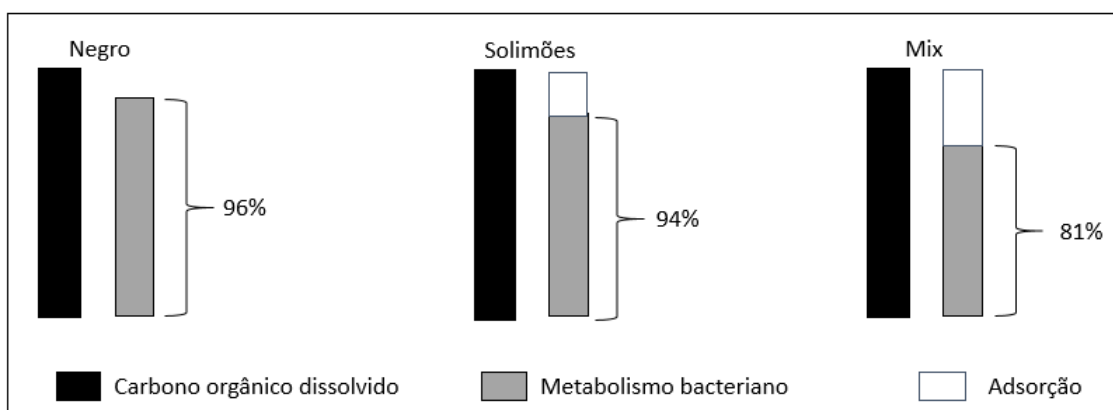


Figura 18: Contribuição do metabolismo bacteriano e da adsorção para o decaimento de carbono orgânico dissolvido nos três tratamentos do experimento, Negro, Solimões e Mix.

4) DISCUSSÃO

4.1) No presente estudo, a região de mistura dos rios Negro e Solimões, águas pretas e brancas, torna-se mais nítida durante o período de água baixas, pois apesar da vazão do rio Solimões ser maior que a do rio Negro - 100.000 e 30.000 m³/s, respectivamente (FRANZINELLI, 2011), o volume de água é menor se comparado com o período de águas altas. Nas águas altas a força e o volume do rio Solimões fazem com que esse gradiente de mistura das águas seja menos evidente e a região de mistura mais diluída. Esses fatos contribuíram para a escolha do período da coleta na seca, onde há uma melhor visualização. Farjalla et al. (2006) registraram maiores taxas de PB durante o período de águas baixas em um lago de águas claras, quando a fonte de CO de origem fitoplanctônica aumentou em disponibilidade. Estudos em diferentes ecossistemas aquáticos Amazônicos também mostram este incremento nas taxas metabólicas bacterianas com a redução do nível da água (VIDAL et al., submetido). Um estudo realizado por Benner et al. (1995) no rio Amazonas e afluentes constatou variabilidade espacial mínima, mas os padrões de sazonalidade foram bastante significativos com taxas

de PB maiores durante os períodos de enchente e cheia se comparados com a vazante; ao contrário, das taxas de RB, que foram maiores na vazante.

Os rios Negro, Solimões e Amazonas apresentam dimensões muito grandes, além de percorrerem milhares de quilômetros, esses rios chegam a possuir mais de 5 quilômetros de distância de uma margem à outra; no rio Amazonas, além da extensa largura, observa-se alta variação horizontal, onde as águas pretas e brancas se misturam, formando um perfil bem variável de condutividades elétricas. Neste estudo não foi observado diferença estatística nas taxas metabólicas entre os sistemas (quando foi considerada a divisão dos ecossistemas por grupos de condutividade - Amazonas >58 e <58), porém se observou uma oscilação das taxas nos pontos amostrados de um mesmo transecto (de um mesmo sistema - Figuras 8 a 11), essas oscilações podem ser atribuídas há variações laterais encontradas nesses rios. Esses resultados podem ter implicações para a determinação da contribuição do metabolismo bacteriano para as transformações e transporte de MO lateralmente e longitudinalmente nos rios.

De maneira geral, as taxas de RB no presente estudo foram elevadas quando comparadas as taxas de PB, o que refletiu em baixos valores de ECB (variando de 0,04 a 1,22%, em média 0,24%). Um estudo recente baseado em uma ampla base de dados (AMADO et al. 2013), indicou que as comunidades bacterianas em ecossistemas aquáticos continentais tropicais apresentam maiores taxas metabólicas (PB, RB e DBC) e ECB inferior em relação aos ecossistemas temperados. Isso significa que o processamento de MO e a remineralização dos nutrientes ocorre de forma mais rápida nos trópicos. Esses resultados demonstram ainda que as comunidades bacterianas tropicais convertem apenas uma pequena parte da MO em biomassa, sendo a maior parte dessa utilizada na manutenção metabólica, tendo pouca contribuição para a os demais níveis da cadeia trófica, mas com importante contribuição para a produção de CO₂. Em

outro estudo, conduzido em rios e lagos de várzea Amazônicos (VIDAL et al., submetido), as taxas de ECB apresentaram valores médios um pouco maiores (em média 6 e 3%, respectivamente), tanto nos períodos de seca, como na cheia, sendo que os valores de ECB foram menores em rios em comparação aos lagos de inundação. As taxas de ECB nos trópicos destacam a ineficiência da cadeia trófica microbiana (alça microbiana) na recuperação de COD e transferência para níveis tróficos superiores em sistemas tropicais, o que já vem sendo apontado em outros estudos (ROLAND et al., 2010, SARMENTO et al., 2012; AMADO et al., 2013). Ao contrário, em regiões temperadas, onde as taxas de ECB são mais elevadas, as bactérias são mais eficientes na condução de energia e MO para níveis tróficos superiores através da cadeia trófica microbiana. Cabe ressaltar, que o presente estudo foi realizado em ecossistemas lóticos (rios), onde espera-se encontrar baixa produtividade e elevadas taxas de respiração. Em geral, as taxas de ECB em rios (3 a 46%) são menores se comparadas a lagos (4 a 80%) (DEL GIORGIO E COLE, 1998). A fonte e composição química do COD pode ser considerado um regulador chave da ECB (KRITZBERG et al., 2005), nos rios, a biomassa fitoplanctônica é baixa, sendo a MO de origem alóctone predominante. Os compostos de baixo peso molecular são conhecidos por serem mais eficientemente incorporadas na biomassa bacteriana através da PB (AMON & BENNER, 1996), enquanto que a MO alóctone (alto teor de compostos de alto peso molecular) é considerada relativamente mais recalcitrante à degradação bacteriana, ou seja, há maior custo energético de degradação, o que reflete em eficiências baixas; apenas uma pequena parte do C alóctone é incorporado pela biomassa bacteriana através da PB, sendo a maior parte transformada em C inorgânico através da RB.

Outros fatores, além da origem da MO, que afetam as taxas de respiração bacteriana são: altas temperaturas e foto-exposição. A foto-exposição da MOD em latitudes baixas aumenta a produção de compostos como peróxido de hidrogênio, que

afetam a estrutura celular destes microrganismos, ativando mecanismos de reparo que despendem um alto custo energético (CORY et al., 2010). A temperatura tem grande influência sobre o metabolismo de todos organismos, de acordo com a teoria metabólica da ecologia, organismos em ambientes mais quentes apresentam maiores taxas metabólicas quando comparadas a ambientes mais frios (BROWN et al., 2004).

Apesar da temperatura alterar o metabolismo bacteriano, esta parece não ser o fator regulador do metabolismo em ecossistemas Amazônicos (AMADO et al. 2013), pois a Amazônia já apresenta temperaturas muito altas e com pouca variação durante o ano todo. Porém, a complexidade de habitats aquáticos aliada às características das águas (pretas, brancas e caras), e ao pulso de inundação tem grande influência na determinação da origem e qualidade dos substratos orgânicos; esses por sua vez, podem ser os principais determinantes das taxas metabólicas em ecossistemas Amazônicos. Del Giorgio e Cole (1998) observaram que a ECB é pouco afetada pela temperatura, sendo que a qualidade do substrato e outros fatores foram mais determinantes em sistemas aquáticos. O aumento da temperatura apresentou efeito sobre a DBC em um estudo em zonas costeiras mediterrâneas, mas não sobre a ECB (VÁZQUEZ-DOMÍNGUEZ et al., 2007). Alguns trabalhos têm mostrado que a RB é dependente da temperatura, enquanto que a PB e ECB são influenciadas por ambos, temperatura e qualidade da MOD (APPLE et al., 2006).

Ao se comparar dados de PB e RB de diversos sistemas aquáticos em regiões Amazônicas e outras regiões tropicais (Tabela 2 e Figura 12), pode-se observar uma grande diferença entre esses sistemas, indicando que os fatores reguladores do metabolismo bacteriano diferem não apenas entre regiões tropicais e temperadas, mas também entre diferentes sistemas numa mesma região e até mesmo em diferentes fases do ciclo hidrológico. Além disso, as diferenças encontradas nas taxas metabólicas também podem ser consequência do uso de diferentes metodologias para estimativas, o

que pode afetar a precisão dos dados e conseqüentemente, a comparação desses (Tabela 2). Na regressão da PB e RB de sistemas topicais observa-se que o aumento da PB é acompanhado do aumento na RB, já em sistemas Amazônicos há uma tendência no aumento da RB, que não é acompanhado do aumento da PB. Um dos fatores que podem explicar tal resultado é que os dados do presente estudo foram coletados em rios e os demais dados da Amazônia incluem além de rios, lagos de inundação. Além disso, as taxas metabólicas pode variar significativamente dentro do mesmo sistema como discutido anteriormente e entre sistemas aquáticos distintos.

Em análises prévias da respiração bacteriana e planctônica em sistemas aquáticos brasileiros, incluindo os Amazônicos, pela equipe do laboratório de Ecologia Aquática da UFJF (dados não apresentados) foram observadas taxas de RB (amostra filtrada) maiores que as taxas de respiração planctônica (amostra total). Diversos estudos também observaram que o processo de filtração pré-incubação pode resultar uma superestimação das taxas de RB (MÓRAN et al., 2007), através da remoção da pressão por predadores e competidores (MARTÍNEZ-GARCÍA et al, 2013), ruptura da estrutura da assembleia bacteriana (DEL GIORGIO & COLE, 1998), ruptura de células fitoplanctônicas e liberação de C lábil para a amostra filtrada (HOPKINSON et al., 1989), entre outras. Além disso, o processo de filtração pode causar uma subestimação quando são retidas partículas com porcentagem significativa de bactérias aderidas. Em um estudo experimental com amostras dos oceanos Pacífico e Atlântico, Martínez-García e colaboradores (2013) constataram que no Atlântico a RB foi maior com a filtração de pré-incubação, o que atribuiu à grande quantidade de partículas e à maior concentração de bactérias aderidas a partículas, essas foram rompidas durante o processo de filtração sofrendo rápido crescimento durante a incubação em um ambiente enriquecido por nutrientes. Devido a essas limitações, optamos por usar a amostra total nos

Experimentos para estimar a RB. Outro importante fato que reforça nossa decisão é a composição da comunidade planctônica. Em rios de águas brancas, como os rios Amazonas e Solimões, as bactérias heterotróficas são os principais componentes da biota planctônica, devido à limitação da produção fitoplanctônica causada pela atenuação da luz pela turbidez das águas (FISHER,1979). Sistemas de águas negras ricas em substâncias húmicas (rio Negro) também são ecossistemas que normalmente apresentam baixas taxas de produção primária planctônica, o que pode ser atribuído à atenuação da luz, por outro lado essas águas apresentam alta reatividade com a luz, resultados em altas taxas de fotodegradação (FARJALLA et al., 2009; REMINGTON et al., 2011; AMARAL et al., 2013).

4.2) FATORES REGULADORES DO METABOLISMO BACTERIANO

De uma maneira geral, os nutrientes (P e N) e a qualidade e quantidade da MO (COD, COP E COT, razões C:N e C:P) parecem ter sido os fatores com maior influência sobre o metabolismo bacteriano na região estudada. Resultados semelhantes foram observados em diferentes rios e lagos de várzea amazônicos (VIDAL et al., submetido), onde a qualidade da MO foi apontada como um dos principais reguladores sazonais do metabolismo bacteriano de C nas águas baixas (seca), além do evidente e importante papel do pulso de inundação.

As relações positivas da PB com PSR e NO_3 e da RB com NH_3 , além das relações negativas entre a PB e a razão C:P e entre a RB com a razão C:N no rio Amazonas (>58) indicam que nesse sistema o metabolismo bacteriano é regulado por nutrientes e pela qualidade da MO, sendo que as frações dissolvidas do fósforo são mais limitante para a PB e as frações dissolvidas de nitrogênio para a RB. No rio Amazonas (<58) também observou-se relação das taxas metabólicas com nutrientes (PT, NO_3 e NH_3) e COP. As

bactérias necessitam de carbono orgânico e outros macro-nutrientes, principalmente nitrogênio e fósforo para aumentar em tamanho e dividir-se (AZAM et al., 1983). Em geral, a disponibilidade, o tamanho molecular e a composição bioquímica da MOD são importantes fatores que influenciam na utilização bacteriana de C (AMON & BENNER, 1996). Além desses, a disponibilidade de nutrientes é apontada como o maior determinante para a utilização do CO pelo bacterioplâncton (CIMBLERIS & KALFF, 1998, FARJALLA et al., 2002), sendo a assimilação de C pela célula bacteriana condicionada pela estequiometria (C:N:P) da MOD. Ainda, o COD está presente em concentração mais elevada que a necessária para atender a demanda dos organismos, sendo, portanto, a utilização do COD uma função da razão de nutrientes. Quanto mais baixa é a concentração de P e N, mais alta é a razão estequiométrica. De maneira geral, a MO lábil é rica em proteínas, aminoácidos, entre outros compostos orgânicos que possuem razões relativamente baixas de C:N e C:P, o que facilita a absorção de C pelas bactérias (KALFF, 2002). Já compostos refratários, como as substâncias húmicas apresentam razões estequiométricas mais altas (KALFF, 2002).

Em sistemas Amazônicos não existe um consenso com relação aos nutrientes que limitam o metabolismo bacteriano. Estudos mostram limitação do metabolismo bacteriano pelos diferentes tipos de nutrientes (C, P, N e PN) sozinhos, ou em combinação em diferentes sistemas e em diferentes períodos do pulso de inundação (BENNER et al., 1995; REJAS et al, 2005; FARJALLA et al., 2002, 2006).

4.3) AVALIAÇÃO EXPERIMENTAL DOS PROCESSOS BIOGEOQUÍMICOS DA MATÉRIA ORGÂNICA

A escala de tempo é um fator essencial no delineamento de experimentos, pois tem influência direta sobre a degradação bacteriana de COD, uma vez que as propriedades intrínsecas do COD exercem influências sobre a disponibilidade desse carbono para as

bactérias e o consumo bacteriano depende não só da taxa de fornecimento de COD, mas também de sua origem e composição. Guillemette e del Giorgio (2011) estudaram o decaimento do COD a curto (<2 dias) e longo prazo (28 dias) em escala experimental para avaliar vários aspectos em relação a labilidade do COD de águas continentais. Eles encontraram que o decaimento de COD a curto prazo, foi cerca de 25% maior que a longo prazo, o que pode ser explicado pela maior labilidade dessas moléculas nas primeiras horas. Está claro que o consumo bacteriano de COD tem íntima relação com o conceito de labilidade de COD e que em sistemas naturais ele é formado por uma complexa mistura de compostos orgânicos de diferentes origens (BENNER, 1994). Nesse contexto, o *pool* de COD disponível para as bactérias inicialmente é altamente reativo, porém ao longo do tempo as moléculas mais lábeis são consumidas pelas bactérias restando um *pool* cada vez mais recalcitrante. No experimento conduzido no presente trabalho, a escala de tempo adotada é a de curto prazo (44 horas, <2dias), o que implica em resultados diferentes dos que poderiam ser encontrados, por exemplo, em escalas maiores.

Em 24 horas (T24) observou-se um aumento da DBC no tratamento Mix, indicando que as comunidades bacterianas desses tratamentos respondem de forma mais rápida na absorção de C para seu metabolismo em relação aos demais tratamentos. FERNANDES et al., 2004 observaram aumento no metabolismo bacteriano nas zonas de confluência entre tributários e sistemas principais, o que foi atribuído ao aumento na heterogeneidade ecológica e a diversidade de nicho local, o que torna essas zonas especialmente importantes para a biodiversidade aquática. Do ponto de vista microbiano, a confluência entre dois ecossistemas aquáticos gera uma zona de mistura, onde diferentes microrganismos e fontes de matéria orgânica e nutrientes são combinados (FARJALLA et al., 2014). Levando-se em conta que estudos anteriores mostraram que a PB é reforçada quando diferentes fontes de carbono são misturadas (FARJALLA et al., 2009; FONTE et

al., 2013), zonas de confluência entre dois diferentes ecossistemas aquáticos, com características limnológicas distintas deveriam ser zonas particularmente favoráveis para o metabolismo bacteriano na Amazônia (FARJALLA et al., 2014).

A MOP interage de várias formas com a MOD e com a matéria inorgânica, através de processos de dissolução e adsorção, por exemplo. A associação entre partículas e matéria dissolvida pode resultar na formação de agregados de diferentes tamanhos e composições, que são colonizados por bactérias e outros microrganismos. Esses agregados apresentam enriquecimento de nutrientes se comparados com águas circundantes, o que resulta em alta atividade metabólica (SIMON et al., 2002). A mistura das águas brancas (rica em MOP) e pretas (rica em MOD) dos rios Solimões e Negro é, portanto, potencialmente mais propícia aos processos de adsorção e colonização por microrganismos. Moreira-Turcq e colaboradores (2003b) observaram que em torno de 40% do COD é perdido em função de processos de adsorção da MO, a jusante da confluência entre os rios Negro e Solimões. Entretanto, naquele estudo não foi quantificado o papel do metabolismo bacteriano para estas perdas. No presente estudo, em média, mais de 90% do decaimento de carbono correspondeu a degradação bacteriana nos tratamentos Negro e Solimões, confirmando o importante papel desta nos processos de transformação da MO ao longo desses rios. Porém no tratamento Mix, correspondente ao rio Amazonas, onde ocorre mistura de águas pretas e brancas, esta proporção foi menor em função da maior atuação dos processos de adsorção, em torno de 81%.

Os resultados do metabolismo bacteriano *in situ* e do experimento, de maneira geral, foram distintos. Essas diferenças estão provavelmente relacionadas com o fator tempo nos processos de transformação da MO. No experimento pode-se observar algumas respostas da mistura das águas sobre a comunidade bacteriana ao longo de horas, já em condições *in situ*, além do fator tempo de residência, que é menor em rios, os processos

de adsorção da MO e colonização por microrganismos às partículas podem encontrar-se em um estado de equilíbrio dinâmico, tornando a identificação do estímulo provocado pelo encontro dos dois tipos de água menos perceptível. Além disso, embora tenha sido observada variação lateral e longitudinal das taxas metabólicas bacterianas ao longo do gradiente de amostragem, estas não apresentaram variação significativa na confluência dos rios Negro e Solimões, quando agrupadas por categorias de condutividade durante o período amostrado. Portanto, a combinação de estudos da variação espacial e temporal do metabolismo bacteriano *in situ* aliado à realização de experimentos é fundamental na compreensão no papel das bactérias aquáticas no processamento de C em ecossistemas Amazônicos.

5) CONCLUSÕES

Os resultados do presente estudo contribuíram com informações sobre o papel do metabolismo bacteriano para o processamento de C em sistemas amazônicos, em especial na zona de confluência dos rios Negro e Solimões.

As taxas de RB foram altas se comparadas com outras estimativas realizadas em regiões temperadas, tropicais e até mesmo em sistemas Amazônicos, indicando o importante papel das bactérias na remineralização de C e nutrientes, e, portanto, no ciclo global desses elementos. Além da degradação bacteriana, a adsorção parece ser um mecanismo de grande importância no processamento de MOP e MOD na confluência. Apesar de não ter sido observado um padrão muito claro de regulação do metabolismo bacteriano na confluência, de uma maneira geral, os nutrientes (P e N) e a qualidade quantidade da MO (COD, COP E COT, razões C:N e C:P) parecem ter sido os fatores com maior influência sobre o metabolismo bacteriano na região estudada, refletindo a

variabilidade encontrada em cada tipo de sistema. Os dados gerados no presente estudo contribuíram para o entendimento da importância dos processos biogeoquímicos na dinâmica da MO ao longo da confluência dos rios Negro e Solimões, destacando a grande contribuição da respiração planctônica e dos processos de adsorção da MO para as transformações e transporte de C nesta região Amazônica.

6) REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABRIL, G.; MARTINEZ, J. M.; ARTIGAS, L. F.; MOREIRA-TURCQ, P.; BENEDETTI, M. F.; VIDAL, L.; MEZIANE, T.; KIM, J. H.; BERNARDES, M. C.; SAVOYE, N.; DEBORDE, J.; SOUZA, E. L.; ALBÉRIC, P.; SOUZA, M. F. L.; ROLAND, F. Amazon River carbon dioxide outgassing fuelled by wetlands. *Nature*, v. 505, p. 395-398, 2014.

AMADO, A. M.; MEIRELLES-PEREIRA, F.; VIDAL, L. O.; SARMENTO, H.; SUHETT, A. L.; FARJALLA, V. F.; COTNER, J. B.; ROLAND, F. Tropical freshwater ecosystems have lower bacterial growth efficiency than temperate ones. *Frontiers in Microbiology*, v. 4, n. 167, 2013.

AMADO, A. M.; FARJALLA, V. F.; ESTEVES, F. A.; BOZELLI, R. L.; ROLAND, F.; ENRICH-PRAST, A. Complementary pathways of dissolved organic carbon removal pathways in clear-water Amazonian ecosystems: photochemical degradation and bacterial uptake. *Federation of European Microbiological Societies*, v. 56, p. 8-17, 2006.

AMARAL, J. H. F.; SUHETT, A. L.; MELO, S.; FARJALLA, V. F. Seasonal variation and interaction of photodegradation and microbial metabolism of DOC in black water Amazonian ecosystems. *Aquatic Microbial Ecology*, v. 70, p. 157-168, 2013.

AMON, R. M. W.; BENNER, R. Photochemical and microbial consumption of dissolved organic carbon and dissolved oxygen in the Amazon River system. *Geochemical Cosmochim Acta*, v. 60, p. 1783-1792, 1996.

ANESIO, A. M., ABREU, P. C.; ESTEVES, F. D. Influence of the hydrological cycle on the bacterioplankton of an impacted clear water Amazonian lake. *Microbial Ecology*, v. 34, p. 66-73, 1997.

APPLE, J. K.; DEL GIORGIO, P. A.; KEMP, M. Temperature regulation of bacterial production, respiration, and growth efficiency in a temperate salt-marsh estuary. *Aquatic Microbial Ecology*, v. 43, p. 243-254, 2006.

AUFDENKAMPE, A. K.; HEDGES, J. I.; RICHEY, J. E., KRUSCHE, A. V.; LLERENA, C. A. Sorptive fractionation of dissolved organic nitrogen and amino acids onto fine sediments within the Amazon Basin. *Limnology and Oceanography*, v. 46, n. 8, p. 1921-1935, 2001.

AZAM, F.; FENCHEL, T.; FIELD, J. G.; GRAY, J. S.; MEYERREIL, L. A.; THINGSTAD, F. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series*, v. 10, p. 257-263, 1983.

BARROS, N.; FARJALLA, V. F.; SOARES, M. C.; MELO, R. C. N.; ROLAND, F. Virus-bacterium coupling driven by both turbidity and hydrodynamics in an Amazonian floodplain lake. *Applied and Environmental Microbiology*, v. 76, n. 21, p. 7194-7201, 2010.

BEGON, M.; MORTIMER, M.; THOMPSON, D. J. Population Ecology: A Unified Study of Animals and Plants.

BENNER, R.; OPSAHL, S.; CHIN-LEO, G.; RICHEY, J. E.; FORSBERG, B. R. Bacterial carbon metabolism in the Amazon River system. *Limnology & Oceanography*, v. 40, p. 1262-1270, 1995.

BENNER, R.; RAO, J. L. Phosphorus in sediments of the Amazon River and estuary: Implications for the global flux of phosphorus to the sea. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, V. 58, N. 10, p. 2333-2339, 1994.

BERTILSSON, S.; JONES, J. B. Supply of dissolved organic matter to aquatic ecosystems: Autochthonous sources. In: FINDLAY, S. E. G.; SINSABAUGH, R. L. (Eds). *Aquatic Ecosystems: Interactivity of Dissolved Organic Matter*. California: Academic Press, 2003. p. 3-24.

BROWN, J. H.; GILLOOLY, J. F.; ALLEN, A. P.; SAVAGE, V. M.; WEST, G. B. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, v. 85, p. 1771-1789, 2004.

CIMBLERIS, A. C. P.; KALFF, J. Planktonic bacterial respiration as a function of C:N:P ratios across temperate lakes. *Hydrobiologia*, v. 384, p. 89-100, 1998.

COLE, J. J., PRAIRIE, Y. T., CARACO, N. F., MCDWELL, W. H., TRANVIK, L. J., STRIEGL, R. G., DUARTE, C. M., KORTELAJNEN, P., DOWNING, J. A., MIDDELBURG, J. J.; MELACK, J. Plumbing the global carbon cycle: Integrating inland waters into the terrestrial carbon budget. *Ecosystems*, v. 10, p. 171– 184, 2007.

COLE, J. J.; CARACO, N. F.; KLING, G. W.; KRATZ, T. K. Carbon-Dioxide Supersaturation in the Surface Waters of Lakes. *Science*, v. 265, p. 1568-1570, 1994.

CORY, R. M.; MCNEILL, K.; COTNER, J. P.; AMADO, A.; PURCELL, J. M.; MARSHALL, A. G. Singlet Oxygen in the Coupled Photochemical and Biochemical Oxidation of Dissolved Organic Matter. *Environmental Science & Technology*, v. 44, n. 10, p. 3683-3689, 2010.

COVENEY; M. F.; WETZEL, R. G. Experimental evaluation of conversion factors for the [3H] thymidine incorporation assay of bacterial secondary productivity. *Applied Environmental Microbiology*, v. 54, n. 8, p. 2018-2026, 1988.

DEL GIORGIO, P. A.; COLE, J. J. Bacterial growth efficiency in natural aquatic systems. *Annual Reviews Ecologic Systems*, v. 29, p. 503-541, 1998.

DODDS, W. K.; COLE, J. J. Expanding the concept of trophic state in aquatic ecosystems: It's not just the autotrophs. *Aquatic Sciences*, v. 69, p. 427-439, 2007.

DOWNING, J. A.,; PRAIRIE, Y. T.; COLE, J. J.; DUARTE, C. M.; TRANVIK, L. J.; STRIEGL, R. G.; MCDOWELL, W. H.; KORTELAJNEN, P.; CARACO, N. F.; MELACK, J. M.; MIDDLEBURG, J. J. The global abundance and size distribution of lakes, ponds, and impoundments. *Limnology & Oceanography*, v. 51, p. 2388-2397, 2006.

EDWARDS, R. T. Sestonic bacteria as a food source for filtering invertebrates in two southeastern rivers. *Limnology & Oceanography*, v. 32, p. 221-234, 1987.

ERTEL, J. R.; HEDGES, J. I.; DEVOL, A. H.; RICHEY, J. E., RIBEIRO, M. N. G. Dissolved humic substances of the Amazon River system. *Limnology & Oceanography*, v 37, p. 739-754, 1986.

ESTEVES, F. A. Fundamentos de Limnologia. Rio de Janeiro: Interciência, 2011. p. 53-61.

FARJALLA, V. F. Are the mixing zones between aquatic ecosystems hot spots of bacterial production in the Amazon River system? *Hydrobiologia*, v. 728, p. 153-165, 2014.

FARJALLA, V. F.; MARINHO, C. C.; FARIA, B. M.; AMADO, A. M.; ESTEVES, F. A.; BOZELLI, R. L.; GIROLDO, D. Synergy of fresh and accumulated organic matter to bacterial growth. *Microbial Ecology*, v. 57, p. 657–666, 2009.

FARJALLA, V. F.; AZEVEDO, D. A.; ESTEVES, F. A.; BOZELLI, R. L.; ROLAND, F. Influence of hydrological pulse on bacterial growth and DOC uptake in a clear-water Amazonian lake. *Microbial Ecology*, v. 52, p. 334-344, 2006.

FARJALLA, V. F.; FARIA, B. M.; ESTEVES, F. A. The relationship between DOC and planktonic bacteria in tropical coastal lagoons. *Archiv fur Hydrobiologie*, v. 156, p. 97–119, 2002.

FERNANDES, C. C.; PODOS, J.; LUNDBERG, J. G. Amazonian ecology: tributaries enhance the diversity of electric fishes. *Science*, v. 305, p. 1960-1962, 2004.

FISHER, T. R. Plankton and primary production in aquatic system of the central Amazon basin. *Comparative Biochemistry and Physiology*, v. 62, p. 31-38, 1979.

FONTE, E. S.; AMADO, A. M.; MEIRELLES-PEREIRA, F.; ESTEVES, F. A.; ROSADO, A. S.; FARJALLA, V. F. The combination of different carbon sources enhances bacterial growth efficiency in aquatic ecosystems. *Microbial Ecology*, v. 66, p. 871-878, 2013.

FRANZINELLI, E. Características morfológicas da confluência dos rios Negro e Solimões. *Revista Brasileira de Geociências*, v. 41, n. 4, p. 587-596, 2011.

GROSSART, H. P.; Kiørboe, T.; TANG, K. W.; ALLGAIER, M.; YAM, E. M.; PLOUG, H. Interactions between marine snow and heterotrophic bacteria: aggregate formation and microbial dynamics. *Aquatic Microbial Ecology*, v. 42, p. 19-26, 2006

GUILLEMETTE, F.; DEL GIORGIO, P. A. Simultaneous consumption and production of fluorescent dissolved organic matter by lake bacterioplankton. *Environmental Microbiology*, v. 14, p. 1432–1443, 2011.

HEDGES, J. I.; CLARK, W. A.; QUAY, P. D.; RICHEY, J. E.; DEVOL, A. H.; SANTOS, U. M. Compositions and fluxes of particulate organic carbon material in Amazon river. *Limnology & Oceanography*, v. 31, n. 4, p. 717-738, 1986.

HERBERT, D. Stoichiometric aspects of microbial growth. In: DENN, A. C. R.; ELWOOD, D. C.; EVANS, C. G. T.; MELLING, J. (Eds.). *Continuous Culture 6: Applications and new fields*. Chichester: Ellis Horwood, 1976. p 1-30.

HOBBIE, J. E.; HELFRICH III, J. V. K. The effect of grazing by microprotozoans on production of bacteria. *Archiv fur Hydrobiologie*, v. 31, p. 281-288, 1988.

HOPKINSON, C. S.; SHERR, B. F.; WIEBE, W. J. Size fractionated metabolism of coastal microbial plankton. *Marine Ecology Progress Series*, v. 51, p. 155-166, 1989.

JAHNKE, R. A.; CRAVEN, D. B. Quantifying the role of heterotrophic bacteria in the carbon cycle: a need for respiration rate measurements. *Limnology & Oceanography*, v. 40, p. 436-41, 1995.

JUNK, W. J. *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System*. Berlin: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 1997.

JUNK, W. J.; BAYLEY P. B.; SPARKS, R. E. The flood pulse concept in river floodplain system. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, v. 106, p. 110-127, 1989.

KALFF, J. *Limnology*. New York: Prentice Hall, 2002. 592 p.

KIRCHMAN, D. L.; MÓRAN, X. A. G.; DUCKLOW, H. Microbial growth in the polar oceans - role of temperature and potential impact of climate change. *Nature Reviews Microbiology*, v. 7, p. 451-459, 2009.

KIRCHMAN, D.; K'NEES, E.; HODSON, R. Leucine incorporation and its potential as a measure of protein synthesis by bacteria in natural aquatic systems. *Applied and Environmental Microbiology*, v. 49, n. 3, p. 599-607, 1985.

KIRCHMAN, D. The production of bacteria attached to particles suspended in a freshwater pond. *Limnology & Oceanography*, v. 28, n. 5, p. 858-872, 1983.

KRITZBERG, E. S.; DUARTE, C. M.; WASSMANN, P. Changes in Arctic marine bacterial carbon metabolism in response to increasing temperature. *Polar Biology*, v. 33, p. 1673-1682, 2010.

KRITZBERG, E. S.; COLE, J. J.; PACE, M. L.; GRANÉLI, W. 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.

KRITZBERG, E. S.; COLE, J. J.; PACE, M. L.; GRANÉLI, W.; BADE, D. L. Autochthonous versus allochthonous carbon sources of bacteria: Results from whole-lake C-13 addition experiments. *Limnology & Oceanography*, v.49, n. 2, p. 588-596, 2004.

LARAQUE, A.; GUYOT, J. P.; FILIZOLA, N. Mixing processes in the Amazon River at the confluences of the Negro and Solimões Rivers, Encontro das Águas, Manaus, Brazil. *Hydrological. Processes*, v. 23, p. 3131-3140, 2009.

MARTÍNEZ-GARCÍA, S.; FERNÁNDEZ, E.; DEL VALLE, D. A.; KARL, D. M.; TEIRA, E. Experimental assessment of marine bacterial respiration. *Aquatic Microbial Ecology*, v. 70, p. 189-205, 2013.

MAYORGA, E.; AUFDENKAMPE, A. K.; MASIELLO, C. A.; KRUSCHE, A. V.; HEDGES, J. I.; QUAY, P. D.; RICHEY, J. E.; BROWN, T. A. Young organic matter as a source of carbon dioxide outgassing from Amazonian rivers. *Nature*, v. 436, n. 28, p. 538-541, 2005.

MEYBECK, M. Carbon, nitrogen, and phosphorus transport by world rivers. *American Journal of Science*, v. 282, p. 401-450, 1982.

MORÁN, X. A. G.; PÉREZ, V.; FERNÁNDEZ, E. Mismatch between community respiration and the contribution of heterotrophic bacteria in the NE Atlantic open ocean: What causes high respiration in oligotrophic waters? *Journal of Marine Research*, v. 65, p. 545-560, 2007.

MOREIRA-TURCQ, P.; SEYLER, P.; GUYOT, J. P.; ETCHEBER, H. Characteristics of organic matter in the mixing zone of the Rio Negro and Solimões of the Amazon River. *Hydrological Processes*, v. 17, p. 1393-1404, 2003b.

MOREIRA-TURCQ, P.; SEYLER, P.; GUYOT, J. L.; ETCHEBER, H. Exportation of organic carbon from the Amazon River and its main tributaries. *Hydrological Processes*, v. 17, p. 1329-1344, 2003.

MÜNSTER, U.; CHRÓST, R. J. Origin, composition and microbial utilization of dissolved organic matter. In: CHRÓST, R. J.; OVERBECK, J. (Eds.). *Aquatic microbial ecology: Biochemical and molecular approaches*. Nova York: Springer-Verlag, 1990. p. 8-46.

ODUM, E. P.; BREWER, R.; BARRET, G. W. *Fundamentals of Ecology*. Philadelphia: BrooksCole, 2004.

PEDROS ALIÓ, C.; GUERREIRO, R. Prokaryotology for the limnologist. In: MARGALEF, R. (ed.). *Limnology Now: A paradigm of planetary problems*. Amsterdam: Elsevier, 1994. p. 37-57.

PÉREZ, M.; MOREIRA-TURCQ, P.; GALLARD, H.; ALLARD, T.; BENEDETTI, M. Dissolved organic matter dynamics in the Amazon basin: sorption by mineral surfaces. *Chemical Geology*, v. 286, p. 158-168, 2011.

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

REJAS, D.; MUYLAERT, K.; MESSTER, L. Nutrient limitation of bacteria and sources of nutrients supporting nutrient-limited bacterial growth in an Amazonian floodplain lake. *Aquatic Microbial Ecology*, v. 39, p. 57-67, 2005.

REMYN, S.; KRUSCHE, A.; RICHEY, J. Effects of DOM photochemistry on bacterial metabolism and CO₂ evasion during falling water in a humic and a whitewater river in Brazilian Amazon. *Biogeochemistry*, v. 105, p. 185-200, 2011.

RICHEY, J. E.; MELACK, J. M.; AUFDENKAMPE, A. K.; BALLESTER, V. M.; HESS, L. L. Outgassing from Amazonian rivers and wetlands as a large tropical source of atmospheric CO₂. *Nature*, v. 416, p. 617-620, 2002.

RICHEY, J. E.; HEDGES, J. I.; DEVOL, A. H.; QUAY, P. D.; VICTORIA, R.; MARTINELLI, L.; FORSBERG, B. R. Biogeochemistry of carbon in the Amazon River. *Limnology & Oceanography*, v. 35, p. 352-371, 1990.

ROLAND, F.; CIMBLERIS, A. C. P.; LOBÃO, L. M.; VIDAL, L. O. Bacterioplankton metabolism in hydroelectric reservoirs. *Oecologia Australis*, v. 15, n. 3, p. 605-617, 2011.

ROLAND, F.; LOBÃO, L. M.; VIDAL, L. O.; JEPPESEN, E.; PARANHOS, R.; HUSZAR, V. L. M. Relationships between pelagic bacteria and phytoplankton abundances in contrasting tropical freshwaters. *Aquatic Microbial Ecology*, v. 60, p. 261-272, 2010.

ROLAND, F.; COLE, J. J. Regulation of bacterial growth efficiency in a large turbid estuary. *Aquatic Microbial Ecology*, v. 20, p. 31-38, 1999.

RUTTENBERG, K. C.; GOÑI, M. A. Phosphorus distribution, C:N:P ratios, and ⁶³C, in arctic, temperate, and tropical coastal sediments: tools for characterizing bulk sedimentary organic matter. *Marine Geology*, v. 139, p. 123-145, 1997.

SARMENTO, H. New paradigms in tropical limnology: the importance of the microbial food web. *Hydrobiologia*, v. 686, p. 1-14, 2012.

SIGEE, D. C. *Freshwater Microbiology: Biodiversity and Dynamic Interactions of Microorganisms in the Aquatic Environment*. Manchester: Wiley, 2005.

SIMON, M.; GROSSART, H. P.; SCHWEITZER, B.; PLOUG, H. Microbial ecology of organic aggregates in aquatic ecosystems. *Aquatic Microbial Ecology*, v. 28, p. 175-211, 2002.

SIOLI, H. The Amazon and its main affluents: Hydrography, morphology of the river courses, and river types. *The Amazon Monographiae Biologicae*, v. 56, p. 127-165, 1984.

SMITH, D. C.; AZAM, F. A simple, economical method for measuring bacterial protein synthesis rates in sea water using ³H-leucine. *Marine Microbial Food Webs*, v. 6, p. 107-114, 1992.

SUTTLE, C.A. The significance of viruses to mortality in aquatic microbial communities. *Microbial Ecology*, v. 28, p. 237-243, 1994.

THURMAN, E. M. Organic geochemistry of natural waters. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1985. p. 68-70.

TRANVIK, L. J.; DOWNING, J. A.; COTNER, J. B.; LOISELLE, S. A.; STRIEGL, R. G.; BALLATORE, T. J.; DILLON, P.; FINLAY, K.; FORTINO, K.; KNOLL, L. B.; KORTELAJNEN, P. L.; KUTSER, T.; LARSEN, S.; LAURION, I.; LEECH, D. M.; MCCALLISTER, S. L.; MCKNIGHT, D. M.; MELACK, J. M.; OVERHOLT, E.; PORTER, J. A.; PRAIRIE, Y.; RENWICK, W. H.; ROLAND, F.; SHERMAN, B. S.; SCHINDLER, D. W.; SOBEK, S.; TREMBLAY, A.; VANNI, M. J.; VERSCHOOR, A. M.; WACHENFELDT, E.; WEYHENMEYER, G. A. Lakes and reservoirs as regulators of carbon cycling and climate. *Limnology & Oceanography*, v. 54, n. 6, p. 2298-2314, 2009.

VÁZQUEZ-DOMÍNGUEZ, E.; VAQUÉ, D.; GASOL, J. M. Ocean warming enhances respiration and carbon demand of coastal microbial plankton. *Global Change Biology*, v. 13, p. 1327-1334, 2007.

VIDAL, L. O.; ABRIL, G.; MELO, M. L.; BERNARDES, M. C.; LOBÃO, L. M.; REIS, M. C.; MOREIRA-TURCQ, P.; BENEDETTI, M. F.; TORNISIELO, V. L.; ROLAND, F. Bacterial heterotrophic metabolism variability in Amazonian freshwater ecosystems. *Aquatic Microbial Ecology*. Submetido.

WARD, N. D.; KEIL, R. G.; MEDEIROS, P. M.; BRITO, D. C.; CUNHA, A. C.; DITTMAR, T.; YAGER, P. L.; KRUSCHE, A. V.; RICHEY, J. E. Degradation of terrestrially derived macromolecules in the Amazon River. *Nature Geoscience*, DOI:10.1038/NGEO1817, 2013

WETZEL, R. G.; LIKENS, G. E. *Limnological Analyses*, 3ed. New York: Springer-Verlag, 2000.

WILLIAMS, P. J. Heterotrophic bacteria and the dynamics of dissolved organic matter. In: KIRCHMAN, D. L. (Ed.). *Microbial ecology of the oceans*. Manchester: John Wiley & Sons, 2000. p. 153-200.

ANEXOS

Tabela: Variáveis físicas amostradas nos transectos e valores mínimo, máximo, média e desvio padrão.

Transecto	Local	Temperatura água (°C)			Condutividade (µS cm-1)			Turbidez (NTU)		
		Mín.	Máx.	Média (±DesvPad)	Mín.	Máx.	Média (±DesvPad)	Mín.	Máx.	Média (±DesvPad)
1	Negro- antes de Manaus	29,6	29,82	29,72 (±0,11)	5	8	7 (±1,73)	6,4	7,9	7,3 (±0,79)
2	Negro- depois Manaus	29,72	29,93	29,8 (±0,11)	6	9	7,33 (±1,52)	6,5	9,8	7,67 (±1,84)
3	Solimões- Vila Nova	29,36	29,47	29,4 (±0,06)	78	80	79 (±1)	221	239	231,33 (±9,29)
4	Solimões- no encontro	29,35	29,41	29,37 (±0,03)	79	83	80,6 (±2,08)	237	256	246,66 (±9,5)
5	Amazonas- Terra Nova	29,4	29,5	29,44 (±0,04)	23	82	62,75 (±27,44)	75	260	178,75 (±79,3)
6	amazonas- Vila do Marimt	29,43	29,63	29,52 (±0,1)	21	80	54,6 (±22,94)	51,7	234	161,54 (±75,02)
7	Amazonas- Depois da ilha	29,52	29,66	29,62 (±0,03)	23	78	49,6 (±22,94)	72,5	195	141,1 (±50,52)

Transecto	Local	pH			O2 dissolvido (mg L-1)		
		Mín.	Máx.	Média (±DesvPad)	Mín.	Máx.	Média (±DesvPad)
1	Negro- antes de Manaus	3,88	4,33	4 (±0,24)	4,91	5,21	5,09 (±0,16)
2	Negro- depois Manaus	3,80	4,8	4,17 (±0,54)	4,7	5,04	4,9 (±0,18)
3	Solimões- Vila Nova	6,70	6,9	6,77 (±0,11)	4,61	4,72	4,67 (±0,06)
4	Solimões- no encontro	6,45	6,64	6,54 (±0,09)	4,58	4,63	4,6 (±0,02)
5	Amazonas- Terra Nova	6,29	6,71	6,59 (±0,2)	4,68	4,93	4,8 (±0,1)
6	amazonas- Vila do Marimt	6,17	6,68	6,5 (±0,21)	4,62	5,08	4,86 (±0,16)
7	Amazonas- Depois da ilha	6,01	6,61	6,3 (±0,23)	4,78	5,13	4,92 (±0,14)

Tabela: Variáveis químicas amostradas nos transectos e valores mínimo, máximo, média e desvio padrão. Abreviações: carbono orgânico dissolvido (COD), carbono orgânico total (COT), carbono orgânico particulado (COP), nitrogênio total (NT), nitrato (NO₃), nitrito (NO₂), amônia (NH₃), fósforo total (PT), fósforo solúvel reativo (PSR), razão entre carbono e nitrogênio (C:N) e razão entre carbono e fósforo (C:P).

Transecto	Local	COD (mg C L-1)			COT (mg C L-1)			COP (mg C L-1)		
		Mín.	Máx.	Média (±DesvPad)	Mín.	Máx.	Média (±DesvPad)	Mín.	Máx.	Média (±DesvPad)
1	Negro- antes de Manaus	7,58	10,71	9,15 (±1,56)	9,85	10,88	10,37 (±0,73)	0,69	3,29	1,99 (±1,84)
2	Negro- depois Manaus	8,54	9,89	9,15 (±0,68)	9,69	12,74	10,82 (±1,67)	0,68	2,84	1,67 (±,09)
3	Solimões- Vila Nova	4,48	5,95	4,99 (±0,83)	4,62	6,15	5,19 (±0,83)	0,14	0,28	0,2 (±0,07)
4	Solimões- no encontro	3,87	4,3	4,15 (±0,24)	4,23	4,5	4,37 (±0,13)	0,05	0,36	0,21 (±0,15)
5	Amazonas- Terra Nova	4,66	8,89	5,77 (±2,08)	4,88	10,74	6,51 (±2,82)	0,19	1,85	0,74 (±0,76)
6	Amazonas- Vila do Marimba	4,45	7,62	5,83 (±1,21)	5,43	7,96	6,33 (±1,04)	0,33	1	0,5 (±0,28)
7	Amazonas- Depois da ilha	5,17	6,81	6,2 (±0,69)	5,83	8,67	7,31 (±1,22)	0,06	2,66	1,1 (±1,11)

Transecto	Local	NT (µg L-1)			NO ₃ (µg L-1)			NO ₂ (µg L-1)		
		Mín.	Máx.	Média (±DesvPad)	Mín.	Máx.	Média (±DesvPad)	Mín.	Máx.	Média (±DesvPad)
1	Negro- antes de Manaus	2673	3075	2834 (±213)	2624	2920	2732 (±163)	7,27	7,51	7,41 (±0,12)
2	Negro- depois Manaus	2446	3243	2776 (±415)	2645	2755	2700 (±78)	4,46	7,13	7,03 (±0,14)
3	Solimões- Vila Nova	1668	2121	1899 (±227)	1188	1220	1202 (±16)	4,88	5,11	4,98 (±0,12)
4	Solimões- no encontro	1707	2397	2033 (±347)	981	1191	1121 (±121)	4,49	5,74	4,97 (±0,67)
5	Amazonas- Terra Nova	1630	2710	2016 (±487)	1320	2081	1558 (±354)	4,24	5,54	4,97 (±0,54)
6	Amazonas- Vila do Marimba	1686	2418	18742 (±336)	1155	2048	1466 (±381)	4,52	5,56	4,97 (±0,43)
7	Amazonas- Depois da ilha	1584	2750	2213 (±426)	1066	2020	1622 (±389)	3,78	6,64	5,17 (±1,15)

Transecto	Local	NH ₃ (µg L-1)			P total (µg L-1)			PSR (µg L-1)		
		Mín.	Máx.	Média (±DesvPad)	Mín.	Máx.	Média (±DesvPad)	Mín.	Máx.	Média (±DesvPad)
1	Negro- antes de Manaus	0	53,74	19,56 (±29,71)	27,19	30,64	28,91 (±16,78)	16,19	42,02	26,28 (±13,81)
2	Negro- depois Manaus	0	67,94	26,63 (±36,27)	22,45	31,62	25,53 (±5,27)	38,51	204,1	126,41 (±83,27)
3	Solimões- Vila Nova	51	156,81	117,23 (±57,75)	195,85	233,6	209,46 (±21,26)	60,61	146,3	102,06 (±42,91)
4	Solimões- no encontro	0	6,5	2,17 (±3,75)	200,49	235,1	217,89 (±17,31)	76,1	80,22	77,96 (±2,09)
5	Amazonas- Terra Nova	173,1	386,8	257,91 (±102,77)	56,92	200	129,36 (±62,19)	55,47	2581	1113,89 (±1105,4)
6	Amazonas- Vila do Marimba	58,9	126,05	83,29 (±25,62)	96,04	184,9	154 (±39,99)	21,26	73,4	39,39 (±20,37)
7	Amazonas- Depois da ilha	34,03	88	57,34 (±20,4)	118,31	254,9	178,32 (±58,94)	35,94	275,5	103,16 (±100,67)

Transecto	Local	razão C:N			razão C:P		
		Mín.	Máx.	Média (±DesvPad)	Mín.	Máx.	Média (±DesvPad)
1	Negro- antes de Manaus	3,36	4,19	3,85 (±0,37)	466,52	1710	1107,65 (±622,68)
2	Negro- depois Manaus	3,66	18,22	8,56 (±7,18)	108,1	604,7	299,98 (±266,81)
3	Solimões- Vila Nova	3,82	5,11	4,39 (±0,65)	79,18	253,7	150,26 (±91,61)
4	Solimões- no encontro	3,78	5,09	4,34 (±0,56)	129,13	146,2	137,65 (±8,53)
5	Amazonas- Terra Nova	2,76	4,59	3,6 (±0,5)	4,7	225	67,68 (±105,18)
6	Amazonas- Vila do Marimba	4,02	4,83	4,4 (±0,36)	156,84	926,7	485,65 (±292,27)
7	Amazonas- Depois da ilha	3,76	5,32	4,41 (±0,65)	63,18	489,5	268,41 (±176,66)