FUNDAÇÃO UNIVERSIDADE FEDERAL DE RONDÔNIA
NÚCLEO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA TERRA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DESENVOLVIMENTO REGIONAL E MEIO AMBIENTE

PARTIÇÃO DO CARBONO PLANCTÔNICO NA CADEIA TRÓFICA CLÁSSICA E NA REDE TRÓFICA MICROBIANA EM UM LAGO DE PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO DA BACIA DO RIO MADEIRA (AMAZONAS).

IVAN BRITO FEITOSA

Porto Velho (RO)
2014

FUNDAÇÃO UNIVERSIDADE FEDERAL DE RONDÔNIA

NÚCLEO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA TERRA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DESENVOLVIMENTO REGIONAL E MEIO AMBIENTE

PARTIÇÃO DO CARBONO PLANCTÔNICO NA CADEIA TRÓFICA CLÁSSICA E NA REDE TRÓFICA MICROBIANA EM UM LAGO DE PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO DA BACIA DO RIO MADEIRA (AMAZONAS).

IVAN BRITO FEITOSA

Orientador: Prof. Dr. Wanderley Rodrigues Bastos.

Dissertação de Mestrado apresentada junto ao Programa de Pós-Graduação em Desenvolvimento Regional e Meio Ambiente, Área de Concentração em Saúde, Ambiente e Sustentabilidade para obtenção do Título de Mestre em Desenvolvimento Regional e Meio Ambiente.

Porto Velho (RO)

2014

FICHA CATALOGRÁFICA

BIBLIOTECA PROF. ROBERTO DUARTE PIRES

F311p

Feitosa, Ivan Brito

Partição do carbono planctônico na cadeia trófica clássica e na rede trófica micriobiana em um lago de planície de inundação da bacia do Rio Madeira (Amazonas)/ Ivan Brito Feitosa. Porto Velho, Rondônia, 2014.

66 f.

Dissertação (Mestrado em Desenvolvimento Regional e Meio Ambiente) - Universidade Federal de Rondônia/UNIR.

Orientador: Prof. Dr. Wanderley Rodrigues Bastos

1. Planície da inundação. 2. Vírus. 3. Picoplâncton autotrófico. 4. Bactérias heterotróficas. 5. Nanoflagelados heterotróficos. 6. Ciliados. 7. Fitoplâncton. 8. Metazooplâncton. I. Bastos, Wanderley Rodrigues. II. Título.

CDU: 574.5

Bibliotecária Responsável: Cristiane Marina T. Girard CRB11/897

IVAN BRITO FEITOSA

"PARTIÇÃO DO CARBONO PLANCTÔNICO NA CADEIA TRÓFICA CLÁSSICA E NA REDE TRÓFICA MICROBIANA EM UM LAGO DE PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO DA BACIA DO RIO MADEIRA (AMAZONAS)".

Comissão Examinadora

Dr. Wanderlei Rodrigues Bastos
Orientador
Fundação Universidade Federal de Rondônia

Dr. Ângelo Gilberto Manzatto
Membro
Fundação Universidade Federal de Rondônia

Dra. Elisabete Lourdes Nascimento
Membro Externo
Fundação Universidade Federal de Rondônia

Prof. Dr. Artur de Souza Moret
Suplente
Fundação Universidade Federal de Rondônia

Porto Velho, 22 de Dezembro de 2014.

Resultado: APROVADO

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Santíssima Trindade pela oportunidade de viver e pelo maravilhoso plano da Redenção! Fico admirado em saber que sou amado incondicionalmente por esse ser INCOMPARÁVEL. Além dessas grandiosas oportunidades, sou grato a Deus pela chance de estudar a vida, as interações que nelas existem e por constatar que, embora tenhamos avançado no conhecimento ao longo dos séculos, "o que sabemos é uma gota e o que ignoramos é um oceano". Agradeço pela certeza que o Senhor Deus tem preparado muito mais para seus filhos!

Louvo a Deus por pertencer a uma família maravilhosa. Agradeço minha mãe por deixar a maior herança em minha vida: Princípios. Obrigado por investir seu tempo, por sua amizade, seus conselhos, para que mais essa etapa em minha vida fosse cumprida. Foi seu desejo de mudança que transformou nossa história. É uma benção e uma honra ser seu filho.

Agradeço a meu pai, "Cidão", por ser o meu exemplo de simplicidade e alegria. Essa virtude que aprendi com o senhor tem sido fundamental para a caminhada durante o percurso em minha vida e fez a diferença pelos lugares onde passei durante o mestrado.

Agradeço a meus irmãos: Helena, Lidiane e Adriano. Gostaria de ser tão cuidadoso e prestativo com as pessoas quanto você, Helena. Você é show! Agradeço a Deus e a você pela convivência harmoniosa que temos, por você cuidar de mim. Obrigado, Lidia por sua constante receptividade e amabilidade comigo em qualquer que seja o horário que eu chegue em casa. Sei que posso contar com você! Ao meu irmão Adriano, cara ousado, bom líder e de bom coração. Seu sucesso é o meu sucesso! Meus irmãos são meu espelho para o sucesso profissional e não se trata apenas de uma questão financeira.

Sou muito grato ao professor Dr. Wanderley Rodrigues Bastos pela oportunidade de ter sido orientado por ele. Ele não sabe, mas quando o convidei para participar da banca da minha monografia, eu já imaginava que poderíamos fazer um trabalho juntos (sendo meu orientador ou co-orientador). Obrigado por acreditar nesse projeto, por investir em mim. Não é à toa, professor Wanderley, que o senhor faz jus a boa fama que tem. Orgulho-me por fazer parte do grupo da Biogeoquimica que tem um dos melhores laboratórios do Brasil graças a seu ótimo trabalho!!

Sou imensamente agradecido à Vera Huszar do Museu Nacional da UFRJ por inúmeras razões, inicialmente pela paciência comigo (e quanta paciência!!). Quando pela

primeira vez que fui ao seu encontro no Laboratório de Ficologia apenas para sanar uma dúvida metodológica, resolvi uma e ganhei várias outras (rsrsrs), pois me mostraste um leque de informações que deveria resolver para fazer o projeto. Tentei! Mas é fato que no decorrer do caminho houve algumas chateações: um pequeno problema com o caderno de dados de campo, o DIC na segunda coleta. Mas você, Vera, sempre acreditando!! Sempre me botando pra cima!! E se era necessário você chamar minha atenção, eu ouvia e saia da conversa muito melhor, porque você me conduzia ao aprendizado, sou muito grato por isso! Não esqueço das diversas situações em que você se importou comigo e com o projeto. Lembro em um domingo, dias das mães, você fez questão de conversarmos por *Skype* para acertamos detalhes. Na segunda coleta você não pode vir, mas foi de madrugada ao aeroporto do Galeão pegar as amostras (porque a TAM havia atrasado a entrega). Você se importou em ir até ao aeroporto independentemente do horário. Quantas vezes eu chamava você no *Skype* para tirar dúvidas de coisas que hoje vejo que eram tão simples (me desculpa). Agradeço pela mansidão nesses momentos! Obrigado e obrigado, Vera. Sem dúvida, por mais que agradeça não será suficiente. Obrigado por compartilhar seus conhecimentos, por me tratar de uma maneira maravilhosa, por sua simplicidade! Não é por acaso que todos possuem uma visão tão positiva de você, pois não força nada, você é espetacular como profissional, como pessoa!! Escrevo essas palavras com muita emoção e sinto-me honrado por ter conhecido você!!

Ao Hugo Sarmento da UFSCAR meu muito obrigado!! Pude conhecê-lo na UFRN quando ele estava em processo de mudanças para São Paulo e, mesmo em meio a todo correria, dedicou parte do seu tempo para me conduzir ao aprendizado do protozooplâncton. Obrigado, Hugo, pelos ensinamentos, pelas sugestões no trabalho, sua competência é admirável!! Também agradeço a todos do LAMAQ, UFRN (Laboratório de Microbiologia Aquática), por me receberem e facilitar o uso dos equipamentos. Não lembro o nome de todos, então pra não errar (rsrs) deixo meu agradecimento geral!!

Ao Fabio Roland da UFJF, a quem pude conhecer no Rio de Janeiro. Agradeço a dedicação do seu grupo quanto às análises de nutrientes e carbono. Tivemos pouco contanto, mas foram ótimas as conversas, muito instigantes e reflexivas. Obrigado!! Também agradeço ao Nathan Barros da UFJF que esteve à frente no processo das análises.

Ao professor Rodolfo Paranhos do Laboratório de Hidrobiologia da UFRJ, agradeço por aceitar o desafio de analisar as amostras da Amazônia. Sei do grande envolvimento do professor em diversos projetos, mesmo assim as análises foram realizadas a tempo! Obrigado professor!! Também Agradeço ao Anderson Cabral que esteve à frente das análises.

A professora Christina Castello Branco da UNIRIO, pela atenção quanto à identificação do zooplâncton. Muito Obrigado!!

Meu muitíssimo obrigado à Carolina Domingues do Museu Nacional da UFRJ. Nossa, Carol, você foi um anjo nesse trabalho! Quase toda semana ficava enchendo você e a Vera com minhas dúvidas (rsrs). Você é espetacular!! De uma humanidade incrível! Pessoas como você são escassas neste mundo! Agradeço também pela convivência maravilhosa que tivemos no Laboratório de Ficologia, Museu Nacional! Também agradeço a Lola e Janderson do Museu Nacional, por dedicarem seu tempo para me ensinaras análises estatísticas. A Lola além disso, ficou também com a contagem de fitoplâncton. Valeu Lola!! Sei que você estava com o tempo bem escasso. Obrigado pelo esforço! Jandeson,, sua paciência e didática para ensinar são incríveis!! Embora eu não tenha feito neste trabalho tudo o que me ensinaste sobre estatística levo comigo o conhecimento, obrigado!!

Agradeço ao professor Gilberto (Gil) do Laboratório de Biogeoquímica da UNIR, pelas sugestões no trabalho quanto à estatística, por sanar dúvidas sempre quando pedia. Obrigado, professor, suas sugestões fizeram a diferença!.

À minha querida professora e amiga Carolina Bioni Garcia Teles. Carol, obrigado por se importar, por buscar abrir os caminhos para mim na Fiocruz, RO. Embora eu não tenha feito muito em Rondônia, foi graças a sua influência que pude ficar na casa amarela da Fiocruz no Rio de Janeiro. A estadia lá foi fundamental para que eu terminasse minhas análises no Museu Nacional! Agradeço também a Felipe da Fiocruz, RO, quando eu precisei usar o microscópio de fluorescência sempre facilitou a utilização. Valeu!

A minhas tias (mães) da CAERD, Maria Bahia, Eleide Sampaio, Vera Cruz, Jô, Terezinha de Jesus e Lia. Agora não tenho ido com tanto frequência ao Laboratório da CAERD, mas vocês sãos meu socorro (rsrs) e sempre foram desde a graduação! Com vocês não tenho apenas o apoio material, mas todo o apoio emocional!! Obrigado por ser importarem comigo, pela amizade sincera, pelo convívio maravilhoso!!

Aos amigos Walkimar, Eduardo, Célia, Igor e Marcio, com quem tive mais proximidade no Laboratório de Biogeoquímica. Obrigado pela convivência, pelas conversas estimulantes, as ideias cientificas e alegres em especial com Walkimar e Eduardo (o senhor Cromo! rsrs). Agradeço à Andressa por se prontificar a participar comigo da primeira coleta que foi um grande desafio, obrigado! Claro que todos do Lab me ajudaram indiretamente e sou grato ao Cleber, Marilia, Denilça e Cristina.

A meus amigos/irmãos Angelo (P), Ablyano (M), Hellon (G) e Hudson. Nossa amizade já dura muitos anos e é uma amizade sincera! Tive prova disso nestes dois anos. Não

que fosse necessário provar algo, mas vi o quão bom e quão maravilhoso é ter pessoas com quem podemos contar! Obrigado por me ajudarem etiquetar os diversos frascos da coleta, em um sábado a noite (rsrs), por me proporcionarem momentos alegres. Ao Ângelo por participar ativamente da segunda coleta, valeu Pequeno! Você é de um coração gigante!! Ao Hellonzão, não o chamo assim só porque você é grandão, mas porque grande é sua bondade e prestatividade. Valeu mano!! A meu grande amigo Hudson que foi o primeiro amigo que conheci (no pré-escolar) e o somos até os dias de hoje, Valeu amigão por passar um de seus domingos me ajudando e por me ajudar sempre!!

Agradeço aos amigos Miele, Weyder e Marcio poeta que são os mais próximos do meu vínculo religioso que oraram por mim. Obrigado! Também aos amigos professores do meu ex local de trabalho, escola Einstein, o João, Alex, Ana Paula, Adriano, Flávio Igor e Pastor (também conhecido como Tiago, rsrs), enfim a todos da Escola Einstein. No decorrer do mestrado, enquanto ainda estava trabalhando, tivemos momentos alegres dentro da van indo para Nova Mutum,-Paraná, e isso foi importante para mim como apoio emocional. Valeu galera!!

Ao Francisco da CPRM, RO, pela hombridade, por fazer o possível para que as coletas acontecessem nas datas (fora as outras vezes que fui ao lago). Aos amigos Edicarlos, Wlademir e Paulo que estiveram em campo pilotando o barco, coletando, tomando dados com a sonda (que não serão aqui apresentados). Obrigado pela mão ajudadora pela agilidade no trabalho em campo!

Aos amigos do PGDRA, Natália Gonçalves, Helisson Alves, Natalia Aguiar, Marcos Mateus, Elisangela, Josi Felix, Betânia Barcelar, Márcia Moreira, Vaneide Araújo, Viviane Pacheco. Valeu a convivência gratificante!

Ao Programa de Pós-graduação em Desenvolvimento Regional e Meio Ambiente, UNIR, pela oportunidade de realizar o Mestrado e a todos os professores do Programa que contribuíram para minha formação. Também a dona Izabel, secretária do programa, que sempre me tratou com muita diligência, carinho, quanto as minhas questões dentro do Programa, muito obrigado!

Agradeço a CAPES pela bolsa de Mestrado concedida, fundamental para a realização da pesquisa.

Por fim, mas não menos importante agradeço muitíssimo ao Leleco, dona Rongi e seus filhos que sempre nos receberam de forma espetacular no lago Puruzinho! Para mim foi um grande aprendizado conviver, ainda que por pouco tempo, com aquela família maravilhosa.

A maior desgraça humana não é a morte, mas uma vida sem propósitos.
(RICK WARREN)

RESUMO

A estrutura e o funcionamento de comunidades planctônicas são importantes em ambientes aquáticos, por exercerem diferentes papéis nos ecossistemas, estando intimamente ligadas ao fluxo de matéria e energia através de suas múltiplas interações. Tradicionalmente, as comunidades planctônicas têm sido analisadas levando em conta principalmente a cadeia trófica clássica (fitoplâncton, zooplâncton e peixes). No entanto, o ambiente planctônico tem também outros componentes como vírus, picoplâncton autotrófico, bactérias heterotróficas e protozoários, os quais integram a rede trófica microbiana, também importante no fluxo de carbono e na ciclagem de nutrientes. Dadas as maiores temperaturas e a consequente maior necessidade de energia para preencher seus requerimentos, a rede trófica microbiana tem sido assinalada como mais relevante nos trópicos que em regiões temperadas. No presente estudo foi testada a hipótese de que o conteúdo de carbono das frações relativas à rede trófica microbiana sejam mais importantes que aquelas relativas à cadeia trófica clássica em um lago tropical. O objetivo deste estudo foi então: i) analisar a partição do carbono entre os componentes planctônicos (de vírus a zooplâncton); e ii) compreender as relações dessas frações entre si e com as condições ambientais. Para tanto o estudo foi desenvolvido no lago Puruzinho, Amazonas, Brasil (07º21'09.6¨S; 63º04'52.8¨W), conectado por um longo canal ao rio de águas brancas Madeira ao longo de um gradiente longitudinal. Amostras de água foram coletadas em triplicata em dez estações de amostragem sendo seis estações no lago e quatro no canal, em períodos de águas baixas (outubro de 2013) e de águas altas (abril de 2014). O conteúdo de carbono na biota planctônica foi quantificado para vírus, picoplâncton (bactérias heterotróficas + picoplâncton autotrófico), protozooplâncton (flagelados heterotróficos + ciliados), fitoplâncton e macrozooplâncton. Foram também analisadas variáveis climatológicas (precipitação e temperatura do ar), hidrológicas (nível hidrométrico do rio Madeira e profundidade do lago Puruzinho), físicas (transparência da água), nutrientes (fósforo e nitrogênio totais, nitrogênio orgânico total, fósforo solúvel reativo, nitrato, nitrito, amônio) e formas de carbono (carbono orgânico dissolvido, carbono orgânico total, carbono orgânico particulado). Para visualizar a formação de possíveis padrões temporais das variáveis estudadas, realizaram-se análises de ordenação (Componentes Principais) e de agrupamento (Cluster). As diferenças entre médias das variáveis analisadas entre os compartimentos e períodos do ciclo hidrológico foram identificadas através de teste não paramétrico (Kruskal-Wallis). As relações entre as frações de carbono nos componentes planctônicos entre si e entre elas e as condições ambientais foram avaliadas através de regressões lineares simples. A força da relação entre os componentes planctônicos foi avaliada pelo coeficiente de determinação (r^2_{adj}). Os dados mostraram que o carbono na microbiota total variou de 171,9 a 546,1 $\mu gC/L^{-1}$, sendo as maiores concentrações encontradas no período de águas baixas, com dominância da fração fitoplanctônica, seguida de bactérias heterotróficas e ciliados. Nas águas altas, no entanto a fração dominante foi a de bactérias heterotróficas, seguida de fitoplâncton e ciliados. Em ambos os períodos, vírus, picoplâncton autortrófico, nanoflagelados heterotróficos e macrozooplâncton apresentaram os menores estoques de carbono, se comparados aos demais componentes do plâncton. Os resultados indicaram também que, nas águas baixas, a rede trófica microbiana e a cadeia clássica ocorreram em biomassas similares, mas em águas altas houve o predomínio da primeira. As interações tróficas reveladas pelas regressões lineares mostraram que o macrozooplâncton foi potencialmente controlado pelo fitoplâncton e este, por sua vez, regulado pela luz. Embora não tenha havido relações significativas com o fósforo solúvel

reativo (P) no conjunto de dados, suas concentrações reduzidas nas águas baixas no lago Puruzinho apontam para um controle do fitoplâncton por P nesse período. Já na rede trófica microbiana, foi encontrado um maior número de interações dos componentes planctônicos entre si e desses com o meio abiótico. Por exemplo, nanoflagelados heterotróficos foram controlados por ciliados e que aquela fração controlou bactérias heterotróficas, picoplâncton autotrófico e vírus. Bactérias heterotróficas aumentaram com as concentrações de carbono orgânico dissolvido e ocorreram em águas mais transparentes e menos enriquecidas. Ciliados também foram dependentes das biomassas de fitoplâncton, provavelmente de organismos de menor tamanho, e ocorreram em menores teores de fósforo total na água. Por fim, o picoplâncton autotrófico que, conforme esperado, foi mais abundante em águas com menores teores de nitrogênio e fósforo totais, parecem ter sido, também, controlados por vírus. Assim, foi verificado que o fitoplâncton, bactérias heterotróficas e ciliados foram as frações mais importantes em biomassa no plâncton do lago Puruzinho, sendo nossa hipótese confirmada com maior importância da rede trófica microbiana nas águas altas, mas com um compartilhamento desta com a cadeia trófica clássica nas águas baixas.

Palavras-chave: Planície de inundação; vírus; picoplâncton autotrófico; bactérias heterotróficas; nanoflagelados heterotróficos; ciliados; fitoplâncton; metazooplâncton.

ABSTRACT

Structure and function of plankton communities are important in aquatic environments, because they have different roles directly linked to fluxes of matter and energy through multiple interactions. Traditionally, plankton communities have been analyzed considering the classical food chain (phytoplankton, zooplankton and fish). However, in the pelagic environment there are also other components such as virus, autotrophic picoplankton, heterotrophic bacteria and protozoa, acting on the microbial food web. Because at higher temperature these organisms need more energy to fulfill their requirements, microbial food web has been pointed as more relevant in tropical than in temperate regions. In this study, were tested the hypothesis that the carbon content of the microbial food web is more important than the classical food chain in a tropical lake. Our goals were: i) to analyze de carbon partitioning between plankton components (from virus to zooplankton); and ii) to evaluate the relationships among those components and beteween them and the environmental conditions. For that, were studied an Amazonian flood plain lake connected through a channel to the white water Madeira river (lake Puruzinho, Amazonas, Brasil, 07º21'09.6¨S; 63º04'52.8¨W). Samples water were collected along a longitudinal gradient in triplicates in 10 sampling stations: six in the lake and four in the channel, during low water (October 2013) and high water (April 2014) periods. The carbon content of the planktonic components was quantified for virus, picoplankton (heterotrophic bacteria + autotrophic picoplankton), protozooplankton (nanoflagellates heterotrophic + ciliates), phytoplankton and macrozooplankton. Climatic (precipitation and air temperature), hydrological (hydrometrical level of Madeira river and maximum depth of Puruzinho lake), physical (lake water transparency), nutrients (total nitrogen and phosphorus), total organic nitrogen, soluble reactive phosphorus, nitrate, nitrite and ammonium) and carbon fractions in the water (total organic carbon, dissolved organic carbon and particulate organic carbon). To view the formation of possible temporal patterns of the variables studied, were execute ordinate samples according to the abiotic variables Principal Component Analysis and cluster analysis were performed. To identify significant differences between hydrological periods and between compartments (channel and lake) we used a non parametric test (Kruskal Wallis). The relationships between carbon fractions of the planktonic components themselves and between them and the environmental conditions were evaluated through simple regressions. The strength of the relationships was measured using the coefficient of determination (r^2_{adj}). The data showed that the total carbon in the several components ranged, on average, from 172 to 546 μgC/L-¹. The greatest carbon concentrations were found during low water, with dominance of phytoplankton, followed by heterotrophic bacteria and ciliates. However, during high water the dominant fraction was heterotrophic bacteria, followed by phytoplankton and ciliates. During both periods virus, picoplankton, heterotrophic nanoflagellates, and macrozooplankton showed the lowest carbon stocks, if compared to the other planktonic components. The results also indicated that, during low water, the microbial food web and the classical food chain occurred in similar biomasses, but during high water the first was the dominant one. The trophic interactions revealed through the linear regressions, showed that macrozooplankton was potentially controlled by phytoplankton and this last community by light conditions. Despite significant relationship between phytoplankton and soluble reactive phosphorus (P) was not found, the low P concentrations during low water in Puruzinho lake pointed to a P control at least in that period. A higher number of interactions was found in the microbial food web components among them and among them and abiotic environment. For example, heterotrophic nanoflagellates were controlled by ciliates and that fraction controlled heterotrophic bacteria, autotrophic

picoplankton and virus. Heterotrophic bacteria increased with the dissolved organic carbon concentrations and occurred in more transparent and less enriched waters. Ciliates were also dependent on the phytoplankton biomass, probably the smaller organisms, and they occurred in lower P concentrations. Finally, as expected, autrotrophic picoplankton was more abundant in waters with lower values of total phosphorus and nitrogen. That community seems also be controlled by virus. Therefore, was showed that phytoplankton, heterotrophic bacteria and ciliates were the most important components in Puruzinho lake, being also that our hypothesis was verified because, as expected for tropical waters, the microbial food web was the most important process but only during high water. During low water both microbial food web and classical food chain shared the relevance.

Key word: flood plain, virus; autotrophic picoplankton; heterotrophic nanoflagellates, ciliates, phytoplankton, metazooplankton.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Estrutura da cadeia trófica clássica e da rede trófica microbiana em sistemas aquáticos (Fonte: AZAM, 1998). POM= particulate organic matter, DOM=dissolved organic matter.rede 20

Figura 2. Mapa de tipos de clima no mundo de acordo com Köppen-Geiger. (Fonte: PEEL et al., 2007) 23

Figura 3. Bacia Hidrográfica da Amazônia e distribuição das águas: pretas, claras e brancas (Fonte: JUNK, 2011). 25

Figura 4. Localização da área de estudo, assinaladas as estações de coleta no lago Puruzinho (E01 a E07) e no canal (E08 a E10). 29

Figura 5 Precipitação total mensal (colunas) e temperatura média mensal (linha) no período de janeiro 2013 a junho de 2014, assinaladas as datas de amostragem (setas). 35

Figura 6. Valores diários do nível hidrométrico do rio Madeira (m a.s.l.) medidos em Humaitá, Amazonas, e da profundidade do lago Puruzinho no período de janeiro 2013 a junho de 2014, assinaladas as datas de amostragem (linhas tracejadas) e o período do repiquete (elipse verdes). 36

Figura 7. Valores médios (colunas) e desvio padrão (traços) da transparência da água (Secchi) ao longo do eixo longitudinal do lago (1 a 6) e do canal (7 a 10) nos períodos de águas baixas (A) e de águas altas (B). 36

Figura 8. Valores médios (colunas) e desvio padrão (traços) das concentrações (A) nitrogênio total, TN; (B) fósforo total, TP; (C) nitrogênio inorgânico dissolvido, NID; (D) fósforo solúvel reativo, SRP; ao longo do eixo longitudinal do lago (1 a 6) e do canal (7 a 10) nos períodos de águas baixas (AB) e de águas altas (AA). Área vermelha indica limitação por N, área cinza por P. 38

Figura 9. Concentrações médias (colunas) e desvio padrão (traços) das frações de carbono (DOC = carbono orgânico dissolvido, TOC = carbono orgânico total e POC = carbono orgânico particulado) no lago (LG) e canal (CN) nos períodos de águas baixas (A) e de águas altas (B**).** 39

Figura 10. Análise de Componentes Principais (ACP), das variáveis abióticas com ordenação das médias (triplicatas amostrais) das dez estações de amostragem ao 41

longo do eixo longitudinal lago Puruzinho e canal. As estações de amostragem 1 a 6 representando o lago e 7 a 10, o canal. (A) = águas baixas, (B) = águas altas, (C) = águas baixas e águas altas, TP = fósforo total, PTD = fósforo total dissolvido, NID/SRP = razão nitrogênio inorgânico dissolvido/fósforo solúvel reativo, TN = nitrogênio total, NOT = nitrogênio orgânico total, N NO_3 = nitrato, N NH_4^+ = amônio, N NO^-_2 = nitrito, TN/TP = razão nitrogênio total/ fósforo total, DOC = carbono orgânico dissolvido, COT = carbono orgânico total, COP = carbono orgânico particulado, zSD = disco de Secchi, z_{euf}/z_{max} = razão zona eufótica/ profundidade.

Figura 11. Dendrograma da análise de agrupamento das 10 estações de amostragem de acordo com as variáveis abióticass estudadas no período de outubro de 2013 e abril de 2014. AB= águas baixas; AA= águas altas. 42

Figura 12. Soma do contéudo total de carbono dos componentes planctônicos nos períodos de águas baixas (A) e de águas altas (B). 43

Figura 13. *Box-plots* das variações do conteúdo de carbono das diferentes frações planctônicas (Vírus, PPA= picoplâncton autotrófico, BH= bactérias heterotróficas, NFH= nanoflagelados heterotróficos, CILI= ciliados, FITO= fitoplâncton, ZOO= macrozooplâncton) e do conteúdo de carbono total da rede trófica microbiana (TAM) e da cadeia trófica clássica (CC). Figuras (A e C) em águas baixas, (B e D) águas altas. As linhas dentro das caixas indicam a mediana, os limites das caixas abrangem 25° e 75° percentis, os traços indicam 90° e 10° e os pontos o conjunto total dos dados. Em cada caixa está expressa a variabilidade entre pontos de coleta nas duas épocas de estudo 44

Figura 14. Biomassa em carbono em cada estação de coleta dos componentes do plâncton (Vírus; PPA= picoplâncton autotrófico, BH= bactérias heterotróficas, NFH= nanoflagelados heterotróficos, CILI=ciliados, FITO= fitoplâncton, ZOO= macrozooplâncton). (A) Águas baixas, (B) águas altas. 45

Figura 15. Mapa das relações significativas ($p<0,05$ e $r^2_{adj}> 0,20$) entre os membros da rede trófica pelágica entre si e entre variáveis abióticas. As linhas contínuas indicam relações positivas e linhas tracejadas, relações negativas. Os números entre as setas indicam os coeficientes de determinação (r^2_{adj}), o sentido das setas indicam a direção das variáveis independentes para variáveis dependentes. Círculos azuis indicam a rede alimentar microbiana, círculos vermelhos, a cadeia clássica, e círculos verdes, as condições abióticas. 46

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Valores médios e desvio padrão das variáveis abióticas no lago Puruzinho (LG) e canal (CN) no período de águas baixas outubro de 2013 e de águas altas abril de 2014. 37

Tabela 2. Mediana, mínimo e máximo das variáveis abióticas: nitrogênio total (TN) e fósforo total (TP) no lago (LG) e canal (CN). 38

Tabela 3. Mediana, mínimo e máximo das variáveis bióticas (teor de carbono µgC/l). LG = lago, CN = canal. 45

Tabela 4. Regressão das variáveis abióticas: transparência da água (zsD), fósforo total (TP), nitrogênio total (TN), carbono orgânico dissolvido (DOC), e das variáveis bióticas Vírus, picoplâcton autotrófico (PPA), bactérias (BH), nanoflagelado heterotrófico (NFH), ciliados (CILI), fitoplâncton (FITO) e Zooplâncton (ZOO). 47

Tabela 5. Membros da rede trófica pelágica (Vírus = vírus; PPA= Picoplâncton autotrófico; BH= Bactérias; NFH= Nanoflagelados heterotróficos; CILI =ciliados FITO= fitoplâncton; ZOO = zooplâncton) carbono (µgCL-1) obtidos neste estudo e de outros ambientes disponíveis na literatura (valores médios ± desvio padrão, ou mediana, mínimo e máximo 55

LISTA DE ABREVIATURAS

AB	Águas baixas
AA	Águas altas
LG	Lago
CN	Canal
BH	Bactérias heterotróficas
PPA	Picoplâncton autotrófico
NFH	Nanoflagelados heterotróficos
CILI	Ciliados
FITO	Fitoplâncton
ZOO	Metazooplâncton
C	Carbono
Hg	Mercúrio
N NO_3	Nitrato
N NO_2	Nitrito
N NH_4	Amônio
NID	Nitrogênio inorgânico dissolvido
NOT	Nitrogênio orgânico total
TN	Nitrogênio total
PTD	Fósforo total dissolvido
SRP	Fósforo solúvel reativo
TP	Fósforo total
DOC	Carbono orgânico dissolvido
TOC	Carbono orgânico total
POC	Carbono orgânico particulado
ACP	Análise de componentes principais

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO 19
1.1. ASPECTO EVOLUTIVO: INTERVENÇÃO MICROBIANA 19
1.2. CADEIAS E REDES TRÓFICAS 20
1.3. BACIA AMAZONICA 24
1.4. ESTUDOS NO LAGO PURUZINHO (AM) 26
2. HIPÓTESE E OBJETIVOS 28
2.1 HIPÓTESE GERAL 28
2.2. OBJETIVO GERAL 28
2.3. OBJETIVOS ESPECÍFICOS 28
3. MATERIAIS E MÉTODOS 29
3.1 ÁREA DE ESTUDO 29
3.2 COLETA DE AMOSTRAS E DE DADOS 30
3.3 ANÁLISES DAS AMOSTRAS 31
3.4. ANÁLISES DE DADOS 32
4. RESULTADOS 35
4.1 CLIMA E HIDROLOGIA 35
4.2 LUZ E NUTRIENTES NO GRADIENTE LONGITUDINAL 36
4.3 FRAÇÕES DE CARBONO NA ÁGUA 39
4.4 ANÁLISES DE ORDENAÇÃO 39
4.5 CONTEÚDO DE CARBONO DOS COMPONENTES PLANCTÔNICOS. 42
4.6 RELAÇÕES ENTRE O CARBONO DA BIOTA E O MEIO ONDE VIVEM. 46
5. DISCUSSÃO 48
6, CONCLUSÃO 56
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 58

1. INTRODUÇÃO

1.1. ASPECTO EVOLUTIVO: INTERVENÇÃO MICROBIANA

Bactérias e arqueas foram as primeiras formas de vida na terra que criaram as condições para a vida aeróbica tanto em sistemas aquáticos como terrestres. Em ambientes aquáticos cianobactérias foram os primeiros organismos fotossintetizantes que enriqueceram a atmosfera em O_2. Apesar do reconhecimento à citada primícia evolutiva, os contextos sobre a maioria dos processos evolutivos permanecem desconhecidos. Inúmeras perguntas da biologia básica e questões práticas sobre a evolução dos microrganismos ainda precisam ser respondidas (TESSARA, 2011; FALKOWSKI, 2012).

O tempo de formação da primeira cadeia alimentar aeróbica e sua estrutura, ainda não é conhecido; elas foram quase certamente compostas de um único organismo (LENZ, 1992). Simples cadeias alimentares microbianas podem ter evoluído para mais complexas redes alimentares microbianas. A cadeia trófica clássica no ambiente pelágico de sistemas aquáticos, formada pelo fitoplâncton, zooplâncton e peixes, parece ser relativamente moderna. Paradoxalmente as pesquisas cresceram na direção oposta, surgindo o conceito do que foi nomeado como cadeia trófica "clássica", que é na verdade, em termos evolutivos, uma jovem rede alimentar (WEISSE, 2004).

Com relação ao grau de parentesco das redes alimentares microbianas, é importante notar que a maioria dos organismos que as compõem é de vida livre e filogeneticamente distintos (CAVALIER-SMITH,1995). Existe uma marcante distância evolutiva entre protistas heterotróficos, em geral e, em particular, entre nanoflagelados heterotróficos, ciliados e dinoflagelados, bem como a maioria dos grupos de algas que pertencem ao ainda mal resolvido reino Protista na base da árvore evolutiva (ADOUTTE, 1994).

Como nos primórdios da formação do planeta, a vida microbiana tem continuamente alterado a biosfera, devido a sua diversidade metabólica. Os microrganismos são considerados os principais interventores globais (FUHRMAN, 1999; SUTTLE, 2007). Assim, verificar os processos microbianos pode ser a chave para compreensão do funcionamento dos ecossistemas, possibilitando análises estratégicas tanto globais como regionais.

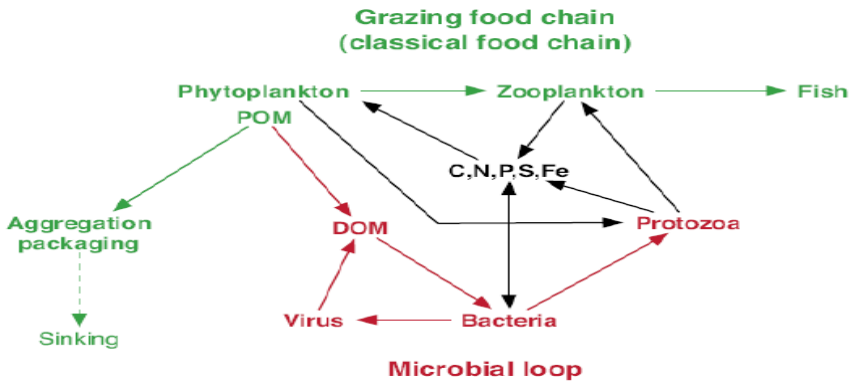
1.2. CADEIAS E REDES TRÓFICAS

Desde o início do século passado, tem sido reconhecida a existência da cadeia trófica em sistemas aquáticos através dos trabalhos de Lohmann (1908, 1911) e Stiasny (1913). Lohmann (1908, 1911), estudando uma fração do plâncton do Mar Báltico Ocidental, concluiu que a produção primária do fitoplâncton, como diatomáceas e dinoflagelados, é consumida por zooplâncton herbívoro, que por sua vez é predado por zooplâncton carnívoro. Este último serve de alimento para peixes pequenos que também podem se alimentar diretamente sobre o zooplâncton herbívoro.

O conceito clássico de cadeia trófica foi então adotado por limnólogos e permaneceu válido até meados dos anos 1970, quando um "novo" paradigma de rede trófica microbiana foi reconhecido (POMEROY, 1974; WILLIAMS 1981). Azam et al. (1983) cunharam o termo *microbial loop* (alça microbiana) e demonstraram que uma parte substancial da produção primária no ambiente, na forma de matéria orgânica dissolvida, era utilizada por bactérias, as quais poderiam ser consumidas por protozoários e entrariam na cadeia alimentar formada por organismos maiores.

A hipótese da alça microbiana recebeu diversas modificações (POMEROY & WIEBE 1988; SHERR & SHERR 1988, 1994) e expansões (PORTER et al. 1988; SHERR et al. , 1988; WEISSE 1991, 1993). Com o novo paradigma, distinguiram-se os conceitos: cadeia clássica (herbivoria de peixes sobre metazooplâncton e deste sobre o fitoplâncton) e rede trófica microbiana (*Microbial food web*- = relações de controle, predação e transferência energética que inclui vírus, picoplâncton autotrófico e heterotrófico, nanoflagelados heterotróficos e ciliados) (Fig. 1).

Figura 1. Estrutura da cadeia trófica clássica e da rede trófica microbiana em sistemas aquáticos (Fonte: AZAM, 1998). POM= particulate organic matter, DOM= dissolved organic matter.



Após o surgimento da idéia de alça microbiana, foi levantada discussão se a teia trófica microbiana era controlada principalmente por mecanismos ascendentes (“bottom-up”) ou por forças descendentes (“top-down”) (MCQUEEN et al. 1989).

Mecanismos ascendentes referem-se ao controle que poderá ser exercido pela quantidade de recursos (p ex. luz e nutrientes para o fitoplâncton, carbono orgânico dissolvido para bactérias heterotróficas); e mecanismos descendentes relacionam-se ao controle exercido por predadores (p ex. ciliados sobre flagelados heterotróficos). Identificar o tipo de controle, ainda tem sido o foco de debates aprofundados na literatura (BURNS & SCHALLENBERG, 2001; BENNDORF et al, 2002 , FERNÁNDEZ- ALAEZ et al, 2004; REJAS et al, 2005).

Estudos em ecossistemas de água doce tendem a se concentrar na cadeia trófica clássica (JÜRGENS, 1994). No entanto, tem havido um reconhecimento crescente de que a teia trófica microbiana, muitas vezes dominada por protozooplâncton herbívoro, desempenha um papel importante nesses sistemas (RIEMANN & CHRISTOFFERSEN, 1993; JURGENS, 1994; WEISSE, 2004). Muito da matéria orgânica produzida pelo fitoplâncton passa para flagelados e ciliados (PORTER et al., 1988), com estes últimos exercendo um papel fundamental na formação estrutural da cadeia trófica (ZINGEL et al., 2007).

Apesar do reconhecimento do papel das alças microbianas para a ciclagem de nutrientes, a maior parte dos estudos envolvendo essas interações e as relações de biomassa entre as comunidades planctônicas está concentrada em regiões temperadas, enfocando especialmente a densidade do plâncton, como nos trabalhos de Auer et al. (2004), que analisaram a densidade em 55 lagos no norte da Alemanha; Eyto & Irvine (2005) em seis lagos da Irlanda; Burns & Galbraith (2006) que avaliaram 45 corpos de água no sul da Nova Zelândia; Havens et al. (2007) que realizaram estudo em uma série temporal de seis anos, em um lago nos Estados Unidos, entre outros trabalhos (CALLIARI et al., 1999; FERMANI et al., 2013).

Em regiões tropicais, pode-se apontar alguns estudos relativamente recentes envolvendo interações dos grupos planctônicos como os de Sakka et al., (2002), que caracterizaram a estrutura da rede trófica microbiana em uma Lagoa Salina na Polinésia Francesa; Canosa & Pinilla (2007), que analisaram a relação do fitoplâncton e bacterioplâncton em três ecossistemas lênticos nos Andes colombianos; Sarmento et al., (2008), que caracterizaram o picoplâncton autotrófico e heterotrófico no Lago Kivu, um dos grandes lagos do Leste-Africano; e o de Burian et al., (2013) que investigaram a alimentação do microzooplâncton em dois lagos Salinos no Quênia.

Muito há ainda a ser investigado sobre a estrutura e funcionamento tanto da cadeia trófica clássica, mas especialmente da rede trófica microbiana em regiões tropicais, pois nenhum padrão consistente a respeito das conexões microbianas nessas ambientes foi ainda estabelecido (ROLAND et al., 2010). Mais relevante são ainda se consideradas especialmente as marcantes diferenças entre as zonas climáticas do globo e também as particularidades do espaço circundante, como por exemplo, a natureza geológica da rocha, as características das bacias hidrográficas, o clima regional, os impactos humanos, etc. (SARMENTO, 2012).

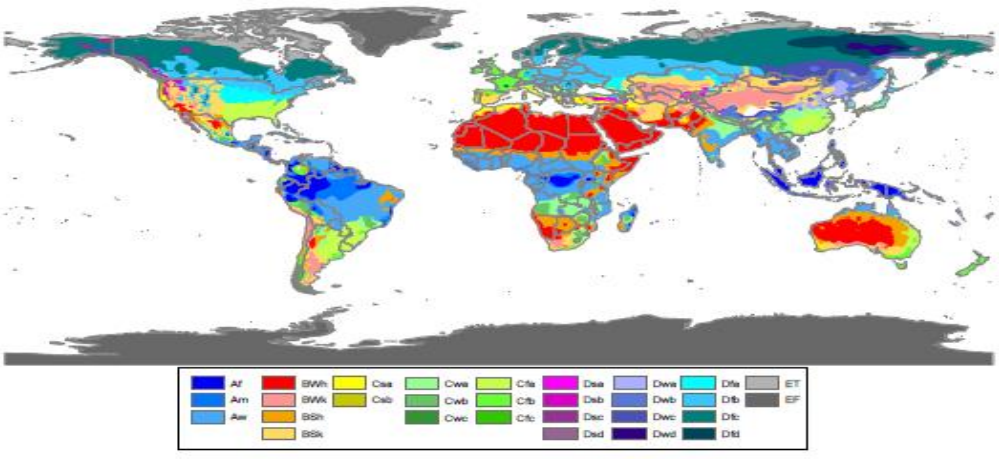
Apesar de ainda não estar totalmente esclarecida a importância relativa da rede trófica microbiana e da cadeia trófica clássica em ambientes tropicais continentais, uma metanálise em sistemas marinhos, abrangendo um amplo gradiente de temperatura, indicou altas taxas de predação dos protistas sobre bactérias heterotróficas (SARMENTO et al., 2010). Estas observações indicariam que em altas temperaturas protistas precisariam de mais energia para satisfazer suas necessidades e as taxas de predação poderiam ser superiores em águas quentes, como no epilímnion de lagos tropicais (SARMENTO, 2012). Espera-se, assim, que em regiões tropicais possa haver maior contribuição da biomassa das frações relativas à rede trófica microbiana se comparadas àquelas relativas à cadeia trófica clássica (SARMENTO, 2012).

Um exemplo dessas diferenças quanto à dinâmica do plâncton entre as regiões tem sido apontado pelos padrões de biomassa do picoplâncton autotrófico (PPA). Em regiões temperadas a maior abundância de PPA se dá especialmente na primavera e verão (CROSBIE et al., 2003; IZAGUIRRE et al., 2003). Já em regiões tropicais, acredita-se que elevadas abundâncias do PPA ocorrem durante o ano inteiro. No entanto, as investigações mostrando se essas diferenças são realmente determinantes ainda não foram consolidadas (SARMENTO, 2008). Com relação aos demais componentes do plâncton, algumas diferenças entre regiões temperadas e tropicais têm sido mostradas. Por exemplo, uma significativa variação da biomassa do fitoplâncton (LEWIS, 1990), muito frequentemente dirigida pela hidrologia (DE SENERPONT-DOMIS et al., 2014); ausência de espécies-chave de zooplâncton herbívoro tais como grandes *Daphnia*; presença de herbívoros de menor porte nos trópicos (LAZZARO, 1997, LACEROT, 2010); contraste entre a produção e respiração bacteriana, sendo essas taxas duas vezes maiores nos trópicos do que em ecossistemas temperados, indicando maiores taxas de ciclagem de nutrientes (FURTADO et al., 2001; AMADO et al., 2013). Agrega-se ao fato do maior gasto energético dos organismos submetidos a elevadas temperaturas que poderá resultar em organismos de menor tamanho (BROWN et al., 2004; SARMENTO et al., 2010).

Em razão disso, é essencial entender o funcionamento da rede trófica pelágica nas regiões tropicais, visto que elas influenciam fortemente o destino da matéria e podem alterar inúmeros processos como, por exemplo, as emissões de carbono em sistemas de água doce (ATWOOD et al., 2013). Assim, estudos sobre estoques de carbono em comunidades planctônicas são importantes porque o teor de carbono tornou-se a principal moeda usada em estudos dos ecossistemas aquáticos (GOSSELAIN et al., 2000).

Cabe ainda salientar as diferenças abióticas dentro da própria zona tropical. Por exemplo, quanto à zona de mistura dos lagos, mais comumente é observada a ocorrência de estratificações e desestratificações diárias em lagos rasos ou estratificações prolongadas durante a primavera, verão e outono, com desestraficações no inverno em lagos profundos. Nas regiões tropicais a maior exposição à luz do sol contribui para estados elevados de fotodegradação da matéria orgânica dissolvida (LEWIS, 1996). Mesmo dentro da zona climática tropical há variações distintas baseadas em precipitação, segundo as quais o clima tropical pode apresentar subvariedades climáticas, entre os quais se destacam os climas Af, Am e Aw de Köppen (PEEL et al. 2007). O clima Af é o clima de florestas tropicais, onde em todos os meses do ano ocorrem precipitações médias de pelo menos 60 mm. Já o clima Am é o clima de monções, que possui um mês mais seco com pluviosidade inferior a 60 mm, quase sempre junto ou logo após o solstício de inverno. O clima Aw é o clima tropical de savanas, geralmente com uma seca pronunciada e precipitação inferior a 60 mm e uma estação chuvosa (Figura 2).

Figura 2. Mapa de tipos de clima no mundo de acordo com Köppen-Geiger. (Fonte: PEEL et al., 2007)



A região Amazônica abrange esses três tipos de clima (Af, Am e Aw) e se destaca por possuir a maior bacia hidrográfica do planeta. Seus ambientes são caracterizados por apresentarem um sistema controlado por um regime hidrológico unimodal, previsível, chamado de pulso de inundação, que apresenta uma ampla variação periódica no nível da água e que resulta em alterações nos ciclos biogeoquímicos dos ecossistemas e em adaptações das espécies a essas variações (SIOLI, 1990; FURCH & JUNK, 1997, JUNK, 2011). Todavia, apesar da notória variedade de recursos hídricos desta região e suas distintas zonas climáticas, pouco se sabe sobre o fluxo de matéria e energia nesses corpos de água, sobretudo no que se refere ao papel da cadeia trófica clássica ou da rede trófica microbiana.

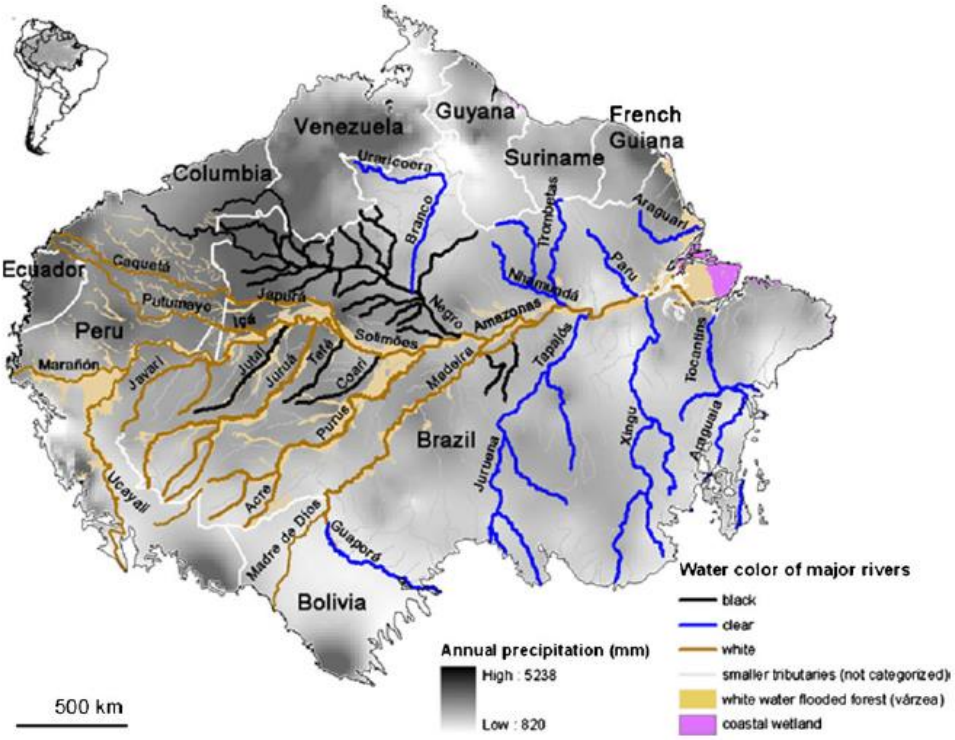
1.3. BACIA AMAZONICA

Aproximadamente 68 % da bacia amazônica estão localizados no Brasil e o restante distribuídos entre Bolívia, Colômbia, Equador, Guiana Francesa, Peru, Suriname e Guiana (JUNK, 2011). Uma marcante característica dos sistemas aquáticos da bacia amazônica refere-se à coloração de suas águas (Fig. 3). Segundo o clássico estudo de Sioli (1984) a coloração das águas pode ser dividida de acordo com suas características físicas e químicas em: i) águas brancas, que nascem na região Andina, cuja coloração se deve aos intensos processos de erosão e à carga de sedimentos, conferindo a essas águas elevada turbidez, riqueza de minerais e pH em torno de neutro (6,5 – 7,0); ii) águas claras, que nascem na região dos terrenos terciários da bacia Amazônica ou sedimentos cretáceos do escudo do Brasil Central e do maciço das Guianas ao norte, de transparência elevada, reduzido fluxo de material inorgânico e pH variando de 4,5 a 7,0; e iii) águas pretas, cujas águas nascem nos escudos das Guianas e do Brasil Central ou na região dos sedimentos terciários da bacia amazônica, drenando terrenos arenosos, e que são caracterizadas pela escassez de minerais e sólidos suspensos, por elevadas concentrações de compostos orgânicos dissolvidos que resultam em águas de coloração marrom-avermelhadas e pH em torno de 4 a 5.

A dinâmica do sistema amazônico é controlada por um regime hidrológico unimodal, chamado de pulso de inundação, que apresenta uma ampla variação no nível da água, com alterações nos ciclos biogeoquímicos dos ecossistemas (SIOLI, 1990; JUNK et al. 1989, FURCH & JUNK, 1997). A variação do nível hidrométrico dos rios ao longo do ano, influencia a profundidade dos lagos localizados em suas planícies de inundação. Esse lagos desempenham importantes funções na produção, estocagem e transporte do material orgânico, pois são locais chave para a produção de organismos fotossintetizantes aquáticos, uma das

mais importantes fontes de carbono nesses ambientes (MELACK & FORSBERG, 2001), além de serem sítios de intensa remineralização da matéria orgânica, sendo também expressivas fontes de metano, dióxido de carbono e outros gases biogênicos (JUNK, et. al., 1989; DEVOL et al., 1990; RICHEY et al., 2002, JUNK, 2011).

Figura 3. Bacia Hidrográfica da Amazônia e distribuição das águas: pretas, claras e brancas (Fonte: JUNK, 2011).



Os diferentes tipos de águas da Amazônia e a dinâmica do pulso de inundação interferem na estrutura das comunidades aquáticas, entre elas as comunidades do plâncton. Contudo, tanto quanto se sabe, os estudos sobre o plâncton na Amazônia foram em geral realizados separadamente, ou seja, abrangendo aspectos ecológicos e taxonômicos do fitoplâncton (p. ex. HUSZAR & REYNOLDS, 1997; MELLO & HUSZAR, 2000; MELLO & SOUZA, 2009); zooplâncton (p. ex.BOZZELI, 1992, 1994); da contaminação por metais no fitoplâncton e zooplâncton (p. ex. PACHECO-PELEJA, 2002; NASCIMENTO et al., 2007); da biogeoquímica do carbono e sua relação com a biomassa de bactérias (p. ex. WAICHMAN, 1996; AMARAL et al., 2013); das relações entre bactérias e fitoplâncton (ROLAND et al., 2010); relação de controle, abundância e diversidade de vírus (BARROS et al., 2010; GIMENES et al., 2011), estimativas de estoques de carbono planctônico (de picoplâncton a zooplâncton) em reservatórios de águas clara e preta (DOMINGUES, 2014);

além de estudos experimentais sobre controle do crescimento do fitoplâncton e bactérias, por macro e microzooplâncton (REJAS et al., 2005; REJAS & MUYLAERT, 2010).

Portanto, estudos sobre como o carbono se distribui nas comunidades planctônicas, avaliando todas as frações da biota pelágica simultaneamente e a compreensão de suas relações com o meio onde vivem são importantes para um melhor entendimento dos ciclos biogeoquímicos globais, especialmente em sistemas tão escassamente conhecidos sob esse ponto de vista, como os da região Amazônica. Tais sistemas são fundamentais frente à rica biodiversidade e complexidade de suas imensas bacias de drenagem representadas pelos diversos ecossistemas aquáticos existentes na região como, por exemplo, o lago Puruzinho, um sistema da bacia do rio Madeira.

1.4. ESTUDOS NO LAGO PURUZINHO (AM)

Os estudos realizados no lago Puruzinho, afluente do rio Madeira no estado do Amazonas, têm sido dedicados especialmente à investigação dos níveis de concentração e biomagnificação do mercúrio (Hg). Oliveira (2006) avaliou as concentrações de Hg em 367 espécimes de peixes e em 110 amostras de cabelos dos moradores do entorno do Lago e encontrou que os peixes apresentaram concentrações no limite de segurança estabelecido pela Organização Mundial de Saúde (0,50 mg/kg), mas na população humana essas concentrações foram superiores ao limite de tolerância (7,0 mg/kg). Já Nascimento et al. (2007) estudaram os níveis de Hg total no fitoplâncton e zooplânton e encontraram que aqueles organismos no lago Puruzinho possuíam concentração de Hg comparáveis aos encontrados em estudos de regiões consideradas impactadas por Hg. Silva (2011) testou a hipótese de que o Hg biomagnifica na ictiofauna e sugeriu que a ictiofauna do lago Puruzinho apresentava uma teia alimentar curta, com apenas três níveis tróficos bem caracterizados e múltiplos fluxos de energia. O mais recente estudo no lago Puruzinho foi o de Almeida et al. (2014) que analisaram as concentrações de Hg na matéria orgânica do sedimento do fundo do lago Puruzinho. As análises revelaram que há maior probabilidade de deposição de mercúrio no lago no período de águas altas, enquanto a remoção predomina no período de águas baixas.

O estudo de Menezes (2010) foi o primeiro não dedicado ao Hg no lago, no qual foram analisadas as pressões parciais de CO_2 (pCO_2) e o metabolismo aquático em dois lagos: Reis (lago de água branca) e Puruzinho (lago de águas pretas e brancas, dependendo da época do ano). Concluíram que os lagos atuaram como fonte de CO_2 para a atmosfera, sendo o fluxo do lago Puruzinho 1,18 vezes maior do que o de um lago costeiro húmico (MAROTTA et al.

2010) e que o aumento da *p*CO2 assim vinculado ao metabolismo heterotrófico esteve associado ao possível aumento da densidade bacteriana no período de águas baixas.

Saldanha et al. (2010) realizaram um diagnóstico da presença do pesticida Dicloro-Difenil-Tricloroetano (DDT) e seus metabólitos em 86 espécimes de 21 espécies de peixes coletados no lago e em 20 pontos de solo (florestais e nos solos de habitação da população local). Os resultados mostraram que os peixes de hábito detritívoro apresentaram as maiores concentrações de DDT em seu tecido muscular, quando era esperado que os carnívoros tivessem mais resíduos devido ao processo de biomagnificação. As concentrações de DDT em ambos os solos florestais e habitação foram irregularmente distribuídas, mostrando uma distribuição errática dos pesticidas na área de estudo.

Como se pode notar, os estudos no Lago Puruzinho avaliaram principalmente o mercúrio em suas variadas frações no ambiente, mas também as concentrações de DDT e o metabolismo aquático com enfoque em carbono (C). Tanto o Hg como C são intermediados por processos que incluem comunidades microbianas e no caso do Hg e C pela mesma comunidade. Sabe-se ainda que processos como metanogênese e metilação de Hg, foto-oxidação de carbono e foto-redução de Hg são controlados por variáveis ambientais semelhantes (BARKAY et al., 1997; RAVICHANDRAN, 2004).

Sob o foco dos argumentos até agora citados, o presente estudo, direcionado para a partição do carbono em comunidades microbianas planctônicas e suas relações com as condições ambientais se somará ao conhecimento já existente sobre a ecologia do lago Puruzinho, acrescentando o reconhecimento de suas condições limnológicas, como estado trófico do lago, bem como o entendimento da dinâmica da comunidade planctônica sobre os processos biogeoquímicos neste ecossistema. Tanto quanto se sabe, este estudo é pioneiro no Brasil por abordar todos os componentes planctônicos do ponto de vista de seus estoques e interações tróficas.

2. HIPÓTESE E OBJETIVOS

2.1 HIPÓTESE GERAL

O conteúdo de carbono das frações relativas à rede trófica microbiana são mais representativo que aquelas relativas à cadeia trófica clássica em um lago tropical amazônico.

2.2. OBJETIVO GERAL

Compreender a partição do carbono das comunidades planctônicas e suas relações com as condições ambientais, abrangendo um gradiente longitudinal na subsuperfície do lago Puruzinho e do canal que o conecta ao rio Madeira em períodos de águas baixas e águas altas.

2.3. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

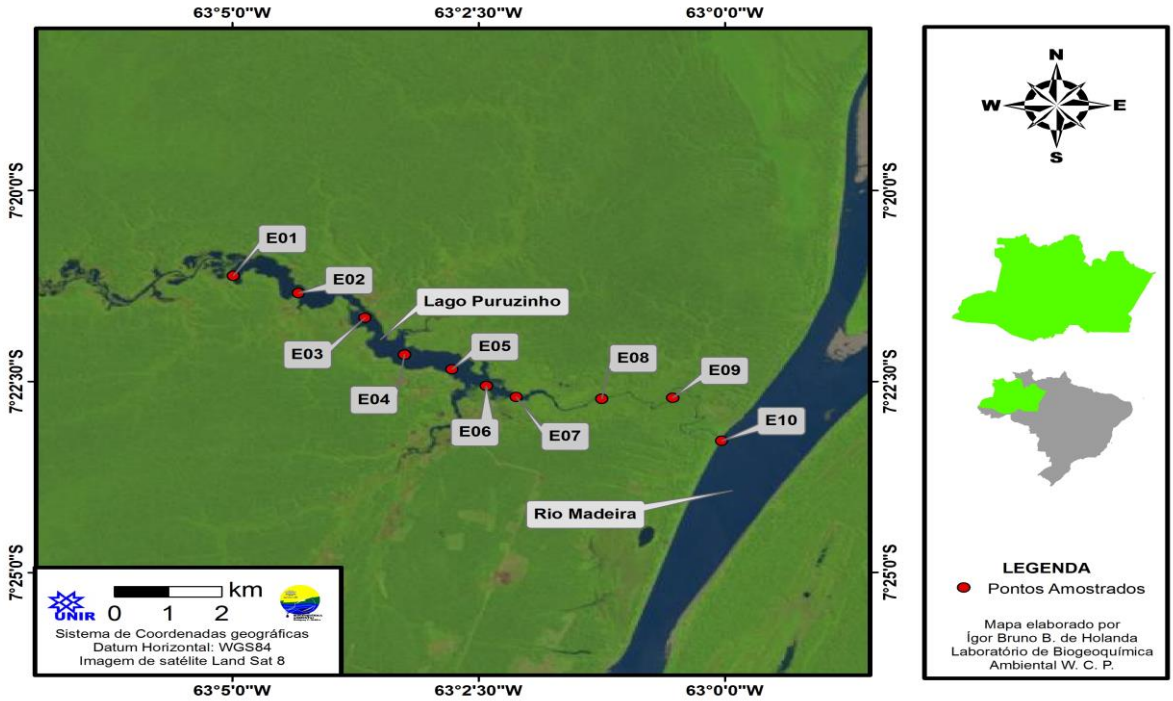
- Avaliar os padrões da biomassa expressa em carbono do metazooplâncton (cladóceros, copépodos e rotíferos) e do microzooplâncton (ciliados e flagelados heterotróficos), fitoplâncton, picoplâncton (autotrófico e heterotrófico) e vírus no sistema lago-canal do Puruzinho.
- Reconhecer os padrões das condições físicas (luz e Hidrologia) e químicas (nutrientes) da água no sistema lago-canal do Puruzinho.
- Verificar as relações entre a biomassa expressa em carbono das diferentes frações planctônicas e as condições ambientais no sistema lago-canal do Puruzinho.

3. MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 ÁREA DE ESTUDO

O lago Puruzinho é um ambiente lacustre de inundação, de águas pretas (rica em matéria orgânica dissolvida), localizado à margem esquerda do rio Madeira, a 20 km da cidade de Humaitá, no estado do Amazonas. Navegando pelo rio Madeira a partir de Humaitá, sentido Manicoré - Amazonas é possível avistar a entrada do canal Puruzinho, imediatamente a montante da ilha das Pupunhas. Navegando pelo estreito (no período de águas baixas) e sinuoso canal chega-se ao Lago Puruzinho, onde se situa a população tradicional a qual o lago empresta o nome (ALMEIDA, 2006). O lago Puruzinho possui 8,6 km^2 e aproximadamente 0,7 km de largura. Suas águas apresentam coloração escura ("pretas" durante os períodos de águas altas e vazante e águas brancas, no período de águas baixa e enchente devido a um fenômeno denominado regionalmente de "repiquete", segundo o qual o nível do rio Madeira sobe represando a saída do lago e invadindo quase toda sua extensão (CAVALCANTE, 2006). Atualmente no entorno do lago moram aproximadamente 25 famílias que vivem, sobretudo, do extrativismo vegetal, caça, pesca e agricultura de subsistência, basicamente a cultura da mandioca amarga, utilizada na fabricação de farinha.

Figura 4. Localização da área de estudo, assinaladas as estações de coleta no lago Puruzinho (E01 a E07) e no canal (E08 a E10).



3.2 COLETA DE AMOSTRAS E DE DADOS

As amostras para análises químicas da água (nutrientes e carbono), bactérias heterotróficas (BH), picoplâncton autotrófico (PPA), protozooplâncton (nanoflagelados heterotróficos, NHF, e ciliados, CILI) e fitoplâncton (FITO) foram coletadas com garrafa tipo van Dorn, triplicata em dez estações de amostragem ao longo do eixo longitudinal, totalizando 30 unidades amostrais em cada campanha, sendo seis estações no lago (1 a 6) e quatro no canal (7 a 10) que liga o lago ao rio Madeira (Fig. 3). O metazooplâncton (ZOO) foi amostrado com recipiente de 10 litros, na subsuperfície de cada estação de amostragem, sendo filtrados 50 litros em rede de 50 µm de abertura de malha. As amostras foram armazenadas em frascos polietileno com volumes variando de (100 mL a 2 L), de acordo com as especificidades das análises.

A primeira coleta foi realizada em período de águas baixas (outubro de 2013) e a outra no período de águas altas (abril de 2014). Em campo, foi medida a transparência da água com disco de *Secchi*. Amostras de água destinadas as análises das concentrações de nutrientes inorgânicos dissolvidos (N NO_3^-- nitrato, N NO_2^-- nitrito, N NH_4^{+-} - amônio, e SRP - fósforo solúvel reativo) e de carbono orgânico dissolvido (DOC) foram filtradas em filtros Whatman GF/C 0,45µm. Para análise das concentrações de nitrogênio orgânico total (NOT), fósforo total (TP) e carbono orgânico total (TOC) foram utilizadas amostras de água não filtradas. Amostras para nutrientes totais e dissolvidos foram mantidas congeladas até análise e, para análises de DOC e TOC, foram fixadas por acidificação com H_2PO_4 (acido fosfórico). As amostras para quantificar as bactérias heterotróficas foram fixadas com paraformaldeído (PFA) e glutaredeído (GLU), sendo P+G (PFA 10% + GLU 0,5%), para o picoplâncton autotrófico, com PFA com concentração final de 1%; para flagelados heterotróficos com glutaraldeído com concentração final de 1%; para os ciliados com solução de Lugol acético; para a comunidade fitoplanctônica com solução de Lugol; e para o zooplâncton com formalina concentração final de 4%.

Os dados diários de profundidade do lago Puruzinho foram obtidos a partir de leituras feitas por moradores, em régua localizada a 07º21’09.6¨S; 63º04’52.8¨W na proximidade das residências. O nível hidrométrico diário acima do nível do mar do rio Madeira em Humaitá foi obtido no sítio eletrônico da Agência Nacional de Águas (ANA) pelo site ana.gov.br/telemetria, no mapa e bacia 15, acessado em 13/11/2014.

3.3 ANÁLISES DAS AMOSTRAS

As concentrações de nitrato e nitrito foram determinadas através de redução em coluna de cádmio, seguidas de determinação colorimétrica pelo método do fenol-hipoclorito, também usado para estimar as concentrações de amônio (WETZEL & LIKENS 1990). As concentrações de NOT foram estimadas pelo método de Kjeldahl. As concentrações de TP e SRP foram estimadas pelo método do ácido ascórbico (WETZEL & LIKENS 1990). TOC e DOC e foram quantificados em analisador de carbono Tekmar-Dohrmann modelo Phoenix 8000, através de UV persulfato-oxidação.

As abundâncias de Vírus, PPA e BH (células mL^{-1}) foram estimadas em citômetro de fluxo FACSCalibur (BD) equipado a laser emitindo a 488 nm e fluorescência emitida pelas amostras, assim como o *side scatter* 90º (SSC). Sinais de fluorescência foram recolhidos por três fotomultiplicadores diferentes: FL1 (530F30 nm); FL2 (585F42 nm); FL3 (> 650 nm). As contagens foram feitas em triplicata em modo velocidade de fluxo baixo durante 30s. Para a análise de bactérias heterotróficas foi utilizado o corante Syto-13 e os procedimentos foram semelhantes aos descritos em Sarmento et al. (2008).

O protozooplâncton foi analisado levando em conta os NFH e CILI. A abundância de NFH (células mL^{-1}) foi estimada em microscópio de epifluorescência marca Olympus modelo BX - 51 aumento de 1000X. Um total de 10 mL de amostra de água foi filtrado em filtro de policarbonato preto 0,8 µm (Nuclepore) previamente corado com aproximadamente 1 mL do fluorocromo 4,6- diamidino-2-fenil-indole (DAPI), a 0,1%, no escuro. A abundância de CILI (células mL^{-1}) foi estimada pelo método da sedimentação de Utermöhl (1958), em microscópio invertido marca Olympus, modelo CKX4, tendo sido contada toda a câmara de volume de 10 mL.

A abundância do FITO (indivíduos mL^{-1}) foi estimada pelo método da sedimentação de Utermöhl (1958) em microscópio invertido marca Zeiss, modelo Axiovert 10, a 400 aumentos, tendo sido enumerados em campos aleatórios (UEHLINGER, 1964) sempre que possível 100 indivíduos da espécie mais frequente, de tal forma que o erro fosse inferior a 20% (LUND et al., 1958). Quando este número de organismos não foi alcançado, enumeraram-se tantos indivíduos quantos os necessários para que se estabilizasse o número de espécies adicionadas por campo (método da área mínima).

A abundância do ZOO (indivíduos L^{-1}) foi estimada em câmara de Sedgewick-Rafter com aumento a 100 e 400 em microscópio Olympus BX-51. Alíquotas para contagem foram retiradas de amostra homogeneizada usando pipeta de Hensen-Stempel. Pelo menos 200

indivíduos foram quantificados em cada uma das cinco subamostras seqüenciais, sendo toda a amostra inspecionada para espécies raras. Os organismos foram agrupados em Cladocera (cladóceros), Rotifera (rotíferos) e Copepoda (copépodos), sendo este último separado nas ordens Calanoida (calanóidas) e Cyclopoida (ciclopóidas) e ainda quantificados os náuplios e copepoditos. Com intuito de contribuir com o conhecimento dos níveis tróficos superiores da rede trófica pelágica do lago Puruzinho, foram compiladas no banco dados do Laboratório de Ictiologia da Universidade Federal de Rondônia, as listagens dos espécimes de peixes identificados e quantificados durante os anos de 2009 a 2011 no lago Puruzinho.

As análises químicas da água (nutrientes e carbono) foram realizadas pelo Laboratório de Ecologia Aquática, Instituto de Ciências Biológicas da UFJF, as análises do zooplâncton, pelo Laboratório de Limnologia do Instituto de Biologia da UNIRIO, as análises de fitoplâncton pelo Laboratório de Ficologia do Museu Nacional, UFRJ, as análises de flagelados e picoplâncton parte foi realizada no laboratório de Microbiologia Aquática do Departamento de Biologia UFRN e parte no laboratório de Ficologia do Museu Nacional, UFRJ, as análises de picoplâncton autotrófico e hetrotrófico pelo laboratório de Hidrobiologia do Instituto de Biologia, UFRJ.

Todo o processo de preparação para análises das amostras nos laboratórios citados, tais como, filtragem e adição de reagentes foi realizado no Laboratório de Biogeoquímica Ambiental Wolfgang C. Pfeiffer da Universidade federal de Rondônia (UNIR), bem como a análise de ciliados.

3.4. ANÁLISES DE DADOS

A zona eufótica, z_{eu} (1% da extinção da luz) foi estimada como três vezes a profundidade de extinção do disco de *Secchi* (COLE, 1994). O TN foi calculado como a soma do NOT com $N\text{-}NO_3^-$, e o nitrogênio inorgânico dissolvido como a soma $N\text{-}NO_3^-$-, $N\text{-}NO_2^-$ e $N\text{-}NH_4^{+}$-. O carbono orgânico particulado (POC) foi calculado como a diferença entre TOC e DOC.

Os valores de biomassa de Vírus, PPA e BH foram calculados baseados em fatores de conversão do carbono por célula. Para Vírus foi utilizado 0,08 fg por partícula viral, BH 15 fg C por célula, o PPA foi calculado com soma de cianobactérias 71 a 93 fg C por célula e picoeucariotos 530 fg C por célula, seguindo Stenuite et al (2009). O biovolume de NFH foi calculado a partir de fórmulas geométricas dependendo do tipo de célula e usando um fator

conversão de 220 fg C μm-^{3} (BORSHEIM & BRATBAK, 1987) para o teor de carbono de NFH.

A biomassa do FITO foi expressa através do teor de carbono o qual se baseou no biovolume das espécies. O biovolume dos indivíduos fitoplanctônicos foram calculados através de fórmulas geométricas (HILLEBRAND et al. 1999). O teor de carbono de cada espécie foi estimado a partir do biovolume, usando fórmula de conversão ($C = aV^b$, onde a = 0,1204; b = 1,051; V = volume de algas; ROCHA & DUNCAN, 1985). O teor de carbono das populações foi estimado por multiplicação da densidade populacional e o teor de carbono médio de cada grupo taxonômico (μg C L^{-1}). E o fator de conversão de 140 fg μm^{-3} (PUTT & STOECKER, 1989) depois de um fator de correção de 1,4 (MÜLLER & GELLER, 1993) para ciliados.

O teor de carbono das populações do ZOO foi estimado por multiplicação da densidade populacional e o teor de carbono médio de cada grupo taxonômico (taxonômico (μg C L^{-1}). O biovolume de zooplâncton foi considerado igual ao peso fresco. O biovolume de rotíferos foi estimado através de formas geométricas (RUTTNER-KOLISKO, 1977). O peso seco foi calculado como uma percentagem do peso fresco (PAULI, 1989) específico para cada grupo principal. O peso seco de microcrustáceos foi avaliado em microbalança analítica (Mettler Toledo, MX-5), após secagem em estufa em temperatura ambiente durante 24 h, exceto para os náuplios. Peso seco de náuplios foi calculado de acordo com Manca & Comoli (1999), assumindo como peso seco equivalente a 10% do biovolume. O teor de carbono do ZOO foi estimado assumindo que o teor de carbono, como 50% de peso seco (LATJA & SALONEN, 1978). O carbono na biota pelágica (C-biota) é a soma de todas as frações estudadas.

O estado trófico do lago Puruzinho foi acessado de acordo com os critérios de Vollenweider & Kerekes (1980) com base nas concentrações médias de TP. A limitação por nutrientes ao crescimento fitoplanctônico foi obtido através das concentrações de NID e SRP comparadas às constantes de semi saturação para o crescimento do fitoplâncton: abaixo de 10 μg P L^{-1}, consideradas como limitantes por P (SAS, 1989) e abaixo de 100 μg N L^{-1} (REYNOLDS et al. 1997), por N.

A análise de componentes principais (ACP) foi usada para visualizar padrões a partir de matrizes abióticas para auxiliar na interpretação dos dados. Todas as variáveis abióticas medidas foram trabalhadas (19 variáveis), excluídas aquelas altamente correlacionadas a partir de correlação de Spearman ($rs \geq 0,65$). Com o intuito de detectar similaridades entre as estações amostrais foi realizada uma Análise de Cluster baseada no índice de Bray Curtis.

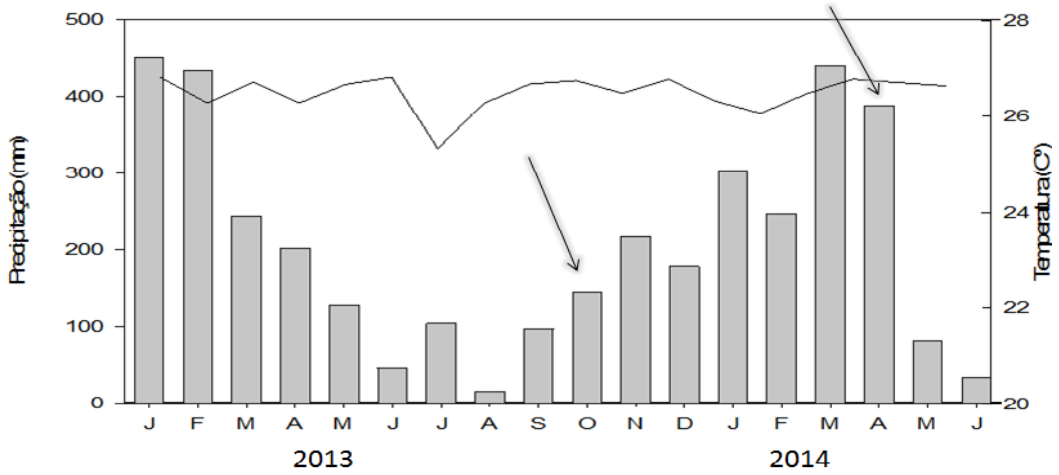
As diferenças entre médias das variáveis analisadas entre os compartimentos e períodos do ciclo hidrológico foram verificadas através de teste não paramétrico (Kruskal-Wallis). Para explorar a relações entre o conteúdo de carbono de Vírus, BH, PPA, NFH, CILI, FITO e ZOO entre si e *versus* as variáveis abióticas, foram utilizadas regressões lineares simples. Para as análises de regressão e ACP todas as variáveis foram log (x +1) transformadas. As análises estatísticas foram realizadas com os *softwares* XL STATIC versão 2014 2.07, STATISTICA versão 7.0

4. RESULTADOS

4.1 CLIMA E HIDROLOGIA

A fim de contextualizar os períodos amostrados de águas baixas (outubro de 2013) e águas altas (abril de 2014), o clima e a hidrologia da região foram analisados de janeiro de 2013 a junho de 2014. O clima da região caracterizou-se por um total de 2263 mm no ano de 2013 e uma temperatura média anual de 26,5^{o}C. As menores precipitações ocorreram nos meses de junho e agosto de 2013 e as maiores em março e abril de 2014 (Figura 5). A temperatura média nestes períodos variou de 26.14 Cº e 26.63 Cº.

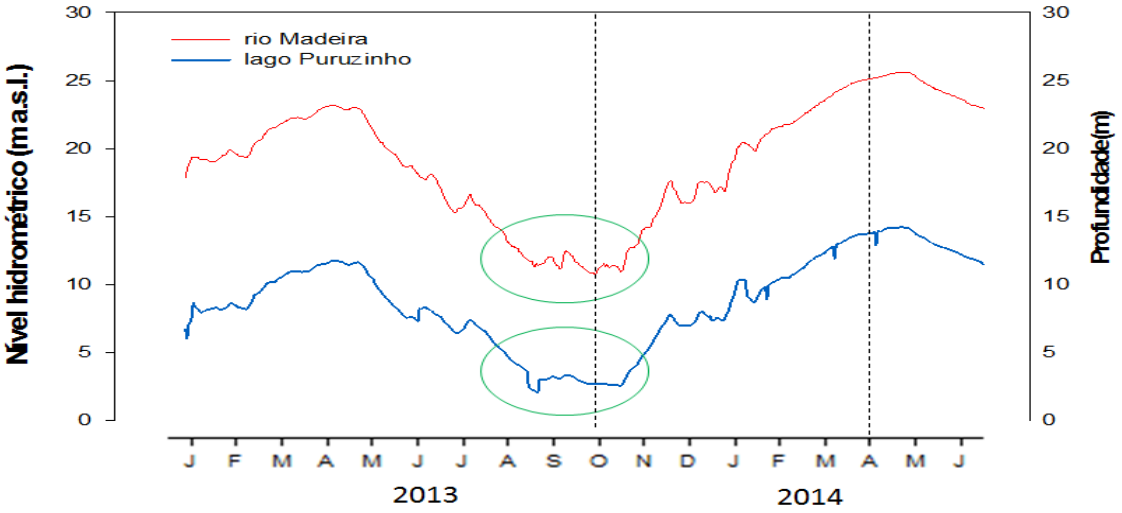
Figura 5. Precipitação total mensal (colunas) e temperatura média mensal (linha) no período de janeiro 2013 a junho de 2014, assinaladas as datas de amostragem (setas).



O nível hidrométrico do rio Madeira variou de 10,9 a 25,6 m a.s.l. de janeiro de 2013 a junho de 2014. Os menores níveis ocorreram de agosto a outubro de 2013 (média de 11.88 m) e os maiores de fevereiro a abril de 2014 (média 24.41 m) (Fig. 6). Os maiores níveis hidrométricos não coincidem com os máximos de chuvas na região, apresentando uma defasagem de dois meses.

A profundidade do lago Puruzinho variou de 2,0 m em janeiro de 2013 a 14,2 m em maio de 2014 e, como esperado, apresentou uma forte relação direta com o nível hidrométrico do rio Madeira (r_s=0,99; $p<0,0001$), o que indica que o lago esteve permanentemente conectado ao rio. As menores profundidades do lago ocorreram nos meses de agosto a outubro de 2013 (média 2,1 m) e as maiores nos meses de fevereiro a abril de 2014 (média 13,6 m). (Fig. 5 e 6). A amplitude de variação do nível hidrométrico do rio Madeira foi de 14,7 m e do lago Puruzinho, de 14,2 m.

Figura 6. Valores diários do nível hidrométrico do rio Madeira (m a.s.l.) medidos em Humaitá, Amazonas, e da profundidade do lago Puruzinho no período de janeiro 2013 a junho de 2014, assinaladas as datas de amostragem (linhas tracejadas) e o período do repiquete (elipses verdes).



4.2 LUZ E NUTRIENTES NO GRADIENTE LONGITUDINAL

Um forte gradiente decrescente da transparência da água ao longo do eixo longitudinal do lago e do canal foi registrado no período de águas baixas, mas não em águas altas (Fig.7). Nas águas altas a transparência da água foi em média cerca de três vezes maior que nas águas altas, mas considerando as razões zona eufótica/profundidade máxima dos pontos amostrais, foi possível reconhecer que, em média, apenas 25% da coluna de água esteve iluminada, nas duas épocas no lago. Já o canal apresentou-se apenas 3% iluminado nas águas baixas, mas foi similar ao lago nas águas altas (20%) (Tabela 1).

Figura 7. Valores médios (colunas) e desvio padrão (barras) da transparência da água (Secchi) ao longo do eixo longitudinal do lago (1 a 6) e do canal (7 a 10) nos períodos de águas baixas (A) e de águas altas (B).

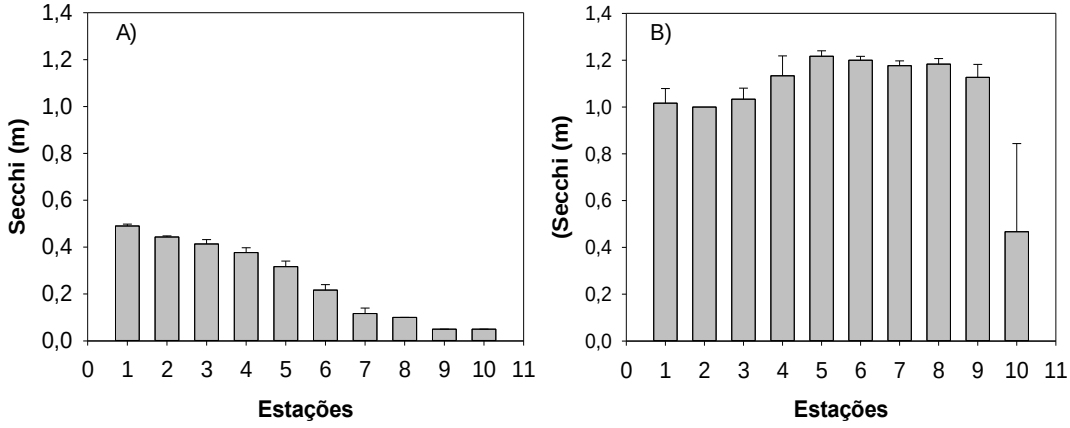


Tabela 1. Valores médios e desvio padrão das variáveis abióticas no lago Puruzinho (LG) e canal (CN) no período de águas baixas outubro de 2013 e de águas altas abril de 2014.

Variáveis	ÁGUAS BAIXAS		ÁGUAS ALTAS	
	LG	**CN**	**LG**	**CN**
Transparência (m)	0.38 ± 0.09	0.08 ± 0.03	1.10 ± 0.10	0.99 ± 0.37
Zona eufótica (m)	1.13 ± 0.28	0.24 ± 0.10	3.30 ± 0.30	2.96 ±1.12
Profundidade (m)	4.91 ± 0.21	8.16 ± 4.15	13.51 ± 0.21	16.76 ± 4.15
Zona eufótica/profundidade máxima	0.23 ± 0.06	0.04 ± 0.02	0.24 ± 0.02	0.19 ± 0.08
Fósforo total ($\mu g\ L^{-1}$)	46.16 ± 9.47	189.47± 86.58	57.04 ± 36.01	64.43 ± 35.73
Fósforo total dissolvido ($\mu g\ L^{-1}$)	29.48 ± 4.77	41.91 ± 11.51	20.91 ± 6.23	27.58 ± 9.542
Nitrogênio total ($\mu g\ L^{-1}$)	1411.77±360.46	1977.65 ±509.18	1560.76±153.56	1657.92 ± 05.77
Nitrogênio orgânico total ($\mu g\ L^{-1}$)	628.66±354.47	1163.98±515.09	578.33 ± 214.56	586.11 ± 187.04
Fósforo solúvel reativo ($\mu g\ L^{-1}$)	9.45 ± 2.32	26.71 ±13.60	14.26 ± 5.873	17.20 ± 7.47
Razão TN:TP	46.16 ± 9.47	110.02 ± 34.28	77.36 ± 32.85	69.92 ± 28.55
Nitrogênio inorgânico dissolvido ($\mu g\ L^{-1}$)	813.84 ± 60.73	842.85 ±137.54	982.43 ± 90.91	1071.81±125.33
Nitrito ($\mu g\ L^{-1}$)	5.53 ± 0.66	4.06 ± 0.34	3.57 ± 0.18	3.78 ± 0.24
Amônio ($\mu g\ L^{-1}$)	25.20 ± 17.99	23.09 ± 12.41	108.67 ± 72.18	110.78 ± 33.12
NID/SRP	40.76 ± 9.83	13.12 ± 8.78	167.07 ± 40.97	162.40 ±68.62
Carbono orgânico dissolvido ($mg\ L^{-1}$)	2.83 ± 0.10	2.54 ± 0.31	4.72 ± 0.50	5.46 ± 0.41
Carbono orgânico total ($mg\ L^{-1}$)	3.18 ± 0.31	3.19 ± 0.19	5.38 ± 0.31	6.52 ± 0.75
Carbono orgânico particulado ($mg\ L^{-1}$)	0.34 ± 0.29	0.65 ± 0.28	0.66 ± 0.47	1.06 ± 0.56

Os resultados das variáveis abióticas revelaram diferentes tendências no gradiente longitudinal do lago e do canal no período de águas baixas, se comparados ao período de águas altas: aumento de TN, TP e SRP, mas não de NID do lago para o canal nas águas baixas e maior homogeneização de TN, TP, NID e SRP nas águas altas (Fig. 8, Tab. 1). Tanto TP quanto TN foram significativamente diferentes ($p<0,001$ e $p<0,01$, respectivamente) entre os períodos climáticos ao longo do gradiente (Tab. 2). As concentrações de NID representaram

55% do TN e foram sempre superiores a 100 μg L^{-1} em todos os pontos e períodos amostrados, indicando ausência de limitação por nitrogênio (REYNOLDS et al. 1997). Nitrato foi a forma mais abundante atingindo em média 96% do NID.

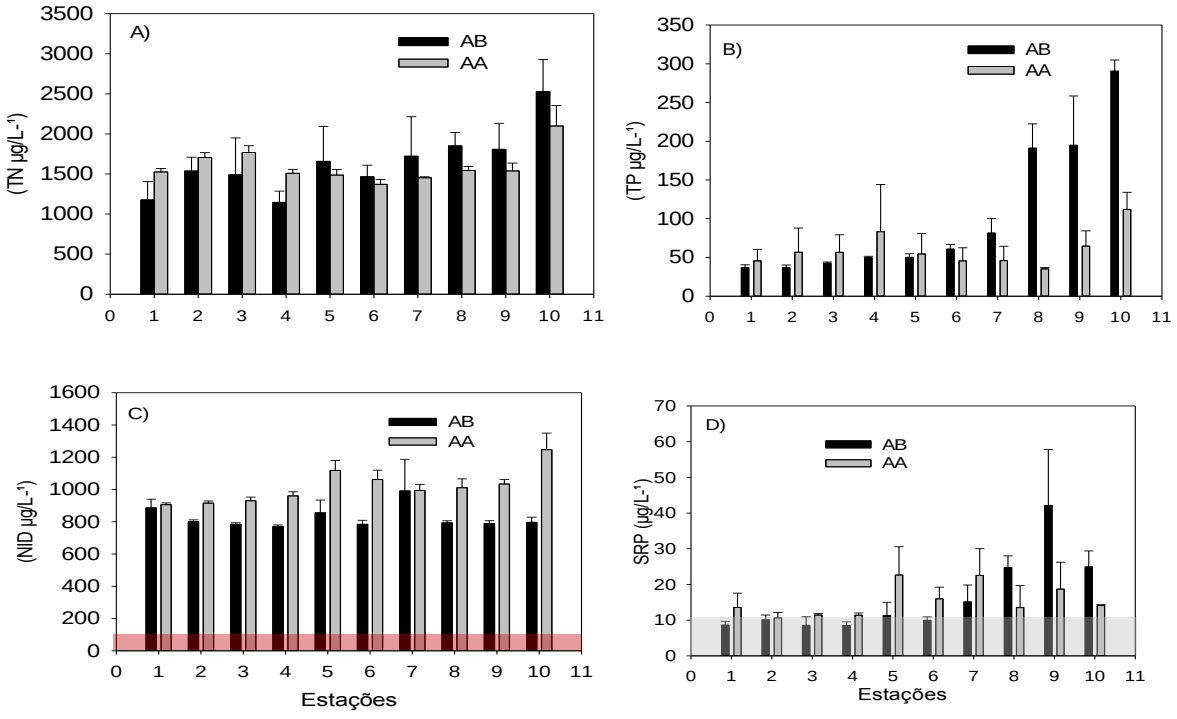
Já as concentrações de SRP representaram em média apenas 18% do TP e foram inferiores a 10 μg L^{-1} apenas nas amostras do lago no período de águas baixas, indicando que apenas nessa época e nesse compartimento o fósforo pode ter sido limitante ao crescimento fitoplanctônico (Fig. 8).

Tabela 2. Média, mínimo e máximo das variáveis abióticas: nitrogênio total (TN) e fósforo total (TP) no lago (LG) e canal (CN) durante todo o estudo..

	LG		**CN**	
	Média	Intervalo min e max	Média	Intervalo min e max
TN**	1487	853-3093	1818	1182- 3093
TP*	52	28- 309	126	28- 309

** = p<0.001, * = p<0.01, indicam as diferenças significativas entre LG e CN (Kruskal –Wallis test).

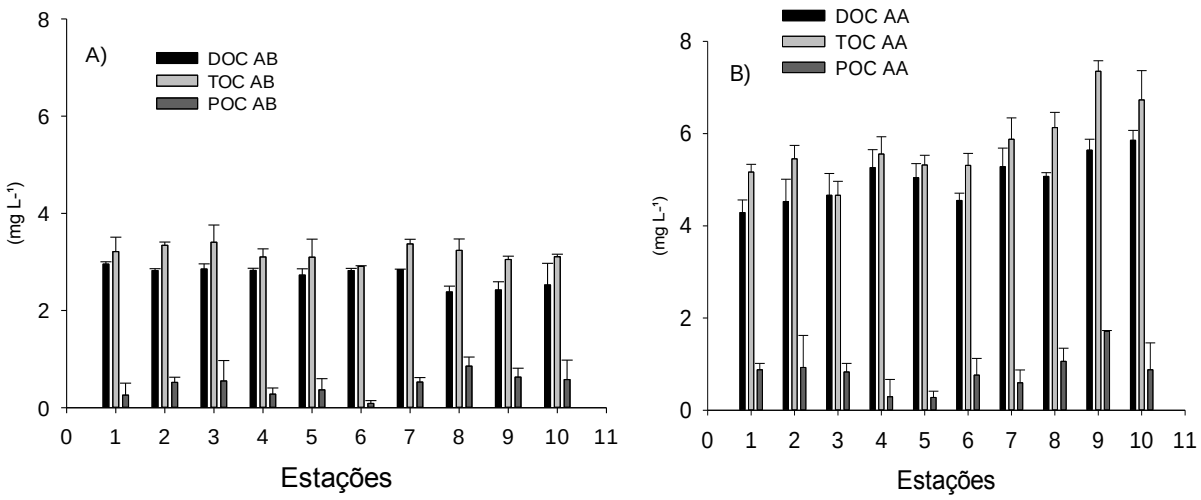
Figura 8. Valores médios (colunas) e desvio padrão (traços) das concentrações (A) nitrogênio total, TN; (B) fósforo total, TP; (C) nitrogênio inorgânico dissolvido, NID; (D) fósforo solúvel reativo, SRP; ao longo do eixo longitudinal do lago (1 a 6) e do canal (7 a 10) nos períodos de águas baixas (AB) e de águas altas (AA). Área vermelha indica limitação por N, área cinza por P.



4.3 FRAÇÕES DE CARBONO NA ÁGUA

As concentrações das frações de carbono (DOC, TOC e POC) foram, em média, menores no período de águas baixas que nas águas altas, sendo que o DOC contribuiu com 85% para o TOC e o POC apenas 15% (Tab. 1, Fig. 9). Nas águas baixas essas frações apresentaram concentrações similares, mas nas águas altas um gradiente crescente do lago para o canal foi observado (Figura 9).

Figura 9. Concentrações médias (colunas) e desvio padrão (barras) das frações de carbono (DOC = carbono orgânico dissolvido, TOC = carbono orgânico total e POC = carbono orgânico particulado) no lago (LG) e canal (CN) nos períodos de águas baixas (A) e de águas altas (B).



4.4 ANÁLISES DE ORDENAÇÃO

A ordenação das variáveis abióticas no eixo longitudinal do lago e canal, nos períodos de águas baixas e altas foi sumarizada através de uma análise de componentes principais (ACP), a qual explicou 88,9% da variabilidade dos dados nos primeiros dois eixos no período de águas baixas (eixo 1 = 58,2%; eixo 2 = 30,6%). Nesse período, as principais variáveis no primeiro eixo de ordenação foram, positivamente, a razão zona eufótica/profundidade máxima (0.979), NID/SRP (0.858), carbono orgânico total (0.847) e, negativamente, nitrato (-0.849), nitrogênio orgânico total (-0.933), nitrogênio total (-0.825) e fósforo total (-0.927). Em relação ao eixo 2, as variáveis mais importantes foram positivamente fósforo total (0.787) e carbono orgânico particulado (0.778) e, negativamente, a transparência da água (0.338) e a razão TN:TP (-0.118) (Fig. 10A).

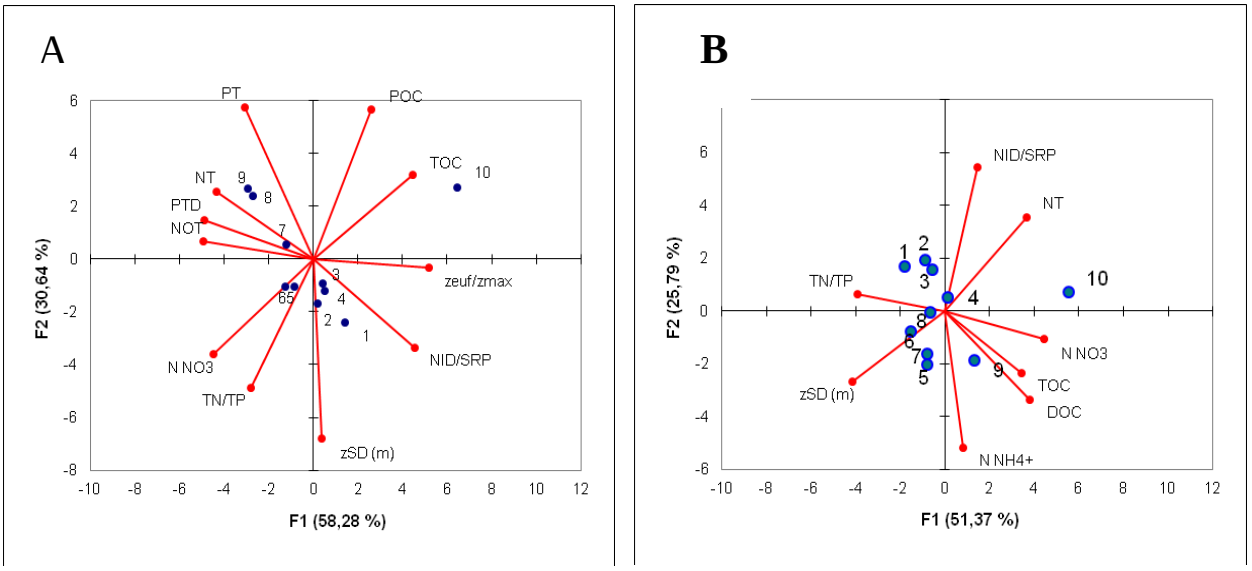
No período de águas altas a ACP projetada explicou 77,2% (eixo 1 = 51,4%; eixo 2 = 25,8%), sendo as principais variáveis no primeiro eixo de ordenação relacionadas positivamente com nitrato (0.929), nitrogênio total (0.766), carbono orgânico dissolvido (0.789), carbono orgânico total (0.715) e, negativamente a transparência da água (-0.862) e a razão TN:TP (-0.814). No eixo 2 a variável correlacionada positivamente foi NID/SRP (0.803) e, negativamente o amônio (-0.765) (Fig. 10B).

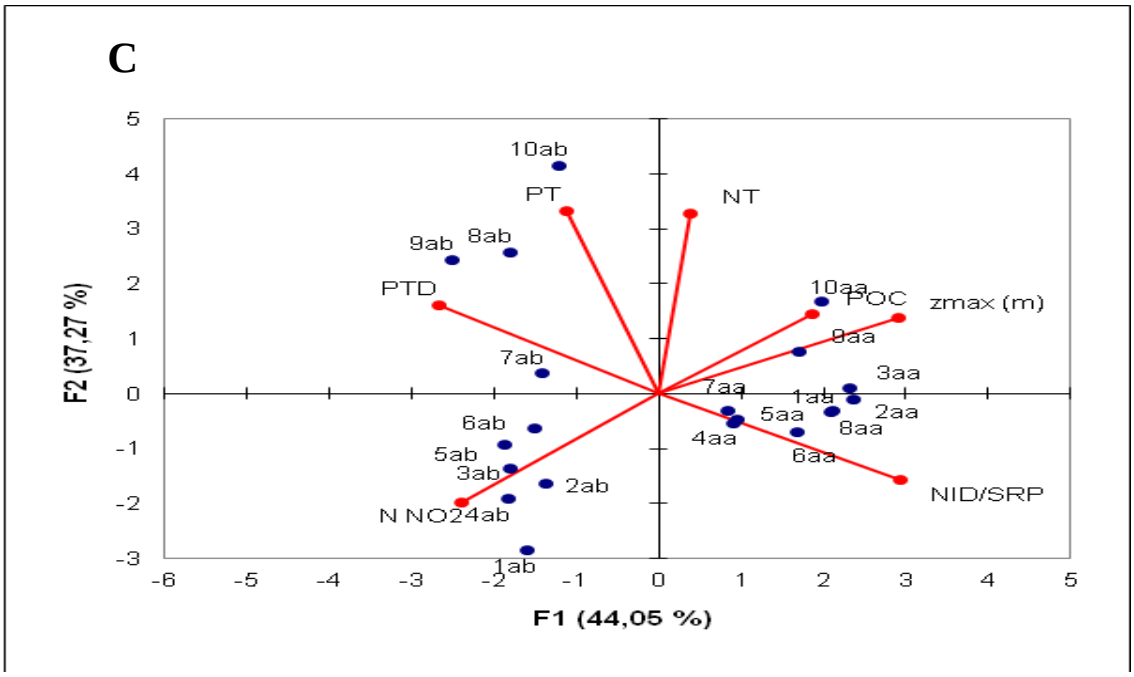
A ACP para ambos os períodos em conjunto explicou 81,3% (eixo 1 = 44,05%; eixo 2 = 37,3%), sendo as variáveis no primeiro eixo associadas positivamente a profundidade (0.865) e a razão NID/SRP (0.876), ambas relacionadas às amostras do período de AA e negativamente nitrito (-0.711), fósforo total (-0.793), relacionadas às amostras de AB. No eixo 2 o nitrogênio total (0.897) e fósforo total (0.911) foram ordenados positivamente e associados aos pontos do canal nas AB (Fig.10C).

Em AB a ACP demonstrou que houve um claro gradiente que separou Lago do Canal, já no período de AA os compartimentos tiveram características físicas e químicas semelhante entre as estações de amostragem, embora em ambos os períodos as maiores concentrações de fósforo total e dissolvido restringiram-se ao canal.

A ACP para ambos os períodos (AB e AA) indicou que os primeiro eixo refletiu a profundidade dos compartimentos estudados, ou seja, a sazonalidade hidrológica. Já no segundo eixo as relações com as concentrações totais de nutrientes indicaram a espacialidade das amostras no período de águas baixas. Assim, no lado positivo do eixo 1 no período de AB, as unidades amostrais correlacionaram-se com características do canal e o lado negativo com características do final do lago e início do canal. Os ordenamentos nos eixos 2 nos períodos de AB e AA estiveram associados às variáveis zSD, TN/TP, com maior ocorrência das amostras do lago, e as variáveis POC, PT, no canal.

Figura 10. Análise de Componentes Principais (ACP), das variáveis abióticas com ordenação das médias (triplicatas amostrais) das dez estações de amostragem ao longo do eixo longitudinal lago Puruzinho e canal. As estações de amostragem 1 a 6 representando o lago e 7 a 10, o canal. (A) = águas baixas, (B) = águas altas, (C) = águas baixas e águas altas, TP = fósforo total, PTD = fósforo total dissolvido, NID/SRP = razão nitrogênio inorgânico dissolvido/fósforo solúvel reativo, TN = nitrogênio total, NOT = nitrogênio orgânico total, N NO_3 = nitrato, N NH_4^+ = amônio, N NO^-_2 = nitrito, TN/TP = razão nitrogênio total/ fósforo total, DOC = carbono orgânico dissolvido, COT = carbono orgânico total, COP = carbono orgânico particulado, zSD = disco de Secchi, z_{euf}/z_{max} = razão zona eufótica/ profundidade

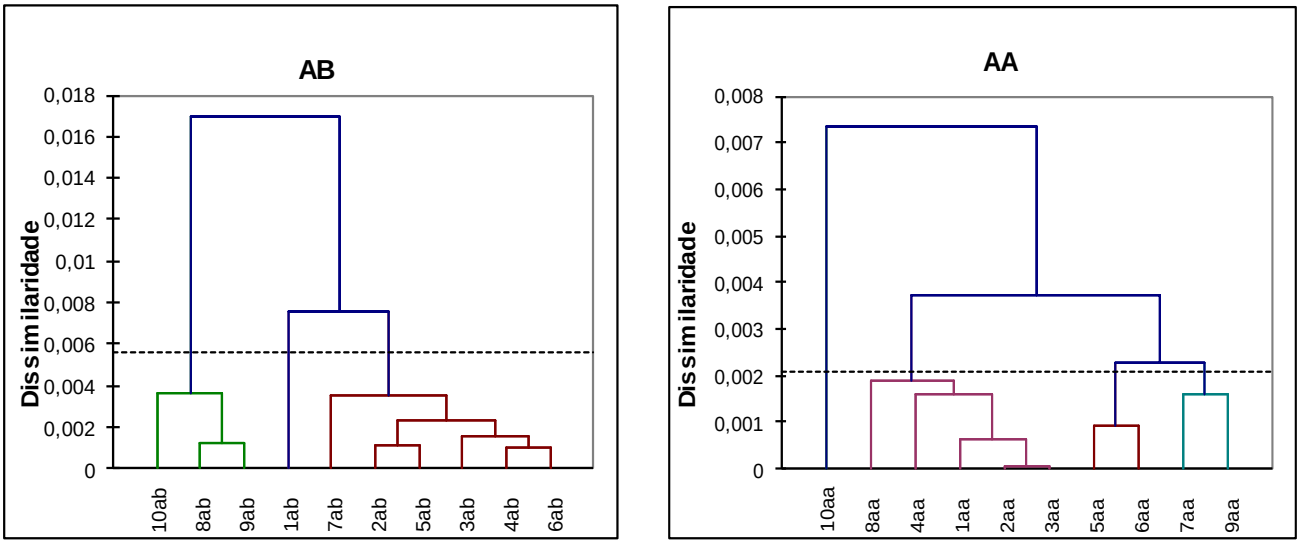




Para verificar a similaridade entre os pontos amostrais foi utilizada uma análise de agrupamento, baseada nas médias da matriz das variáveis abióticas do lago e canal. O resultado revelou a existência de três grupos no período de AB e quatro grupos no período de AA. O primeiro grupo discriminado no período de águas baixas envolveu a estação 1, o segundo as estações 2, 3, 4, 5, 6 e 7 e o terceiro as estações 8, 9 e 10. No período de AA o primeiro grupo separado incluiu às estações 1, 2, 3, 4, 8, o segundo as estações 5 e 6, o terceiro as estações 7 e 9 e o quarto grupo a estação 10. (Fig. 11).

A análise reiterou a distinção entre as características abióticas do lago com relação ao canal, no período de AB e revelou um possível ambiente de transição (segundo agrupamento, estação 7) entre o canal e o lago.

Figura 11. Dendrograma da análise de agrupamento das 10 estações de amostragem de acordo com as variáveis abióticas estudadas no período de outubro de 2013 e abril de 2014. AB= águas baixas; AA= águas altas.

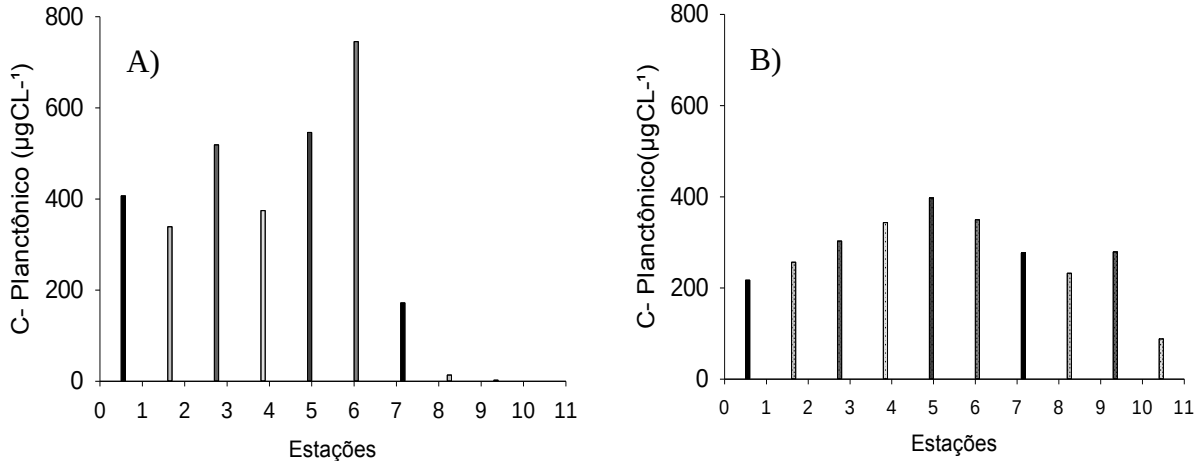


4.5 CONTEÚDO DE CARBONO DOS COMPONENTES PLANCTÔNICOS.

A média da fração do POC, onde se insere o carbono da biota planctônica analisado neste estudo, totalizou 677,0 μgCL-¹ e a média do carbono planctônico 297, 6 μgC/L-¹, mostrando que apenas 42% do carbono particulado é integrado pelos componentes bióticos mais vírus.

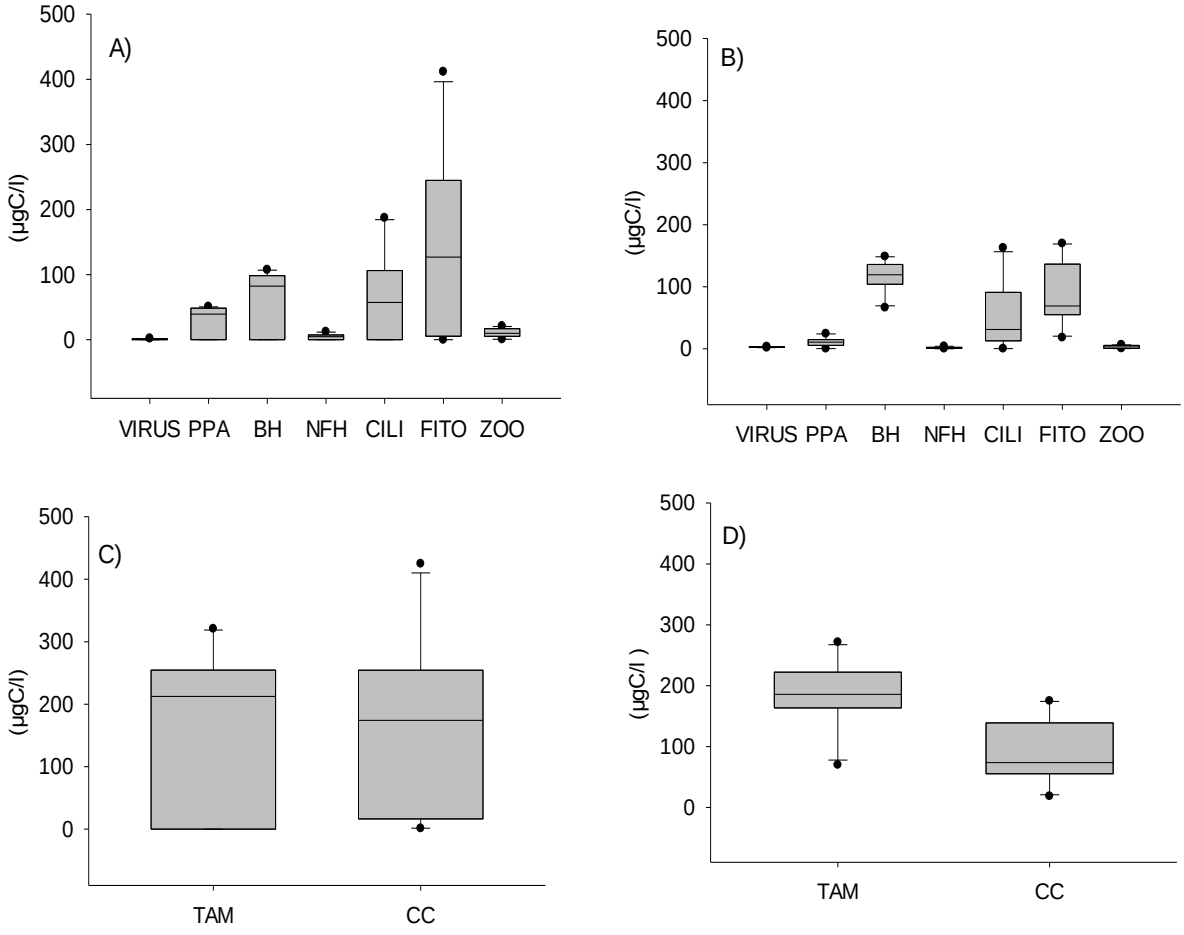
Considerando todos os pontos de amostragem, o conteúdo de carbono no conjunto dos componentes da rede trófica pelágica apontou para maiores valores nas AB (mediana= 356,9 μgCL^{-1}) que nas AA (mediana= 277,9 μgCL^{-1}). Um claro gradiente crescente a partir da porção distal ao canal para o centro do lago foi observado nas AB e valores de carbono dos componentes planctônicos muito baixos e até mesmo nulos ocorreram no canal nesse período (Fig. 12 e 14). Já em AA, o carbono dos componentes planctônicos mostrou também valores crescentes para o centro do lago e decrescentes do centro até a desembocadura do canal no rio Madeira (Fig. 12 e 14).

Figura 12. Soma do conteúdo total de carbono dos componentes planctônicos nos períodos de águas baixas (A) e de águas altas (B).



Nas águas baixas, os maiores estoques de carbono ocorreram em FITO (35%), seguido de BH (22%) e CILI (21%) (mediana = 130,6 µgC L-¹; 85,5 µgC L-¹ e 61,3 µgC L-¹, respectivamente, Fig. 13 e 14). Esses mesmos componentes foram os que mais contribuíram para o C-biota nas águas altas, mas as maiores contribuições foram de BH (35%), seguido de FITO (25%) e de CILI (15%) (medianas=120,4 µgC L-¹; 70,0µgC L-¹ e 33,1 µgC L-¹, respectivamente). Os menores estoques em ambos os períodos climáticos foram os de Vírus, NFH e ZOO (medianas=2,2 µgC L-¹, e 3,4 µgC L-¹; 5,4µgC L-¹e 2,1 µgC L-¹; 8,6 µgC L-¹µgCL-¹e 4,1 µgC L-¹, em AB e AA, respectivamente).

Figura 13. *Box-plots* das variações do conteúdo de carbono das diferentes frações planctônicas (Vírus, PPA= picoplâncton autotrófico, BH= bactérias heterotróficas, NFH= nanoflagelados heterotróficos, CILI= ciliados, FITO= fitoplâncton, ZOO= macrozooplâncton) e do conteúdo de carbono total da rede trófica microbiana (TAM= VÍRUS, BH, PPA, NFH e CILI) e da cadeia trófica clássica (CC= FITO e ZOO). Figuras (A e C) em águas baixas, (B e D) águas altas. As linhas dentro das caixas indicam a mediana, os limites das caixas abrangem 25° e 75° percentis, os traços indicam 90° e 10° e os pontos o conjunto total dos dados. Em cada caixa está expressa a variabilidade entre pontos de coleta nas duas épocas de estudo.



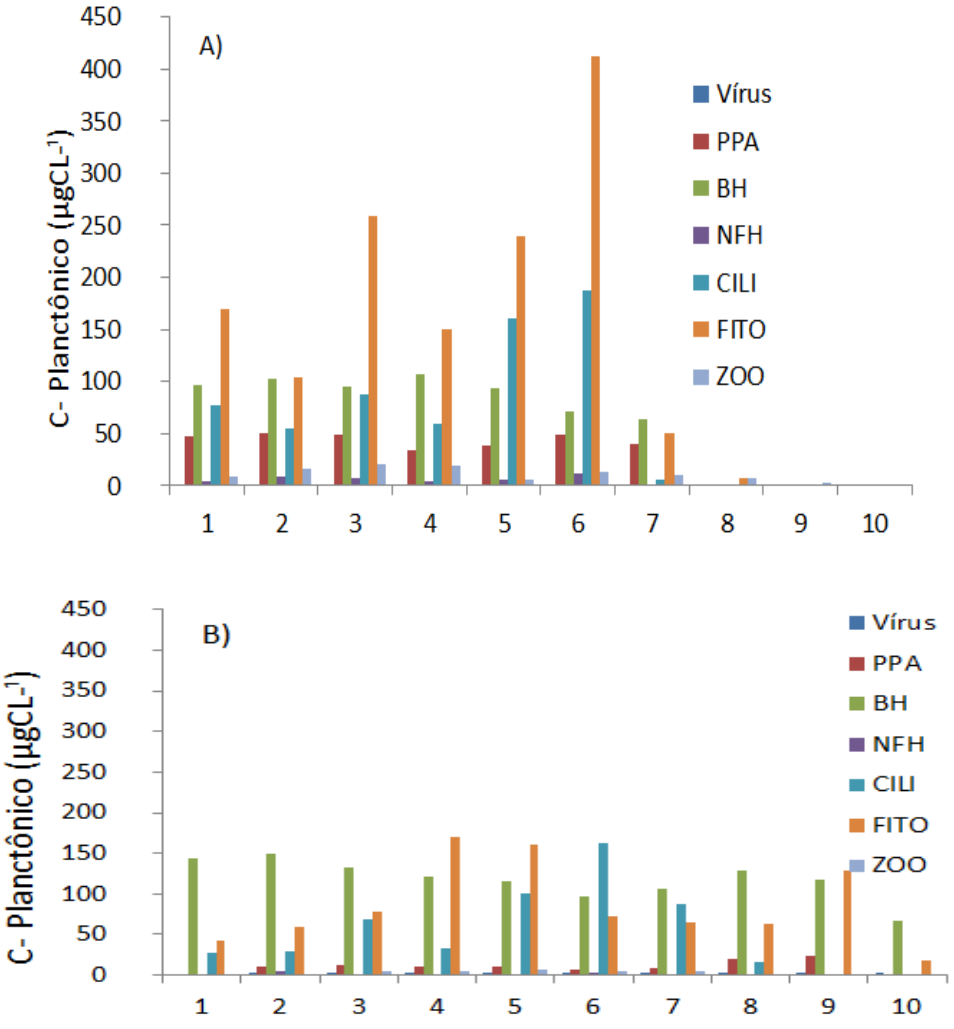
Nas águas baixas a rede trófica microbiana (TAM) e a cadeia trófica clássica (CC) apresentaram contribuições similares (mediana= 219,2 µgCL-¹; 181,1 µgCL-¹, respectivamente). Já nas águas altas ocorreu um significativo predomínio de TAM (mediana= 191,4 µgCL-¹) em relação à cadeia trófica clássica (mediana = 77 µgCL-¹). BH, NFH e CILI foram significativamente maiores no lago que no canal, considerando o conjunto de dados ($p<0.0001$) (Tab. 3).

Tabela 3. Mediana, mínimo (mín) e máximo (máx) do conteúdo de carbono (µgC L^{-1}) nas frações planctônicas no lago Puruzinho (LG) e canal (CN) durante todo o período de estudo.

	LG		CN	
	Mediana	Mín e máx	Mediana	Mín e máx
Vírus	1,8	1,5 -3,2	1,8	0,0- 3,5
HB****	105,0	71,0-148,7	64,7	0,0- 128,0
PPA	23,2	0,2-50,6	5,1	0,0 – 40,2
HNF****	4,3	0,5-12,0	0,4	0,0- 1,9
CILI****	72,9	27,6-187,1	0,9	0,0- 87,7
FITO	155,6	41,6-411,5	33,9	0,0- 1282
ZOO	6,4	0,3-20,6	1,8	0,5- 1026,0

******* = p<0.0001 indicam diferenças significativas entre LG e CN (Kruskal – wallis test).

Figura 14. Biomassa em carbono em cada estação de coleta dos componentes do plâncton (Vírus; PPA= picoplâncton autotrófico, BH= bactérias heterotróficas, NFH= nanoflagelados heterotróficos, CILI=ciliados, FITO= fitoplâncton, ZOO= macrozooplâncton). (A) Águas baixas, (B) águas altas.



4.6 RELAÇÕES ENTRE O CARBONO DA BIOTA E O AMBIENTE..

A fim de buscar conhecer a força das interações, foram realizadas regressões lineares simples entre os componentes planctônicos entre si e entre estes e as condições abióticas. A fim de simplificar a vasta quantidade de informações obtidas foram consideradas apenas as regressões significativas ($p < 0,05$) e as relações com explicabilidade superior a 20% ($r^2_{adj} \geq 0,20$).

Considerando as análises de regressão com as variáveis abióticas transparência (zSD) foram positivamente relacionadas com Vírus, PPA e BH ($p<0.0001$), enquanto fósforo total (TP) e nitrogênio total (TN) foram correlacionados negativamente com PPA, BH, NFH, CILI e FITO ($p<0.0001$). As análises de regressão, incluindo apenas os componentes planctônicos , apresentaram correlações positivas entre o protozooplâncton (NFH e CILI, $p<0.0001$); (Vírus, PPA, BH e NFH, $p<0.0001$) (Vírus e CILI, $p<0.0001$), entre (FITO e CILI $p<0.0001$) e também entre (FITO e ZOO $p<0.0001$). (Fig. 15, Tab.5).

Figura 15. Mapa das relações significativas ($p<0,05$ e $r^2_{adj} > 0,20$) entre os membros da rede trófica pelágica entre si e entre variáveis abióticas. As linhas contínuas indicam relações positivas e linhas tracejadas, relações negativas. Os números entre as setas indicam os coeficientes de determinação (r^2_{adj}), o sentido das setas indicam a direção das variáveis independentes para variáveis dependentes. Círculos azuis indicam a rede alimentar microbiana, círculos vermelhos, a cadeia clássica, e círculos verdes, as condições abióticas.

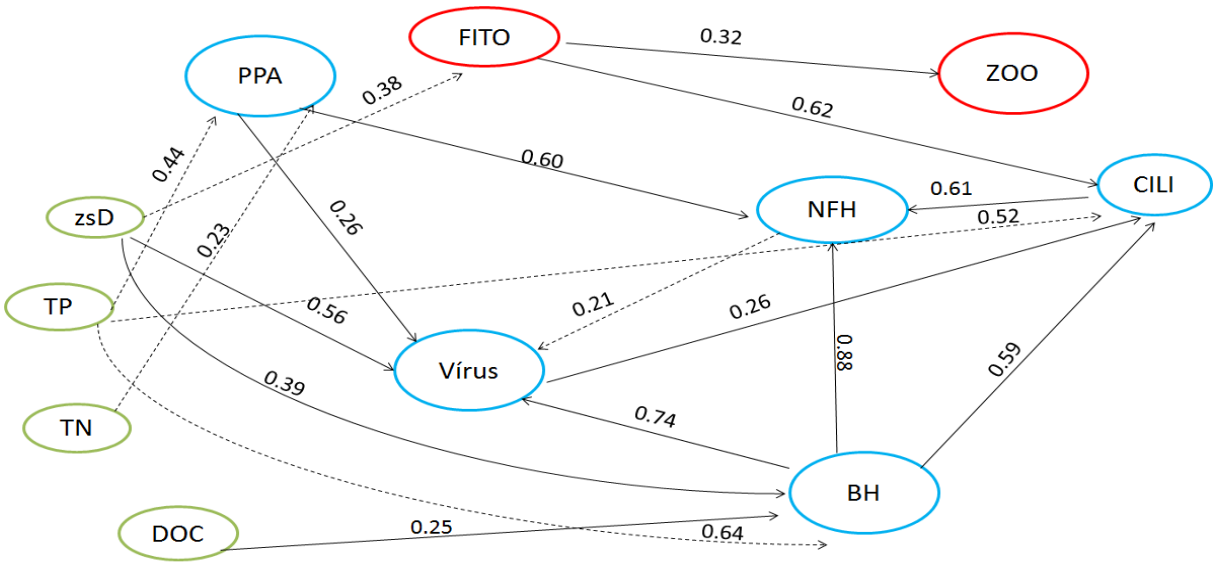


Tabela 4. Regressões entre variáveis abióticas (transparência da água, zSD, fósforo total, TP, nitrogênio total, TN, carbono orgânico dissolvido, DOC) e o conteúdo de carbono nas frações da microbiota planctônica (Vírus; picoplâcton autotrófico, PPA; bactérias heterotróficas, BH; nanoflagelados heterotróficos; NFH, ciliados CILI; fitoplâncton, FITO) e zooplâncton, ZOO) e dessas entre si nos períodos de águas baixas e águas altas no lago Puruzinho e no canal que o conecta ao rio Madeira.

	intercept	r^2_{adj}	F	Valor (p)
Vírus x zSD	0,75	0,56	76,65	p<0,0001
Vírus x PPA	0,52	0,26	22,11	p<0,0001
Vírus x PPA	0,52	0,26	22,1	p<0,0001
Vírus x CILI	0,52	0,26	22,07	p<0,0001
PPA x TP	-0,67	0,44	48,19	p<0,0001
PPA x TN	-0,49	0,23	19,20	p<0,0001
PPA x HNF	0,78	0,60	91,57	p<0,0001
PPAx NFH	0,81	0,60	54,59	p<0,0001
BH x zSD	0,63	0,39	39,35	p<0,0001
BH x TP	-0,80	0,64	106,32	p<0,0001
BH x DOC	0,51	0,25	21,46	p<0,0001
BH x PPA	0,77	0,58	84,83	p<0,0001
BH x VIRUS	0,86	0,74	170,04	p<0,0001
BH x NFH	0,94	0,88	158,69	p<0,0001
BH x CILI	0,77	0,59	88,03	p<0,0001
NFH x TP	-0,67	0,43	47,26	p<0,0001
NFH x TN	-0,50	0,23	19,58	p<0,0001
Vírus x NFH	0,36	0,21	9,16	p<0,001
NFH x CILI	0,78	0,61	94,69	p<0,0001
CILI x TP	-0,72	0,52	63,26	p<0,0001
CILI x TN	-0,55	0,29	25,45	p<0,0001
CILI x FITO	0,79	0,62	49,45	p<0,0001
FITO x zSD	-0,63	0,38	38,23	p<0,0001
FITO x ZOO	0,57	0,32	29,02	p<0,0001

5. DISCUSSÃO

Neste estudo foi testada, para um lago de inundação amazônico, a hipótese de que as biomassas das frações relativas à rede trófica microbiana são mais representativas que áquelas relativas à cadeia trófica clássica, e foi verificado que a primeira teve maior importância nas águas altas, mas nas águas baixas houve um compartilhamento desta com a cadeia trófica clássica.

Em planícies de inundação de grandes rios tropicais, como aquela onde se localiza o lago Puruzinho, objeto deste estudo, podem ter seu ciclo sazonal delimitado por quatro períodos (vazante, águas baixas, enchente e águas altas) em função da sazonalidade do nível hidrométrico dos rios (BITTENCOURT; AMADIO, 2007), ocorrendo dois períodos extremos: o período de águas baixas, quando os lagos apresentam menor volume de água e podem ou não ter comunicação com o rio, e o de águas altas, quando são geralmente observadas características opostas. O lago Puruzinho esteve permanentemente conectado ao rio Madeira, conforme mostrado pela forte correlação entre o nível hidrométrico do rio e a profundidade do lago (r^2_{adj}=0,99), estando submetido assim ao pulso de inundação, previsível e unimodal, com todas as características de adaptações dos organismos e das condições de nicho já amplamente conhecidas para a região amazônica (JUNK et al 1989, JUNK 2011).

No período da coleta de águas baixas observou-se no lago Puruzinho o fenômeno regionalmente conhecido como repiquete, no qual o nível do rio Madeira sobe represando a saída do lago e invadindo quase toda sua extensão, havendo, então, uma mistura variável das duas fontes de água preta do lago e branca do rio, as quais são fisicamente e quimicamente distintas. Esse fenômeno observado é antagônico ao processo de homogeneização referido por Thomaz et al. (2007) que destacaram que em muitos sistemas aquáticos tropicais conectados (planícies de inundação), grande quantidade da água dos rios passa para os ambientes lacustres no período de águas altas e não no de águas baixas. Entre as transformações mais marcantes causadas pelo repiquete no lago Puruzinho, pode-se destacar a redução da transparência da água. De fato, os dados mostraram que a transparência da água no lago e no canal foi de 2,6 a 11 vezes menor, respectivamente, nas águas baixas que em águas altas, associada à influencia da alta carga de material em suspensão do rio Madeira. Este é um rio que, com suas centenas de quilômetros de extensão, cujas águas classificadas como brancas se estruturam ao longo de unidades geológicas distintas, atuam como os principais agentes de transporte dos produtos de erosão continental (GOLDSTEIN & JACOBSEN 1988). A carga

de sedimentos do rio Madeira o classifica como um dos cinco maiores transportadores de sedimentos do mundo, menor somente que os rios Ganges/Brahmaputra, Amarelo, Amazonas e Yangtze (ALMEIDA, 2013).

Grandes quantidades de sedimentos ricos em fósforo são transportadas pelos rios amazônicos de águas brancas originados nos Andes como o rio Madeira (ALMEIDA, 2013). No que diz respeito ao fósforo, a forma dominante é a inorgânica particulada (ALMEIDA 2013). A inclusão das águas brancas em categorizações de estado trófico com base nas concentrações de fósforo total, parâmetro mais frequentemente utilizado nessas classificações, é complexa pelo fato de este ser predominantemente particulado. Apenas como uma aproximação e levando em conta as concentrações de fosforo total, o lago Puruzinho pode ser incluído na categoria eutrófica (média 82 μg L^{-1}) e o canal na categoria hipereutrófica (110 μgL^{-1}) (VOLLENWEIDER & KEREKES, 1980).

Ainda em razão do repiquete, o canal apresentou-se, nas águas baixas, com características de várzea, como evidenciado pela forte influência dos nutrientes transportados pelo rio Madeira e pela coloração branca de suas águas, e nas águas altas com características de igapó, com nutrientes trazidos pela planície de inundação e coloração escura. Além disso, as análises de ordenação e agrupamento revelaram um ambiente de transição entre o lago e canal nas águas baixas, o qual pode estar associado à influência dos pequenos igarapés existentes na microbacia do lago Puruzinho e que poderiam carrear materiais da planície para o lago, mas também à pressão do rio Madeira sobre o lago nesse período de águas baixas.

Embora a carga de sedimentos trazida pelo rio Madeira seja elevada, sobretudo carreando sólidos inorgânicos como fósforo (ALMEIDA et al. 2013), as concentrações de carbono orgânico dissolvido (média=4,0 mg/L), por exemplo, não são marcadamente diferentes de outros rios amazônicos de águas brancas (4,7 mg/L, n=172, Huszar, comunicação pessoal). No presente estudo, as menores concentrações de DOC foram encontradas em águas baixas e as maiores em águas altas, o que pode estar associado à contribuição do carbono alóctone de origem terrestre carreado pelo escoamento superficial ou lixiviação do solo ou proveniente dos tributários do lago Puruzinho nas águas altas. O pulso hidrológico pode ser responsável por aportes importantes de DOC, para os rios e lagos tropicais, conforme observado para sistemas amazônicos, tendo as planícies de inundação uma forte contribuição das fontes de carbono orgânico recente e lábil, o qual pode ser rapidamente degradado e reciclado de volta para a atmosfera. (FARJALLA et al., 2006; MOREIRA-TURCQ et al., 20013), conforme também observado em lagoas costeiras

húmicas, ambientes com características similares ao Puruzinho, do Rio de Janeiro (FARJALLA et al. 2002).

No sistema lago-canal Puruzinho a fração orgânica particulada (média 677 μgC L^{-1}) representou tão somente 15% do carbono orgânico total e é nela que está incluída o conteúdo de carbono da biota planctônica e de vírus (297 μgC L^{-1}), objeto deste estudo. Os dados mostraram que o conteúdo de carbono planctônico total variou de 172 a 546 μgC L^{-1}, sendo as maiores concentrações encontradas no período de águas baixas, com dominância da fração fitoplanctônica, seguida de bactérias heterotróficas e ciliados. Um cenário diferente foi observado em águas altas, quando foi predominante a fração de bactérias heterotróficas, seguida de fitoplâncton e ciliados. Em ambos os períodos, vírus, picoplâncton autotrófico, nanoflagelados heterotróficos e macrozooplâncton apresentaram os menores estoques de carbono, se comparados aos demais componentes do plâncton.

Como já destacado, em águas baixas os maiores estoques de carbono foram do fitoplâncton. Sabe-se que a sazonalidade hidrológica influência fortemente os organismos aquáticos em lagos de inundação e é no período de águas baixas que ocorre a fase mais produtiva dos organismos aquáticos nos sistemas lacustres naturais amazônicos (RAI & HILL, 1984), refletindo diretamente sobre o conteúdo de carbono do fitoplâncton (HUSZAR & REYNOLDS 1997; MELLO & HUSZAR, 2000; MELLO & SOUZA, 2009), mas também do macrozooplâncton (BRANDORF & HARDY, 2009, NOVA et al., 2009), bactérias heterotróficas (WAICHMAN, 1996; AMARAL et al., 2013) e vírus (BARROS et al. 2010). Em águas baixas, a redução drástica do escoamento hidráulico permite que a biomassa fitoplanctônica se acumule nos lagos de inundação. A transparência da água foi menor no período de águas baixas e pode ter sido limitante ao crescimento do fitoplâncton.

Além da influência da hidrologia e luz, fósforo (P) e nitrogênio (N) são importantes por serem os principais nutrientes limitantes ao crescimento do fitoplâncton, uma das principais frações do ambiente pelágico que se situa na base da rede trófica de sistemas aquáticos. As algas utilizam principalmente as formas nitrogenadas inorgânicas dissolvidas (nitrato e amônio) como fonte de nitrogênio e o fósforo solúvel reativo como fonte de fósforo para a realização de suas atividades metabólicas (REYNOLDS, 2006). O amônio é, geralmente, a forma nitrogenada preferencial das algas, mas o nitrato é a forma mais abundante na coluna de água iluminada e oxigenada (REYNOLDS, 2006). As concentrações de N inorgânico dissolvido no sistema estudado foram, em média, cinco vezes maiores que as consideradas limitantes ao crescimento do fitoplâncton (ver métodos). Já as concentrações de

fósforo solúvel reativo foram limitantes no lago Puruzinho apenas nas águas baixas, mas não nas águas altas nem no canal em ambos os períodos. Maiores concentrações de fósforo ocorreram no canal, especialmente em águas baixas, possivelmente associadas à maior conectividade com o rio Madeira, resultante do fenômeno já mencionado conhecido como repiquete. Limitação por fósforo ao crescimento do fitoplâncton foi também observada em um lago de águas claras da bacia do rio Trombetas (HUSZAR & REYNOLDS 1997), no reservatório da U.H.E (NASCIMENTO, 2012) e, na maioria dos períodos sazonais amostrados em dois reservatórios mesotróficos da Amazônia (Balbina e Tucuruí), nos quais foram avaliadas, simultaneamente, a rede trófica microbiana e a cadeia trófica clássica (DOMINGUES, 2014).

Outro componente de relevância nos sistema Puruzinho foi o das bactérias heterotróficas que apresentou o segundo maior estoque de carbono planctônico em águas baixas e os maiores estoques em águas altas. Bactérias heterotróficas podem também terem sido favorecidas pela redução da competitividade com os produtores primários, que têm suas biomassas reduzidas decorrentes dos processos de diluição no período de águas altas (HUSZAR & REYNOLDS 1997, MELO & HUSZAR 2000; LOVERDE-OLIVEIRA et al. 2009). As bactérias heterotróficas exercem um importante papel na degradação de matéria orgânica que origina os nutrientes inorgânicos dissolvidos que são utilizados pelos produtores primários (SOMMER, 1989). Hock & Kirchman (1995), por exemplo, demonstraram que a degradação de aminoácidos pela comunidade bacteriana na coluna d'água é uma importante fonte de amônio e que a absorção e regeneração de nutrientes inorgânicos podem controlar parcialmente o suprimento de nutrientes para os produtores primários. Além disso, as bactérias utilizam preferencialmente, por ser mais lábil, a matéria orgânica proveniente do fitoplâncton (KRITZBERG et al., 2005), resultando em relações positivas entre essas duas comunidades. No entanto, em regiões tropicais essas relações são mais fracas que em regiões temperadas (ROLAND et al. 2010). De fato, no presente estudo não foi encontrada relação significativa entre essas duas comunidades. Em alguns sistemas, bactérias heterotróficas e fitoplâncton podem competir pelos mesmos nutrientes, sobretudo fósforo, uma vez que utilizam recursos em comum (BRETT et al., 1999).

É importante ainda ressaltar a característica do lago Puruzinho quanto à cor de suas águas. É um ambiente aquático de águas pretas, rico em carbono orgânico dissolvido que representou, em média, 85% do carbono orgânico total, valor similar aos 90% registrados em alguns sistemas de águas escuras (SUHETT et al., 2004). Assim, é possível supor que as maiores concentrações de bactérias heterotróficas em águas altas, podem ser explicadas pelas

maiores concentrações de DOC, um dos principais produtos de consumo pelas bactérias. Cabe salientar que nesse período lago e canal encontravam-se integralmente com águas pretas. Além disso, é considerado que nos ecossistemas tropicais de águas pretas há uma baixa produção primária, o que pode liberar a competição entre bactérias e fitoplâncton por fósforo (CASTILLO et al, 2004; JUNK et al. 2011), tal comportamento pode ter ocorrido no lago no período de águas baixas.

O terceiro componente planctônico mais importante em conteúdo de carbono no sistema estudado foi o grupo dos ciliados. Uma forte relação de controle no lago parece estar associada aos ciliados utilizando nanoflagelados heterotróficos como recurso (r^2_{adj}=0,61), uma vez também que o estoque de carbono foi mais representativo em ciliados, sendo contrários aos estudos de Domingues (2014) nos reservatórios da Amazônia (tabela 6). Dessa forma, possivelmente os ciliados tenham exercido controle dos nanoflagelados heterotróficos o que poderia ter provocado liberação das bactérias heterotróficas no período de águas altas. Estudos mostraram que ciliados podem controlar eficientemente os nanoflagelados heterotróficos (WEISSE 1991; CLEVEN 1996; JÜRGENS et al. 1996).

Os resultados indicaram também que nas águas baixas a rede trófica microbiana e a cadeia trófica clássica ocorreram em biomassas similares, mas em águas altas houve o predomínio da primeira. A rede trófica microbiana é integrada por bactérias heterotróficas, picoplâncton autotrófico, nanoflagelados heterotróficos e ciliados. Neste estudo, nanoflagelados heterotróficos foram positivamente relacionados com vírus, picoplâncton autotrófico e bactérias heterotróficas (r^2_{adj}= 0,21, 0,60, 0,88, respectivamente), o que pode indicar uma relação de controle dos nanoflagelados sobre aquelas frações. Resultados similares, no que se refere à predação de NFH sobre PPA, foram encontrados por Tarbe et al (2011), que relataram taxas elevadas de predação de nanoflagelados heterotróficos sobre picoplâncton autotrófico no lago tropical africano Tanganiyka. Também Weisse & Macisaac (2000) destacaram que a abundância de nanoflagelados heterotróficos pode estar positivamente relacionada às concentrações de bactérias.

Embora ainda com muitas incertezas, em sistemas marinhos tropicais a predação de protozooplâncton sobre bactérias heterotróficas parece aumentar com a temperatura, dada a maior necessidade de energia dos protistas heterotróficos para preencher seus requerimentos (SARMENTO et al. 2010). No sistema Puruzinho é clara a importância em conteúdo de carbono da rede trófica, particularmente nas águas altas. O conteúdo de carbono das frações da rede trófica microbiana foram comparáveis a alguns lagos eutróficos da Alemanha (AUER et al., 2004, Tab 6), mas não com as concentrações de nanoflagelados heterotróficos e ciliados

de reservatórios da Amazônia, como Tucuruí e Balbina, (DOMINGUES, 2014). Neste último estudo, nanoflagelados heterotróficos apresentaram forte contribuição para o carbono total da biota pelágica, superando o estoque de ciliados. Outrora, concentrações superiores aos estudos desenvolvidos em ambientes com diferentes estados tróficos (oligo a hipereutrófico) das regiões tropicais e temperadas foram constatadas para picoplânton autotrófico e bactérias heterotróficas (Tab. 6).

O conteúdo de carbono em vírus não pôde ser comparado a outros estudos em água doce, dada a escassez de informações sobre o tema. Como esperado devido a seu tamanho, eles apresentaram baixo estoque de carbono. No entanto, as análises de regressão mostraram que estiveram correlacionados com a maioria dos grupos planctônicos, exceto fitoplâncton e macrozooplâncton. Sabe-se que os vírus são considerados os principais controladores populacionais das comunidades planctônicas e suas infecções podem enriquecer ou reduzir as quantidades relativas de carbono (SUTTLE, 2007). Os vírus foram correlacionados positivamente com bactérias heterotróficas. Essas relações são similares às encontradas em dois trabalhos sobre vírus desenvolvidos na Amazônia. O primeiro destacou que as maiores concentrações de vírus no lago Batata, Pará, principalmente vírus bacteriófagos foram encontradas em águas baixas e as menores em águas altas (BARROS et al 2010). Já Gimenes et al. (2011) realizaram um estudo sobre as famílias ficodnaviridae (infectam fitoplâncton) e miófagos (infectam bactérias) nos rios Solimões, Cuieiras e Negro. A presença de ficodnavírus foi encontrada nos rios Solimões e Cuieiras (águas brancas e claras, respectivamente), mas não no rio Negro (também de águas negras como o lago Puruzinho), onde a presença de miófagos foi maior. Furman & Noble (1995) destacaram que a lise viral causa danos à comunidade bacteriana, semelhantes aos causados pela predação do zooplâncton.

Com relação aos componentes da cadeia trófica clássica, analisados neste estudo, o fitoplâncton e macrozooplâncton correlacionaram-se positivamente entre si (r^2_{adj}=0,32). Os valores encontrados para zooplâncton foram marcadamente baixos, se comparados as outros estudos em regiões tropicais e temperadas (Tab.6), o que permite supor que essa baixa biomassa zooplanctônica não exerceria controle sobre o fitoplâncton e sim que este funcionaria como recurso para o zooplâncton. Em outras palavras o fitoplâncton controla a biomassa do zooplâncton, mas o contrário não ocorre.

Embora os peixes integrem a cadeia trófica clássica, essa comunidade não foi objeto do presente trabalho. No entanto, dados obtidos para o lago Puruzinho mostraram que espécies omnívoras e planctívoras foram constatadas como muito frequentes durante os anos

de 2009 a 2011 (Banco de dados do Laboratório de Ictiologia UNIR, novembro de 2014). Em regiões tropicais, peixes onívoros têm tamanho pequeno, mas ocorrem em expressivas biomassas, prevalecendo durante todo o ano, podendo exercer assim maior predação sobre o zooplâncton de grande porte, especialmente os grandes cladóceros (FERNANDO, 1994;. JEPPESEN ET AL, 2010).

Em síntese, os dados deste estudo mostraram que as maiores concentrações de carbono planctônico foram encontradas no período de águas baixas, com dominância da fração fitoplanctônica, que foi seguida pelas bactérias heterotróficas e ciliados. No período de águas altas, no entanto, a fração dominante foi a de bactérias heterotróficas, seguida de fitoplâncton e ciliados. Em ambos os períodos, vírus, picoplâncton autotrófico, nanoflagelados heterotróficos e macrozooplâncton apresentaram os menores estoques de carbono, se comparados aos demais componentes do plâncton. Os resultados indicaram também que, nas águas baixas, a rede trófica microbiana e a cadeia clássica ocorreram em biomassas similares, mas em águas altas houve o predomínio da primeira. As interações tróficas reveladas pelas regressões lineares mostraram que o macrozooplâncton foi potencialmente controlado pelo fitoplâncton e este, por sua vez, pelo fósforo, principalmente nas águas baixas. Já na rede trófica microbiana, foi encontrado um maior número de interações dos componentes planctônicos entre si e desses com o meio abiótico. Por exemplo, nanoflagelados heterotróficos foram controlados pos ciliados e aquela fração controlou as bactérias heterotróficas, picoplâncton autotrófico e vírus. Bactérias heterotróficas aumentaram com as concentrações de carbono orgânico dissolvido e ocorreram em águas mais transparentes e menos enriquecidas. Ciliados também foram dependentes das biomassas de fitoplâncton, provavelmente de organismos de menor tamanho, e ocorreram em águas menos enriquecidas em fósforo. Por fim, o picoplâncton autotrófico que, conforme esperado, foi mais abundante em águas com menores teores de nitrogênio e fósforo totais, parece ter sido, também, controlados por vírus.

Assim, pela primeira vez para um ambiente Amazônico, foi demonstrado que fitoplâncton, ciliados e bactérias heterotróficas foram as frações mais importantes em biomassa no plâncton do lago Puruzinho e que nossa hipótese foi verificada com maior relevância da rede trófica microbiana nas águas altas, mas com um compartilhamento desta com a cadeia trófica clássica nas águas baixas.

Tabela 5. Componentes da rede trófica pelágica (Vírus = vírus; PPA= picoplâncton autotrófico; BH= bactérias heterotróficas; NFH= nanoflagelados heterotróficos; CILI =ciliados; FITO= fitoplâncton; ZOO = macrozooplâncton) carbono (μgCL^{-1}) obtidos neste estudo e de outros ambientes disponíveis na literatura (valores médios ± desvio padrão, ou mediana, mínimo e máximo).

REFERÊNCIAS	**Tipo de ambiente**	**Estado trófico**	**ESTOQUE DE CARBONO (μgCL^{-1}) NOS MEMBROS PLANCTÔNICOS**						
			VÍRUS	**PPA**	**BH**	**NFH**	**CILI**	**FITO**	**ZOO**
Presente trabalho	Lago tropical (Puruzinho)	eutrófico	2,19 (±0,80)	26,66 (±18,43)	80,3 (21,81)	5,1 (±4,03)	63,2 (±52,41)	113,47 (±101,91)	6,7 (±6,08)
Domingues (2014)	Reservatório tropical (Balbina)	Oligo-mesotrófico		9,3 (±11,4)	28,7 (±17,1)	9,5 (±6,2)	4,8 (±5,9)	89,7 (±45,7)	12,6 (±9,8)
Domingues (2014)	Reservatório tropical (Tucuruí)	Mesotrófico		11,9 (±13,7)	51,1 (±25,8)	35,5 (±19,8)	9,0 (±7,8)	141,2 (±89,8)	93,2 (±50,1)
Domingues (2014)	Reservatório tropical (Três Maria)	Mesotrófico		6,3 (±7,3)	42,1 (±25,0)	56,1 (±56,4)	15,2 (±14,5)	194,1 (±105,4)	595,2 (±565,5)
Domingues (2014)	Reservatório tropical (Funil)	Eutrófico		5,7 (±5,81)	59,7 (±36,8)	31,6 (±17,1)	11,2 (±10,8)	746,8 (±753,3)	94,5 (±77,4)
Havens et al, (2007)	Lago raso subtropical (Okeechobee)	Eutrófico			50,0 (42-58,)	12,0 (10,0-14,0)	162,0 (129,0-195)	378,0 (289-467)	59,0 (50-68)
Auer et al, (2004)	Lago Temperado	Mesotrófico			27,0 (17-43)	3,0 (1,0-5)	19,0 (13-28)	92,0 (57-150)	66 (37-115)
Auer et al, (2004)	Lago Temperado	Eutrófico			47,0 (39-57)	8 (5-12)	30 (22-40)	298,0 (211-419)	151 (114-200)
Auer et al, (2004)	Lago Temperado	Eutrófico			58 (51-67)	19 (13-28)	99 (70 – 140)	734 (553-976)	221 (169-289)
Auer et al, (2004)	Lago Temperado	Hiper-eutrófico			74 (63 – 88)	57 (35-92)	132 (88 – 198)	1826 (1316-2533)	301 (218-415)
Burns & Galbraith (2007);	Reservatório subtropical	-		13,4(±7,7)	76,9 (±12,4)	69,6 (±18,1)	6,3 (±3,0)	237,6 (±79,8)	
Burns & Galbraith (2007);	Reservatório subtropical profundo	-		9,5(±2,6)	59,3 (± 9,1)	21,9 (±7,0)	3,7 (±2,6)	84,7 (±31,5)	

6, CONCLUSÃO

1. Este estudo revelou importantes características do lago e canal Puruzinho, destacando que o pulso de inundação influenciou significativamente as concentrações absolutas e relativas de carbono nos componentes planctônicos, tendo o FITO os maiores estoques em águas baixas e BH, em águas altas,
2. Baseado nas concentrações de fósforo total, o estado trófico do lago Puruzinho durante o estudo pode ser considerado como eutrófico e o canal como hipereutrófico, apresentando este compartimento características de várzea em águas baixas e de igapó em águas altas,
3. Em águas baixas, devido ao repiquete, foi evidenciado um gradiente na transparência da água e na biomassa planctônica, sendo também registrado um possível ambiente de transição entre o LG e CN, em razão da possível influência dos igarapés ocorrentes na microbacia do Puruzinho em conjunto a ação de entrada exercida pelo rio Madeira,
4. No período de águas baixas a fração dominante do carbono planctônico foi a do fitoplâncton, seguida de bactérias heterotróficas e ciliados, Nas águas altas, no entanto a fração dominante foi a de bactérias heterotróficas, seguida de fitoplâncton e ciliados,
5. Em ambos os períodos, vírus, picoplâncton autotrófico, nanoflagelados heterotróficos e macrozooplâncton apresentaram os menores estoques de carbono, se comparados aos demais componentes do plâncton,
6. As interações tróficas reveladas pelas regressões lineares mostraram que o macrozooplâncton foi potencialmente controlado pelo fitoplâncton e este, por sua vez, regulado pela luz, embora não tenha havido relações significativas com o fósforo solúvel reativo (P) no conjunto de dados, suas concentrações reduzidas nas águas baixas no lago Puruzinho apontam para um controle por P nesse período,
7. Na rede trófica microbiana, foi encontrado um maior número de interações dos componentes planctônicos entre si e desses com o meio abiótico,
8. Nanoflagelados heterotróficos foram controlados por ciliados e que aquela fração controlou bactérias heterotróficas, picoplâncton autotrófico e vírus,
9. Bactérias heterotróficas aumentaram com as concentrações de carbono orgânico dissolvido e ocorreram em águas mais transparentes e menos enriquecidas,
10. Ciliados também foram dependentes das biomassas de fitoplâncton, provavelmente de organismos de menor tamanho, e ocorreram em menores teores de fósforo total na água,

11. O picoplâncton autotrófico, conforme esperado, foi mais abundante em águas com menores teores de nitrogênio e fósforo totais, e parece ter sido, também, controlado por vírus,
12. Nas águas baixas, a rede trófica microbiana e a cadeia trófica clássica ocorreram em biomassas similares, mas em águas altas houve o predomínio da primeira,
13. Por fim, foi verificado que fitoplâncton, bactérias heterotróficas e ciliados foram as frações mais importantes em biomassa no plâncton do lago Puruzinho, sendo nossa hipótese verificada com maior relevância da rede trófica microbiana nas águas altas, mas com um compartilhamento desta com a cadeia trófica clássica nas águas baixas,

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADOUTTE, A. 1994. Molecular perspectives on evolution. In: Hausmann, K. & Hulsmann, N. (eds), *Progress in Protozoology*. Proceedings of the IX International Congress of Protozoology, Berlin 1993. Gustav Fischer, Stuttgart, 91–6.

ALMEIDA, R., BERNARDI, J.V.E., OLIVEIRA, R.C., CARVALHO, D.P., MANZATTO, A.G., LACERDA, L.D., BASTOS, W.R. 2014. Acta Amazonica. V. 44(1). 99 – 106.

AMADO A. M., PEREIRA, F. M., VIDAL, L. O., SARMENTO, H., SUHERT, A. L., FARJALLA, V. F., COTNER, J. B., ROLAND, F. 2013. Tropical freswater ecosystems have lower bacterial growth efficiency than temperate ones. Frontiers in Microbiology/ Aquatic Microbiology. V. 4, 167.

AMARAL, J. H. F., SUHETT, A., MELO, S., FARJALLA, V. F. 2013. Seasonal variation and interaction of photodegradation and microbial metabolismo of DOC in Black water Amazonian ecosystems. Aquatic Microbial Ecology. V. 70: 157 – 168.

AUER, B., ELZER, U., ARNDT, H. 2004. Comparision of pelagic food webs in lakes along a trophic gradient and with seasonal aspects: influence of resource and predation. J. Plank. Res., 26:697-709.

AZAM, F. (1998) Microbial Control of Oceanic Carbon Flux. Science Magazine. Vol. 280. no. 5364, pp. 694 - 696pp.

ATWOOD T.B., HAMMILL E., GREIG H.S., KRATINA P., SHURIN J.B., SRIVASTAVA D.S.2013. Predator-induced reduction of freshwater carbon dioxide emissions. *Nature Geoscience*, **6**, 191–194.

AZAM, F.; FENCHEL, T.; FIELD, J. G.; Gray, J. S.; MEYER-REIL, L.-A.; THINGSTAD, BENNDORF, J., BÖING, W., KOOP, J. and NEUBAUER, I. 2002. Top-down control of phytoplankton: the role of time scale, lake depth and trophic state. *Freshwater Biology*, vol. 47, p. 2282-2295.

BARKAY, T., GILLMAN, M., TURNER, R.R., 1997. Effects of dissolved organic carbon and salinity on bioavailability of mercury. Appl. Environ. Microbiol. 63, 4267–4271.

BITTENCOURT, M. M.; AMADIO, S. A. Proposta para a identificação rápida dos períodos hidrológicos em áreas de várzea do rio Solimões – Amazonas nas proximidades de Manaus. Acta Amazonica, v. 37, n. 2, p. 303-308, 2007.

BOZELLI, R. L. 1992. Composition of the zooplankton community of Batata and Mussará lakes ando f the Trombetas River, state of Pará, Brazil. Amazoniana, Kiel, v.12,n.2,p.239-261.

BOZELLI, R. L. 1994. Zooplankton community density in relation to water level fluctuation and inorganic turbity in na Amazonian lake, Lago Batata state of Pará Brazil. Amazoniana, Kiel, v.13, n. 1-2, p. 17-32.

BRETT, M. T., LUBNOW, F. S., VILLAR-ARGAIZ, M., MÜLLER-SOLGER, A., GOLDMAN, C. R. 1999. Nutrient control of bacterioplankton and phytoplankton dynamics. Aquatic Ecology**,** v. 33, p. 135-145.

BROWN, J. H., GILLOOLY, J. F., ALLEN, A. P., SAVAGE, V. M., WEST, G. B. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. Ecological Society of America. V. 85, no. 7, 1771 – 1789.

BURIAN, A., SCHAGERL, M., YASINDI, A. 2013. Microzooplankton feeding behaviour: grazing on the microbial and the classical food web of African soda lakes. Hydrobiologia. 710: 61 – 72.

BURNS, C., GALBRAITH, L, M, 2006, Relating planktonic microbial food web structure in lentic freshwater ecosystems to water quality na land use, Jornal of Plankton Research, v, 29, n,2, pages 127-139.

BURNS, C,W,; SCHALLENBERG, M, 2001, Calanoid copepods versus cladocerans: Consumer effects on protozoa in lakes of different trophic status, Limnol, Oceanogr,, Waco, v, 46, p, 1558-1565.

CALLIERI, C,, PUGNETTI, A,, MANCA, M, 1999, Carbon partitioning in the food web of a high moutain lake: from bacteria to zooplankton, J, Limnol,, 58(2): 144-151.

CANOSA, A,, PINILLA, G, 2007, Relations between bacterioplankton and phytoplankton abundance in three lentic ecosystems in the Colombian Andes, Rev Biol Trop 55:135–146.

CAVALCANTE, R, O, 2006, Caracterização do consumo de peixe como via de exposição ao mercúrio na população do lago Puruzinho – Amazônia, Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Rondônia – UNIR, Núcleo de Ciência e tecnologia, 90pg.

CAVALIER-SMITH, T, 1995, Evolutionary protistology comes to age: biodiversity and molecular cell biology, Archiv fur Protistenkunde, 145, 145–54.

COLE, G,A, 1994, Textbook of Limnology, Waveland Press Inc,, Prospect Heights, Illinois.

CROSBIE N,D, TEUBNER K, & WEISS T, 2003, Flowcytometry mapping provides novel insights into the seasonal and vertical distributions of freshwater autotrophic picoplankton, Aquatic Microbial Ecology, 33, 53–66.

DE SENERPONT-DOMIS LN, ELSER JJ, GISELL AS, HUSZAR VLM, IBELINGS BW, JEPPESEN E, KOSTEN S, MOOIJ WM, ROLAND F, SOMMER U, VAN DONK E, WINDER M, LÜRLING M, 2013, Plankton dynamics under different climatic conditions in tropical freshwater Freshwater Biology 58: 463-482.

DOMINGUES, C, V. 2014. Mecanismos reguladores da estrutura fitoplanctônica e inter-relações com as cadeias tróficas clássica e microbiana em reservatórios de geração de energia elétrica. Tese de Doutorado, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro. pag. 159.

EYTO, E,, IRVINE, K. 2005. Variation in the Biomass of functional groups comprising the open-water plankton of shallow lakes in Ireland, Biology and environment: Proceedings of the Royal irish academy, v, 105B, No,1, 53 – 58, F, 1983, The ecological role of water-column microbes in the sea, Mar, Ecol, Prog, Ser, 10: 257-263.

FALKOWSKI, P. 2012. The Power of plankton: Do tiny floating microorganisms in the ocean's surface Waters play a massive role in controlling the global climate?, Nature, Vol 483.

FERMANI, P, DIOVISALVI, N,, TORREMORELL, A,, LOGOMARSINO, L,, ZAGARESE, H,, E,, UNREIN, F,; 2013, The microbial food web structure of a hypertrophic warmtemperate shallow lake, as affected by contrasting zooplankton assemblages, Hydrobiologia 714: 115 – 130.

FERNÁNDEZ-ALÁEZ, M,, FERNÁNDEZ-ALÁEZ, C,, BÉCARE, E,, VALENTIN, M,, GOMA, J, and CASTRILLO, P, 2004, A 2-year experimental study on nutrient and predator influences on food web constituents in a shallow lake of north-west Spain, *Freshwater Biology*, vol, 49, p, 1574-1592.

FUHRMAN, J, A, 1999, Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects, Reviews, Nature, V, 399, 541 – 548.

FURCH, K, JUNK, W, 1997, The chemical composition, food value and decomposition of berbacuos plants and leaf-litter of the floodplain Forest,-, in: W, J, Junk, (org), The Central Amazon floodplain: ecology of a pulsing System, 1 ed, Berlin: Springer Verlag, V, 126, 528 pp.

FURTADO, A, L, S, CASPER, P, ESTEVES, F, A, 2001, Bacterioplankton abundance, biomass and production in a Brazilian coastal lagoon and in two German Lakes, An, Aca, Bras, Ci, 73 (1), 39 – 49.

GASOL, J, M,, P, A, DEL GIORGIO, & C, M, DUARTE, 1997, Biomass distribution in marine planktonic communities, *Limnol, Oceanogr*,, 42: 1353-1363.

GIMENES, M,V,, ZANOTTO, P,M,, SUTTLE, C,, CUNHA, H,B,, MEHNERT, D,U, 2011, Phylodynamics and movement of Phycodnaviruses among aquatic environments, The ISM Jornal, 1751-7362/11.

GOLDSTEIN, S,J,; JACOBSEN, S,B, 1988, Nd and Sr isotopic systematics of river water suspended material: Implications for crustal evolution, Earth and Planetary Sciences Letters, 87, 249-265.

GOSSELAIN, V,, HAMILTON, P,B,, DESCY, J-P, 2000, Estimating phytoplankton carbon from microscopic counts: an application for riverine systems, Hydrobiologia 438, 75–90.

HAUSMANN, K, & HULSMANN, N, 1996, Protozoology, Georg Thieme, Stuttgart, 338 pp.

HAVENS, K, E,, BREVER, J, R,, EAST, T, 2007, Plankton biomass partitioning in a eutrophic subtropical lake: comparison with results from temperate lake ecosystems, Journal of Plankton Research, v, 29, n, 29, pages 1087 – 1097.

HILLEBRAND, H,, DÜRSELEN, C,, KIRSCHTEL, D,, POLLINGHER, U,, ZOHARY, T,, 1999, Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae, J, Phycol, 35, 403- 424.

HOCH, M, P,, KIRCHMAN D, L, 1995, Ammonium uptake by heterotrophyc bactéria in the Delaware estuary and adjacent coastal Waters, *Limnol, Oceanograhy, by the American Society of Limnology and Oceanography*, 40(5), 886 – 897.

HUBBLE, DS, and HARPER, DM, 2000, Top-down biological controls on tropical lakes productivity, *Lakes & Reservoirs*: Research and Management, vol, 5, p, 187-194.

HUSZAR, V,L,M, Fitoplâncton, In: BOZELLI, R,L,, ESTEVES, F,A,; & ROLAND, F, (Ed,), 2000, In: Lago Batata: impacto e recuperação de um ecossistema amazônico, Rio de Janeiro, IB-UFRJ/SBL, p, 91-104.

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

KRITZBERG, E, S, COLE, J, J,, PACE, M, M,, GRANÉLI, W, 2005, 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.

KOSTEN, S, V, L, M, HUSZAR, N, MAZZEO, M, SCHEFFER, L, DA S, STERNBERG & E, JEPPESEN, 2009, Lake and watershed characteristics rather than climate influence nutrient limitation in shallow lakes, Ecological Applications 19: 1791–1804.

IZAGUIRRE I,, ALLENDE L, & MARINOTE M, C, 2003, Comparative study of the planktonic communities of three lakes of contrasting trophic status at Hope Bay (Antarctic Peninsula), Journal of Plankton Research 25, 1079–1097.

IZIDORO, A,, SOUZA TORRES, K,, WINTER, O, C,, HAGHIGHIPOUR, N, 2013, A compound model for the Origino f Earth's Water, The Astrophysical, Jornal, v, 767, n,1.

JUNK W,J,, BAYLEY P,B, SPARKS R,E, 1989, The flood pulse concept in river flood-plain systems, p, 110-127, In D,P Dodge [ed,] Proceedings of the International Large Rivers Symposium, Canadian Special Publications fisheries and Aquatic Science, NSC Research Press, Ottawa, Canada. p. 110 – 127.

JUNK, W, J. PIEDADE, M, T, SCHÖNGART, J, HAFT, M, C, A classification of major naturally-occurring Amazonian Lowland Wetlands. 2011. Wetlands, 31: 623 – 640.

JÜRGENS, K, 1994 Impact of Daphnia on planktonic microbial food webs – a review, Marine Microbial Food Webs, 8, 295–324.

KRITZBERG, E, M,, COLE, J,J,, PACE, M, M,, GRANÉLI, WILHELM, 2005, 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.

LAZZARO, X, 1997, Do the trophic cascade hypothesis and classical biomanipulation approaches apply to tropical lakes and reservoirs? Verhandlungen der Internationalen - Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie, vol, 26, p, 719-730.

LENZ, J, 1992, Microbial loop, microbial food web and classical food chain: their significance in pelagic marine ecosystems, Archiv fur Hydrobiologie Beihefte Ergebnisse der Limnologi*e*, 37, 265–78.

LEWIS, W, M, J,, 1990, Comparisons of phytoplankton biomass in temperate and tropical lakes, Limnology and Oceanography 35: 1838–1845.

LEWIS, W,M,J, 1996, Tropical lakes: how latitude makes a difference, In Perspectives in Tropical Limnology, SPB, Amsterdam: 43–64.

LITCHMAN E, & KLAUSMEIER C,A, (2008), Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **39**, 615–639.

LOHMANN, H, 1908, Untersuchungen zur Feststellung des vollstandigen Gehaltes des Meeres and Plankton, Wissenschaftliche, Meeresuntersuchungen, Abteilung Kiel, Neue Folge, 10, 131–370.

LOHMANN, H, 1911, Uber das Nannoplankton und die Zentrifugierung kleinster Wasserproben zur Gewinnung desselben im lebenden Zustande, Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie, 4, 1–38.

LUND, J,, KIPLING, C,, LECREN, E,, 1958, The inverted microscope method of estimating algal number and the statistical basis of estimation by count, Hydrobiologia 11, 143-170.

MADIGAN, M, T,; MATINKO, J, M,; DUNLAP, P, V,; CLARK, D, P, 2010, Microbiologia de Brock, 12º Ed, Porto Alegre: Artmed, 1128 pp.

MCQUEEN, D,L,, JOHANNES, M,R,S,, POST, J,R,, STEWART, T,J, & LEAN, D,R,S, 1989, Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic community structure, Ecological Monographs, 59, 289–309.

MELACK, J,M,,FORSBERG B, R, 2001, Biogeochenistry of Amazon Floodplain Lakes and Associated Wetlands, p, 235–274 *In* M,E, McClain, R,L, Victoria, & J,E, Richey [eds,], *The* Biogeochemistry of the Amazon Basin, Oxford Univ, Press, New York.

MELLO, S,, SOUZA, K,F, 2009, Flutuação anual e interanual da riqueza de espécies de desmídias (Chlorophyta – Conjugatophyceae) em lago de inundação amazônico de águas pretas (Lago Cutiuaú, Estado do Amazonas, Brasil), Acta Scientiarum, Biological Sciences, Maringá, v,31, n,3, p, 235 – 243.

MELLO, S,; HUSZAR, V,L,M, 2000, Phytoplankton in na Amazonian flood-plain lake (lago Batata, Brasil): diel variantion and species strategies, *Jornal of Plankton Research*, 22 (1): 63-76.

MENEZES, J, M, 2010, Carbono em lagos amazônicos: conceitos gerais de caso (pCO_2 e metabolismo aquático em um lago de águas brancas e um lago de águas pretas), Dissertação de Mestrado – Departamento de Ecologia, UFRJ, 66pag.

MENEZES, J,M, Carbono em lagos amazônicos: conceitos gerais e estudo de caso (*PCO*2 e metabolismo aquático em um lago de água brancas e um lago de águas pretas), 2010, Dissertação de mestrado – Departamento de Ecologia, UFRJ, 66p.

NASCIMENTO, E, L,, GOMES, J, P, O,, ALMEIDA, R,, BASTOS, W,R,, BERNARDI, J,V,E,, MYAI, R, K, 2007. Mercúrio no Plâncton de um Lago Natural Amazônico, Lago Puruzinho, Jornal Braz, Soc, Ecotoxicol, V,2, n, 1, 67 – 72.

NASCIMENTO, E, L. Fatores ambientais reguladores da dinâmica de cianobactérias no reservatório da usina hidrelétrica de Samuel – Rondônia (Amazônia Ocidental, Brasil). 2012. Tese de Doutorado, UFRJ, instituto de Biofísica Carlos Chagas Filho/ Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Biofísica). 190 pag.

PACHECO-PELEJA, J, R,, 2002, Os fatores que influem no nível de mercúrio (Hg) na água e no plâncton de lagos associados aos rios Tapajós e Negro, Dissertação de Mestrado, INPA/FUA, Manaus-AM, Brasil, 75p.

PEEL, M, C,, FINLAYSON, B, L,, MCMAHON, T, A, 2007, Updated world map of the Ko¨ppen-Geiger climate classification, Hydrology and Earth System Sciences 11: 1633–1644.

PINEL-ALLOUL, B,, MAZUMDER, A,, LAROIX, G,, LAZZARO, X, 1998, Les réseaux trophiques lacustres: structure, fonctionnement, interactions et variations spatio-temporelles, Revue des Sciences de l'Eau, no, spécial 10 ème anniversaire, 163-197.

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

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

POMEROY, L,R, & Wiebe, W,J, 1988, Energetics of microbial food webs, Hydrobiologia, 159, 7–18.

PORTER K,G,, PAERL, H,, HODSON R,, PACE M,, PRISCU J,, RIEMANN B,, SCAVIA D,, STOCKNER J,1988, Microbial interactions in lake food webs, In: Complex Interactions in Lake Communities (ed, Carpenter SR), pp, 209–227, Springer-Verlag, New York.

RAVICHANDRAN, M, 2004, Interactions between Mercury and dissolved organic matter – review, Chemosphere 55, 319 – 331.

REJAS, D,, MUYLAERT, K, 2010, Bottom-up and top-down control of phytoplankton growth in an Amazonian várzea lake, Fundam, Appl, Limnol,, Arch, Hydrobiol, Vol, 176/3, 225-234.

REJAS, D,, MUYLAERT, K,, MEESTER L, 2005, Trophic interactions within the microbial food web in a tropical floodplain lake (Laguna Bufeos, Bolivia), Revista de Biología Tropical, V, 53, N, 1-2.

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

RIEMANN B,, CHRISTOFFERSEN, K, 1993, Microbial trophodynamics in temperate lakes, Marine Microbial Food Webs, 7, 69–100.

RIEMANN, B,, CHRISTOFFERSEN, K, 1993 Microbial trophodynamics in temperate lakes, Marine Microbial Food Webs, 7, 69–100.

RODRIGUES, M, S, 1994, Biomassa e Produção fitoplanctônica do lago Camaleão (Ilha de Machantaria, Amazonas), Tese, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus: 194pp.

ROLAND, F,, BARROS, N,, FARJALLA,V, F,, SOARES, M, C,,MELO, R,C,N, 2010, Virus-Barcterium coupling Driven by Turbidity and Hydrodynamics in na Amazonian Flooplain Lake, Applied and anvironmental microbiology, p, 7191-7201.

SAKKA, A,, LEGENDRE, L,, GOSSELIN, M,, NIQUIL, N,, DELESALLE, B, 2002, Jornal of plankton research, v, 24, n, 4, 301 – 320.

SAMUELSSON, K,, BERGLUND, J,, HAECKY, P, & ANDERSON, A, 2002, Structural changes in an aquatic microbial food web caused by inorganic nutrient addition, Aquat, Microb, Ecol,, 29:29-38.

SAS H. 1989. *Lake Restoration by Reduction of Nutrient Loading*: Expectations, Experiences, Extrapolations. Academia Verlag Richarz, St. Augustin.

SARMENTO H,, UNREIN F,, ISUMBISHO M,A,, Stenuite S, Gasol JM, Descy JP ,2008, Abundance and distribution of picoplankton in tropical, oligotrophic Lake Kivu, eastern Africa, Freshw Biol 53:756–771.

SARMENTO, H,, MONTOYA, J,M,, VÁQUEZ-DOMÍNGUEZ, E,, VAQUÉ, D, & GASOL, J,M, ,2010, Warming effects on marine microbial food web processes: how far can we go when it comes to predictions? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 2137-2149.

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

SHERR, E,B, & SHERR, B,F, 1988, Role of microbes in pelagic food webs: a revised concept, Limnology and Oceanography, 33, 1225–7.

SHERR, E,B, & SHERR, B,F, 1994, Bacterivory and herbivory: key roles of phagotrophic protists in pelagic food webs, Microbial Ecology, 28, 223–35.

SILVA, C, E, A, 2011, Estudo da biomagnificação do mercúrio na ictiofauna do Lago Puruzinho (AM), através do uso de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio, Rio de Janeiro: UFRJ/IBCCF, Tese de Doutorado, instituto de Biofisica Carlos Chagas Filho.

SILVEIRA, R, M, L,, PAIVA, L, L, A, P,, CAMARGO, J, C, 2010, Top-down control in a tropical shallow lake of Northern Pantanal, Brazil, Acta Limnologica Brasiliensia, v, 22, n,4, p, 455-465.

SIOLI, H, 1984, The Amazon, Dr W Junk Publishers, Dordrecht, 761 pp.

SIOLI, H, 1990, Amazônia fundamentos da ecologia da maior região de florestas tropicais, Instituto Max-Planck de Limnologia, Editora Vozes Ltda, Petrópolis, RJ, 72pp.

STENUITE S,, TARBE A,-L,, SARMENTO H,, UNREIN F,, PIRLOT S,, SINYINZA D,, THILL S,, LECOMTE M,, LEPORCQ B,, GASOL J,M, & DESCY J,-P, 2009, Photosynthetic picoplankton in Lake Tanganyika: biomass distribution patterns with depth, season and basin, Journal of Plankton Research, 31, 1531-1544.

SUHET, A, L,; MACCORD, F,; AMADO, A,M,; FARJALLA, V,F, & ESTEVES, F, A, 2004, Photodegradation of dissolved organic carbon in humic coastal lagoons (Rio de Janeiro, Brazil), *In proceedings of the XII Metting of the international humics substances Society*, Ed, Martin- Neto, L, Milori, D, M, B, P, & Silva, W, T, L,, pp, 61-61, Embrapa, São Pedro, SP, Brazil.

SULLIVAN, P,E, REYNOLDS, C,S, 2004, The lakes handbook, Limnolgy, Lakes ecology, ISBN 0-632-04797, v, 1: alk, Paper, 699 pag.

SUTTLE, C, 2007, Marine viruses – major players in the global ecosystem, Reviews, Nature/microbiology, v, 5, 801 – 812.

TARBE, A, L,, F, UNREIN, S, STENUITE, S, PIRLOT, H, SARMENTO, D, SINYINZA & J, P, DESCY, 2011, Protist herbivory: a key pathway in the pelagic food web of Lake Tanganyika, Microbial Ecology 62(2): 314–323.

TEELING, H,, FUCHS, B, M,, BECHER, D,, KLOCKOW, C,, GARDEBRECHT, A,, BENNKE, C, M,, KASSABGY, M,, HUANG, S,, MANN, A, J,, WALDMANN, J,, WEBER, M,, KLINDWORTH, A,, OTTO, A,, LANGE, J,, BERHARDT, J,, REINSCH, C,, HECKER, M,, PEPLIES, J,, BOCKELMANN, F, D,, CALLIES, U,, GERDTS, G,, WICHELS, A,, WILTSHIRE, K, H,, GLÖCKNER, F, O,, SCHWEDER, T,, AMANN, R, 2012, Substrate-Controlled succession of marine bacterioplankton populations induced by a phytoplankton Bloom, Science, vol 336.

TESSERA, M, 2011, Origin of Evolution *versus* Origino f Life: A Shift of Paradigm, *Int,J, Mol, Sci,*, 12, 3445 – 3458.

UEHLINGER, V,, 1964, Étude statistique des méthodes de dénombrement planctonique, Arch, Sci, 17, 121–123.

UTERMÖHL, H, 1958, Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton- Methodik, *Mitt, Int, Ver, Theor, Angew, Limnol,*, 9, 1–38.

UTERMÖHL, H,, 1958, Zur Vervollkommung der quantitative Phytoplankton - Methodik, Mitt, Int, Ver, Limnol, 9, 1-38.

VADSTEIN, O, 2000, Heterotrophic, planktonic bacteria and cycling of phosphorus: Phosphorus requirements, competitive ability and food web interactions, *Adv, Microb, Ecol,*, 16: 115-168.

VOLLENWEIDER, R,A, AND J,J, KEREKES, 1980, "Background and Summary Results of the OECD Cooperative Program on Eutrophication," In: Proceedings of an International Symposium on Inland Waters and Lake Restoration, U,S, Environmental Protection Agency, EPA 440/5-81-010, pp, 26- 36.

WAICHMAN, A, V, 1996, Autotrophic carbon sources for heterotrophic bacterioplankton in a floodplain lake of central Amazon, Hydrobiologia 341: 27 – 36.

WEISSE, T, 1991, The annual cycle of heterotrophic freshwater nanoflagellates: role of bottom-up versus top-down control, Journal of Plankton Research, 13, 167–85.

WEISSE, T, 1993, Dynamics of autotrophic picoplankton in marine and freshwater ecosystems, In: Jones, J,G,(ed,), Advances in Microbial Ecology, Vol, 13, Plenum Press, New York, 327–70.

WEISSE, T, 2004, Pelagic microbes – Protozoa and the microbial food Web in: the lakes handbook, Limnology and limnetic ecology, Edited by O'Sullivan, P,E, and C,S, Reynolds, 2 ed, Blackweel Science Ltda, 709 pp.

WEISSE, T, 2006, Freshwater ciliates as ecophysiological model organisms – lessons from Daphnia, major achievements, and future perspectives, Archiv fu¨ r Hydrobiologie, 167, 371–402.

WETZEL, R,G,, LIKENS, G,E,, 1990, Limnological Analyses, Springer-Verlag, New York.

WILLIAMS, P,J,LE B, 1970, Heterotrophic utilization of dissolved organic compounds in the Sea, I, Size distribution of population and relationship between respiration and incorporation of growth substances, Kingdom, 50, 859–70.

ZINGEL P, AGASILD H, NO˜GES T, KISAND V, 2007, Ciliates are the dominant grazers on pico- and nanoplankton in a shallow, naturally highly eutrophic lake, Microbial Ecology, 53, 134–142.