

10

O PAPEL ECOLÓGICO DAS BACTÉRIAS E TEIAS ALIMENTARES MICROBIANAS EM ECOSISTEMAS AQUÁTICOS

THOMAZ, S. M.

Universidade Estadual de Maringá, Departamento de Biologia – Nupelia
Av. Colombo 5670, Maringá, PR, 87020-900

RESUMO: O papel ecológico das bactérias e teias alimentares microbianas em ecossistemas aquáticos. No presente texto são discutidos alguns avanços da ecologia aquática provenientes da formulação e aplicação do conceito de "microbial loop" ou elo microbiano aos ecossistemas marinhos e continentais. O elo microbiano, que inclui bactérias e protozoários, não pode ser dissociado das teias alimentares microbianas. Através da incorporação do carbono orgânico dissolvido e sua transformação em fração particulada, as bactérias podem ser colocadas na base das teias microbianas, juntamente com o fitoplâncton. Assim, o carbono orgânico hipoteticamente perdido das teias alimentares, é nelas reincorporado pela via bacteriana. Esse enfoque assume que as bactérias não apenas participam na remineralização da matéria orgânica mas também como importante elo de cadeias alimentares. Atualmente acredita-se também que as teias microbianas são responsáveis pela maior parte da ciclagem de nutrientes nos ecossistemas aquáticos. Esse processo seria resultante da predação das bactérias pelos protozoários. Assim, as interações ao nível das teias microbianas regulam em grande parte o fluxo de energia e a ciclagem de nutrientes em ecossistemas aquáticos. Alguns fatores que afetam as teias microbianas como um todo e as bactérias em particular, tais como os nutrientes inorgânicos e a matéria orgânica dissolvida, são também discutidos no texto.

Palavras-chave: bactérias; elo microbiano; teia alimentar microbiana; ciclagem de nutrientes.

ABSTRACT: The ecological role of bacteria and microbial food web in the aquatic ecosystems. Some advances of the aquatic ecology derived from the formulation and application of the microbial loop concept to marine and freshwater ecosystems are discussed in this text. The microbial loop which include bacteria and protozoan can not be dissociated from the microbial food webs. Through the incorporation of dissolved organic carbon and its transformation in particulate carbon the bacteria can be put in the base of the microbial webs together to the phytoplankton. Thus the organic carbon hypothetically lost is reincorporated in the food webs via bacteria. This approach assumes that the bacteria is important either in the organic matter remineralization as well as a link in the food webs. Nowadays the greatest part of the nutrient recycling in freshwater is attributed to the microbial webs. This process is resultant of the protozoa predation on bacteria. Thus the interaction at the microbial web level is important in the regulation of the energy flow and nutrient cycling of aquatic ecosystems. Some factors which affect the microbial webs as a whole and particularly the bacteria, as for example the inorganic nutrient and dissolved organic carbon, are also discussed in the text.

Key-words: bacteria; microbial-loop; microbial food web; nutrient cycling.

INTRODUÇÃO

As bactérias colonizam os mais variados tipos de ambientes terrestres e aquáticos, ocorrendo em locais aparentemente inóspitos como aqueles sem oxigênio ou com elevadas temperaturas (fontes termais) (Sterrer, 1997). Encontram-se entre os seres vivos mais antigos, colonizando nosso planeta há mais de 2 bilhões de anos, como indicam os registros fósseis (Gould, 1996).

Nos ambientes aquáticos, encontram-se entre os menores organismos, sendo que as formas planctônicas medem, em geral, de 0,2 a 0,5 μm , mas podem atingir até 100 μm quando se desenvolvem aderidas a superfícies ou em sedimentos (Stolp, 1988). Comparativamente a outros organismos, o tempo de duplicação das bactérias é relativamente curto, da ordem de 15 a 20 minutos (Pedros Alió & Gerreiro, 1994), embora esse tempo seja geralmente superior a 2 horas na maioria dos ambientes aquáticos (Thomaz & Wetzel, 1995). Essa comunidade ocorre, no plâncton, com abundância geralmente da ordem de 10^6 células/ml (Hobbie et al., 1977; Azam et al., 1983; Hessen, 1985; Abreu et al., 1992; Pedros Alió & Gerreiro, 1994). Excepcionalmente valores da ordem de 10^{10} células/ml são registrados em ecossistemas aquáticos com águas escuras, ricos em compostos húmicos (Edwards, 1987). Quando colonizam macrófitas e detritos, a abundância das bactérias pode variar entre 0,1 e 34×10^7 células/cm² (Benner et al., 1988; Thomaz & Esteves, 1997a, b).

Devido ao reduzido tamanho, elevada atividade e da grande abundância, as escalas espaciais e temporais aplicadas ao estudo da comunidade bacteriana diferenciam-se sobremaneira daquelas utilizadas no estudo de outras comunidades aquáticas, mesmo que se considere o fitoplâncton e o zooplâncton, microrganismos comuns nos ecossistemas aquáticos. Os organismos que têm seu papel mais compreendido são aqueles que operam em escalas espaciais e temporais que se sobrepõem às escalas percebidas pelos seres humanos. Assim, os ecólogos conhecem profundamente a biologia e o papel de aves, mamíferos e peixes nos processos dos ecossistemas, mas ainda sabem muito pouco sobre os microrganismos, que dirigem a maior parte do fluxo de energia nos ecossistemas (Wagener et al., 1998).

A comunidade bacteriana, juntamente com os fungos, tem sido encarada, desde os primórdios da Ecologia, como decompositora da matéria orgânica, assumindo papel central no retorno dos nutrientes para os ecossistemas aquáticos e terrestres. Essa visão é assumida já no trabalho clássico de Lindemann (1942) e continua mantida em vários livros textos recentes de Ecologia (Begon et al., 1996; Dickinson & Murphy, 1998) e Limnologia (Esteves, 1998; Moss, 1993). Tem sido demonstrado, por exemplo, que a degradação de aminoácidos incorporados a partir da coluna de água pela comunidade bacteriana, constitui-se numa importante fonte de NH_4^+ para os ambientes aquáticos e que a absorção e regeneração de nutrientes inorgânicos pode controlar parcialmente o suprimento de nutrientes para os produtores primários (Hoch & Kirchman, 1995). Porém, atualmente, grande parte da regeneração de nutrientes não é atribuído diretamente às bactérias, os decompositores clássicos, mas aos protozoários que as consomem e liberam o excesso de amônia e fosfato, tanto em ecossistemas aquáticos como terrestres (Pomeroy et al., 1988). Ainda assim, não se pode negligenciar o importante papel das bactérias na ciclagem, mesmo que sua participação ocorra, em grande parte, de maneira indireta.

No entanto, um outro enfoque que atribui às bactérias um importante papel também nas teias alimentares microbianas em regiões pelágicas, passou a ser acrescentada a essa visão tradicional a partir de meados da década de 70, incorporando-se definitivamente ao corpo de paradigmas ecológicos na década de 80 (Pomeroy, 1974; Azam et al., 1983; Tranvik, 1989a). O florescimento de trabalhos enfocando o papel dos microrganismos, especialmente das bactérias, nas teias alimentares de ecossistemas aquáticos, pode ser atribuído principalmente ao surgimento de novos métodos aplicados a esses ambientes. Os resultados revelaram que, contrariamente ao que se supunha, em vários ambientes a biomassa e produção secundária das bactérias supera aquela do fitoplâncton (Hessen, 1985; Simon et al., 1992; Abreu et al., 1992), que sempre foi encarado como principal comunidade produtora.

Em grande parte, as teorias modernas acerca do papel das bactérias estão baseadas no mecanismo de consumo da matéria orgânica dissolvida ou carbono orgânico dissolvido (COD) por esses microrganismos, que transformam essa fração dissolvida de carbono em matéria orgânica particulada (Fuhrman & Azam, 1980; Azam et al., 1983). Assim, o carbono que se encontrava teoricamente inacessível aos organismos heterotróficos, é reintroduzido nas teias alimentares. O termo elo microbiano ou alça microbiana ("microbial loop" em inglês) foi inicialmente sugerido para designar a cadeia alimentar que inclui as bactérias e os protozoários, seus principais predadores (Azam et al., 1983). Atualmente acredita-se que grande parte do fluxo de carbono nos ecossistemas aquáticos flui através das bactérias (Pomeroy et al., 1988; Toolan et al., 1991; Wetzel, 1995).

O conceito de elo microbiano alterou a visão tradicional de cadeias tróficas de herbivoria e detritivoria ao evidenciar que a decomposição não é o único papel das bactérias no plâncton (Pedros Alió & Guerreiro, 1994). Esse conceito propiciou grande impulso aos estudos de cadeias tróficas. Porém, atualmente é aceito que o elo microbiano é um componente de uma teia alimentar microbiana muito mais complexa. Assim, pode-se dizer que na prática se torna difícil separar o elo microbiano das teias alimentares microbianas, porque as interações nesse nível incluem todos os organismos unicelulares procariontes e eucariontes autotróficos e heterotróficos (Sherr & Sherr, 1988). Essa teia tem ainda em sua base o picoplâncton ($< 2 \mu\text{m}$), que é predado pelos mesmos microrganismos que predam as bactérias (Turner & Hoff, 1993).

Através desse enfoque, os ecólogos aquáticos passaram a pesquisar os aspectos mais relacionados com o fluxo de energia e a ciclagem de matéria através da comunidade bacteriana, em detrimento dos aspectos estruturais (identificação e sucessão de espécies), visto que esses últimos ainda são de difícil solução quando se trabalha com essa comunidade (Chróst & Overbeck, 1990; Gasol et al., 1997).

No presente capítulo, apresentarei alguns dos principais métodos que proporcionaram o avanço do conhecimento da ecologia das bactérias e algumas implicações que os resultados trouxeram para uma melhor compreensão do funcionamento dos ecossistemas aquáticos. Mesmo enfocando principalmente as bactérias, suas relações ecológicas com os demais microrganismos também será endereçada, e assim, grande parte da discussão envolverá as teias alimentares microbianas.

NOVOS MÉTODOS COMO PROPULSORES DE NOVAS TEORIAS

Os avanços científicos e tecnológicos encontram-se intimamente relacionados alimentando-se mutuamente durante a evolução do conhecimento humano. Várias vezes, uma área do conhecimento experimenta grande avanço graças ao surgimento de novas técnicas que permitem analisar detalhes da natureza até então desconhecidos (Granger, 1994). O grande avanço da ecologia microbiana nos últimos vinte anos pode ser explicado, em parte, pelo desenvolvimento de novas técnicas, voltadas principalmente para estudos de ecossistemas aquáticos. Um grande salto qualitativo e quantitativo foi dado quando os métodos, até então aplicados somente por microbiologistas, requerendo meios de cultura e laboratórios assépticos para serem utilizados, foram substituídos por métodos mais simples, que pudessem ser aplicados pelos ecólogos aquáticos diretamente nos ecossistemas, sua unidade fundamental de estudo.

Além disso, até então os problemas metodológicos impediam a quantificação das taxas de crescimento e de síntese de matéria orgânica pelas bactérias, embora o significado da atividade catabólica bacteriana tivesse sido amplamente demonstrado (Fuhrman & Azam, 1980). Segundo esses autores, vários trabalhos eram realizados com determinadas espécies de bactérias ou amostras em laboratórios, tornando difícil a extrapolação dos resultados para ambientes naturais.

Um dos primeiros métodos que revolucionaram os estudos da comunidade bacteriana foi o de contagem direta das bactérias por epifluorescência, utilizando laranja de acridina (Hobbie et al., 1977) ou DAPI (Porter & Feig, 1980) como corantes. Esse método consiste na filtragem de amostras em membranas com porosidade de 0,2 μm , que são tratadas com um dos dois corantes mencionados acima. Ambos são específicos para DNA, que fica disperso nas células bacterianas. As bactérias retidas nas membranas são contadas diretamente em microscopia de epifluorescência. Sob estímulo de radiação ultravioleta, as bactérias são visualizadas em verde ou vermelho, quando coradas com laranja de acridina, e em azul, quando coradas com DAPI.

Esse método representa grande vantagem em relação aos métodos utilizados previamente para determinação da abundância de bactérias, baseados em meios de cultura. Além das dificuldades na obtenção de um grande número de amostras, os meios de cultura podem ser seletivos, fornecendo subestimativas da abundância de bactérias. Por outro lado, a contagem direta por epifluorescência não permite discriminar entre as células vivas ou mortas e, muitas vezes, em função de seu reduzido tamanho, as bactérias podem ser confundidas com partículas de detritos.

Esse mesmo procedimento permite também que o biovolume das células bacterianas seja medido. As transformações de biovolume para biomassa são realizadas através de fatores empíricos, previamente estimados e que variam entre 2,2 e 5,5 $\times 10^{-13}$ gC por μm^3 (Wetzel & Likens, 1991). Um fator intermediário, estimado por Bjorsen (1986), da ordem de 3,5 $\times 10^{-13}$ gC por μm^3 , parece ser o mais aceito atualmente.

Os principais métodos para medir a produção secundária bacteriana estão relacionados com a incorporação de isótopos radioativos, acoplados a precursores específicos, pela comunidade bacteriana. Dentre esses, os mais utilizados são os da incorporação da 3H-timidina no DNA bacteriano (Tobin & Anthony, 1978; Fuhrman & Azam, 1980) e da 3H-leucina na fração protéica bacteriana (Kirchman et al., 1985; Simon & Azam, 1989; Thomaz & Wetzel, 1995). A incorporação da 3H-timidina fornece um indicativo do processo de divisão celular, pois essa molécula é um precursor de DNA, enquanto a incorporação da leucina, utilizada na síntese de proteínas, relaciona-se diretamente à formação de biomassa bacteriana.

Ambos os precursores são adicionados em amostras (usualmente 10 a 20 ml) isoladas em frascos escuros e incubadas "in situ" durante curtos períodos de tempo (15 minutos nos trópicos até 2 horas em regiões temperadas) (Moriarty, 1990). Após a incubação, a atividade dos microrganismos é interrompida, com formaldeído, por exemplo. O DNA (no caso da timidina) ou as proteínas (no caso da leucina) são extraídos das amostras e a radioatividade presente nessas macromoléculas é, então, avaliada através de cintilação líquida.

Através da quantidade de 3H incorporado, pode-se estimar a quantidade de DNA ou de proteínas sintetizadas durante o período de tempo da incubação, dependendo do precursor utilizado. Como a produção secundária bacteriana ocorre às expensas da divisão celular, existe relação direta entre aquele processo e a síntese de DNA. De maneira similar, a produção secundária bacteriana está associada com a formação de biomassa nova, estando, também, diretamente relacionada com a síntese de proteínas. Portanto, o método da incorporação da timidina fornece uma idéia das taxas de divisão celular enquanto o método da incorporação de leucina fornece uma noção direta de crescimento ou de incorporação de carbono pela comunidade bacteriana.

Fatores de conversão são utilizados para transformar as taxas de incorporação de timidina e de leucina em unidade de carbono bacteriano por unidade de tempo. Esses fatores podem ser estimados com base em premissas teóricas, como por exemplo, a quantidade média de DNA por célula bacteriana (aproximadamente 2 fg) e a proporção de timidina no DNA (0,25) (Moriarty, 1990) ou a porcentagem de leucina nas proteínas bacterianas (8,5%) e a proporção de proteínas em relação ao peso seco bacteriano (63%) (Simon & Azam, 1989).

Porém, fatores empíricos também podem ser utilizados (Kirchman et al., 1982; Smits & Riemann, 1988; Kirchman, 1992). Esses fatores são obtidos em culturas de diluição da própria comunidade que está sendo estudada. Nessas culturas, avalia-se o crescimento em número e em biomassa das bactérias (através de contagem direta por epifluorescência) simultaneamente a incorporação de ³H-timidina e ³H-leucina durante a fase de crescimento exponencial. Em seguida, estima-se o número de células ou a biomassa formada por unidade de timidina ou leucina incorporadas. Assim, a quantidade de timidina ou leucina incorporadas nas incubações realizadas em campo é transformada em produção secundária bacteriana através da relação entre essas variáveis obtida nas culturas de diluição em laboratório.

Uma maneira mais simples de se obter as taxas de produção secundária bacteriana é a utilização da frequência de células em divisão (do inglês FDC) (Hagström et al., 1979). Essa técnica não utiliza compostos radioativos, necessitando somente de um microscópio de epifluorescência, com o qual são enumeradas as células bacterianas que se encontram em processo de divisão, que aparecem com uma invaginação na porção central. Prepara-se uma cultura com água filtrada, livre de predadores, na qual é adicionado um inóculo da amostra contendo bactérias. Nessas condições, ocorre rápido desenvolvimento bacteriano que segue uma curva sigmoideal. Durante a fase de crescimento exponencial, conta-se o número de células em divisão e mede-se o incremento do número de células por unidade de tempo, simultaneamente. Em seguida, essas duas variáveis são relacionadas e, então, com base no número de células em divisão obtido em campo, pode-se estimar a taxa de crescimento bacteriano. O principal fator que limita a utilização dessa técnica é a dificuldade em se identificar as células que se encontram em divisão, devido ao reduzido tamanho da maioria das bactérias.

Alguns procedimentos metodológicos para enumeração de bactérias e avaliação das taxas de produção secundária bacteriana são encontrados com detalhes em Wetzel & Likens (1991).

Embora esses métodos tenham sido amplamente utilizados, várias limitações ainda não foram resolvidas. Dentre os principais problemas podem ser considerados: i. incorporação de timidina e leucina em outras moléculas, que não o DNA e proteínas (Kirchman et al., 1982; Moriarty, 1988; Iribiéri et al., 1990); ii. incorporação de timidina e leucina por outros microrganismos, como fungos, por exemplo (Weirs & Suberkropp, 1996); iii. erros na estimativa dos fatores de conversão (Fuhrman & Azam, 1982; Jorgensen, 1992) e iv. diluição isotópica da ³H-timidina e ³H-leucina, resultante da presença desses precursores não radioativos no meio ambiente e no interior das células bacterianas (Riemann et al., 1982; Chróst et al., 1988; Moriarty, 1990).

Fato importante que deve ser ressaltado é que, além da facilidade de aplicação, os novos métodos proporcionam uma medida direta da biomassa e da produção secundária bacteriana, gerando resultados em unidades de carbono, que pode ser considerada como uma "moeda" básica em estudos ecológicos de transferência de energia. Assim, os resultados obtidos tornaram-se diretamente comparáveis com dados de outras comunidades, como as algas planctônicas ou as macrófitas aquáticas. A aplicação desses métodos revelou que a comunidade bacteriana apresenta um papel maior do que lhe era atribuído no funcionamento dos ecossistemas aquáticos, por ocorrerem em grande densidade e possuírem alta atividade. Os dados iniciais revelaram que o número de bactérias em ecossistemas aquáticos era de 10 a 100 vezes superior aos obtidos pelos métodos tradicionais que utilizavam meios de cultura (técnica do número mais provável) (Hobbie et al., 1977; Azam et al., 1983). De maneira similar, a aplicação das técnicas que avaliam a atividade bacteriana tem demonstrado que a produção secundária dessa comunidade representa, em média, de 20 a 30% da produção primária fitoplanctônica (Cole et al., 1988), podendo chegar a 800% em lagos ricos em compostos húmicos (Tranvik, 1989b).

A RELAÇÃO DAS BACTÉRIAS COM OS PRODUTORES PRIMÁRIOS EM ECOSISTEMAS AQUÁTICOS: importância do COD autóctone

As bactérias compõem uma comunidade bastante complexa quanto aos seus aspectos funcionais (Pedros Alió & Guerreiro, 1994). Algumas utilizam a luz e o gás sulfídrico (bactérias fotossintetizantes) ou compostos químicos inorgânicos (quimiossintetizantes) como fonte de energia. Detalhes sobre a ecologia desses dois grupos, que não serão considerados nessa discussão, podem ser encontrados em livros texto de Limnologia (Wetzel, 1983; Esteves, 1998). Porém, a maioria das bactérias possui metabolismo heterotrófico, ou seja, depende da matéria orgânica sintetizada por outros organismos para seu desenvolvimento. Discutiremos os aspectos ecológicos relativos a esse grupo.

As bactérias heterotróficas aquáticas utilizam como fonte de energia predominantemente as frações dissolvidas de carbono (Fuhman & Azam, 1980; Azam et al., 1983; Riemann & Sondegaard, 1986). Esse fato tem sido utilizado para explicar a relação positiva usualmente obtida entre as concentrações de COD e a biomassa e atividade bacteriana de ambientes aquáticos (Tranvik, 1988; Thomaz et al., no prelo) (Fig. 1 a). O COD desses ambientes é formado por grande variedade de compostos orgânicos, de origem autóctone e alóctone, alguns lábeis (de fácil utilização) e outros refratários (de difícil utilização) (Thurman, 1985).

Considerando-se que os produtores primários são os responsáveis pela fixação do carbono e que parte desse carbono é por eles liberado na forma de COD, pode-se supor que a biomassa e o metabolismo das bactérias heterotróficas estejam diretamente relacionados com a abundância e a atividade de produtores primários. Estudos realizados diretamente em ecossistemas aquáticos e em experimentos de laboratório indicam que geralmente ocorre relação positiva entre a produção primária e a abundância e produção secundária bacteriana (Riemann & Sondegaard, 1986; Morris & Lewis Jr, 1992; Wang et al., 1992). Essa hipótese também tem sido testada utilizando-se estudos envolvendo diferentes ecossistemas aquáticos, incluindo ambientes marinhos e continentais (Cole et al., 1988; Simon et al., 1992). Os resultados obtidos, revelam elevada capacidade de predição da abundância e produção secundária bacteriana a partir de variáveis explanatórias simples, tais como a biomassa fitoplanctônica (concentrações de clorofila *a*) e a produção fitoplanctônica, como pode ser visto esquematicamente na Fig. 1b. Segundo Cole et al. (1988), a relação positiva existente entre as bactérias e o fitoplâncton pode ser interpretada de duas maneiras: i. as assembléias bacterianas respondem aos mesmos fatores que o fitoplâncton e ii. o COD produzido pelo fitoplâncton é importante para o desenvolvimento bacteriano.

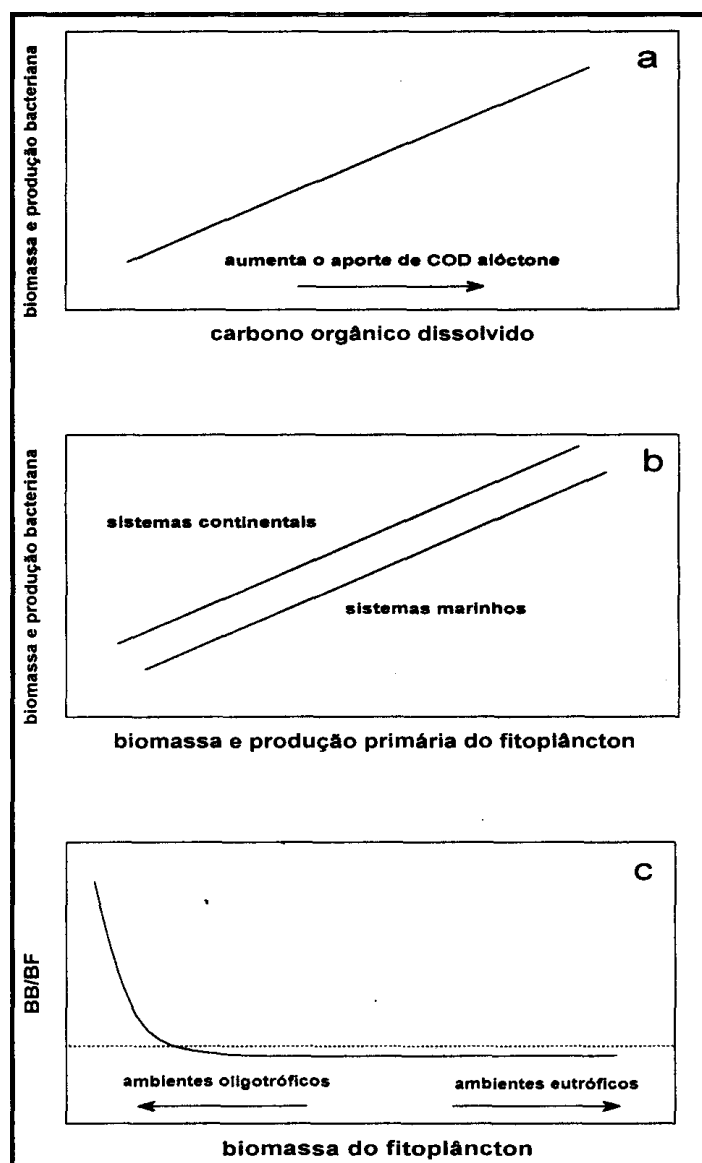


Figura 1: Relações entre a biomassa e atividade das bactérias com o COD (a) e com a biomassa e produção fitoplanctônicas (b) e entre a razão biomassa bacteriana : biomassa fitoplanctônica (BB/BF) e a biomassa fitoplanctônica (c). A linha pontilhada em (c) corta o eixo y em 1, ou seja, representa o ponto onde a BB equivale à BE Figura baseada nos dados de Cole et al. (1988), Simon et al. (1992) e Tranvik (1988).

Na verdade, ambas as possibilidades têm sido confirmadas experimentalmente. Vários estudos indicam que, de maneira similar ao fitoplâncton, as bactérias utilizam nutrientes inorgânicos dissolvidos na água e sedimento para complementar os requerimentos nutricionais (Coveney & Wetzel, 1988; Wang et al., 1992). Esse fato é mais evidente quando o substrato utilizado possui baixo valor nutritivo, como por exemplo, quando a fonte de carbono é formada por compostos refratários com elevada relação C:N (Begon et al., 1996). Assim, como as bactérias respondem aos mesmos fatores que o fitoplâncton, parte da relação entre as duas comunidades pode ser explicada por fatores independentes que co-variam e que estimulam a atividade de ambas as comunidades (item i.).

Também a utilização, pelas bactérias, do COD liberado pelo fitoplâncton, tem sido demonstrado em vários trabalhos (Coveney, 1982; Jensen, 1983). Uma fração usualmente inferior a 5% do carbono fixado pela comunidade fitoplanctônica pode ser excretado na forma de COD, mas valores entre 30 e 70% tem sido obtidos em alguns ecossistemas (Thurman, 1985; Esteves, 1998). Desse carbono, até 91% pode ser assimilado em menos de uma hora pela comunidade bacteriana (Jensen, 1983). Essas elevadas taxas de assimilação devem-se ao fato de o COD excretado pelo fitoplâncton ser constituído por moléculas pequenas, que constituem uma fração lábil (Jensen, 1983; Münster & Chróst, 1990; Wetzel, 1993), de fácil utilização pelas bactérias. Constituem-se, portanto, numa importante fonte de carbono para as bactérias planctônicas e perifíticas. Assim, a utilização pelas bactérias do COD liberado pelos produtores primários explica parte da relação positiva entre ambas as comunidades (item ii.). Informações adicionais sobre o papel e a origem do COD autóctone serão consideradas posteriormente nas discussões acerca dos fatores que regulam a comunidade bacteriana.

A relação entre a biomassa bacteriana e a biomassa fitoplanctônica depende também do estado trófico do ecossistema em questão. A importância das bactérias comparativamente ao fitoplâncton aumenta nos ambientes mais pobres em nutrientes, passando a superar a biomassa fitoplanctônica em ambientes mesotróficos ou oligotróficos (Fig. 1 c). Segundo Simon et al. (1992), a biomassa bacteriana excede a biomassa do fitoplâncton quando as concentrações de carbono fitoplanctônico são inferiores a 25 µg/l, em ambientes marinhos, e a 61 µg/l, em águas continentais. Esses resultados são baseados em 12 estudos envolvendo ambientes marinhos e continentais, com mais de 180 dados independentes, sendo portanto, consideravelmente consistentes. Como grande número de ecossistemas aquáticos continentais possui concentrações de carbono fitoplanctônico inferiores a 60 µg/l, pode-se concluir que é comum a biomassa bacteriana superar a fitoplanctônica nesses ambientes. Essa é uma questão da limnologia que merece ser endereçada com maior atenção principalmente nos ecossistemas aquáticos tropicais, onde os resultados ainda são escassos.

A despeito de que maior ênfase é dada ao COD originado a partir do fitoplâncton, alguns ecossistemas colonizados por macrófitas e algas bênticas têm nessas comunidades importantes fornecedores de COD para a comunidade bacteriana (Findlay et al., 1986a; Wetzel, 1989, 1993; Abreu et al., 1992; Waichman, 1996). Baseada nessa afirmação, pode-se supor que a comunidade bacteriana desempenhe um papel chave em áreas alagáveis, visto que esses ecossistemas são colonizados predominantemente por macrófitas aquáticas, que contribuem com grande quantidade de detritos na forma particulada e dissolvida. Tem sido demonstrado que os ambientes aquáticos das grandes planícies de inundação, como as dos rios Amazonas e Paraná, caracterizam-se por possuir elevada atividade heterotrófica (Rai & Hill, 1984; Thomaz et al., 1997). Infelizmente, estudos mais detalhados endereçados para medir a biomassa e produção secundária bacteriana são ainda escassos nesses importantes ecossistemas.

A RELAÇÃO DAS BACTÉRIAS COM OS ENTORNOS DOS ECOSISTEMAS AQUÁTICOS: importância do COD autóctone

Até agora enfatizamos somente o COD autóctone como substrato para a comunidade bacteriana. Porém, especialmente nos ecossistemas aquáticos continentais, a contribuição de COD a partir dos entornos (COD alóctone) pode ser considerável.

Como já comentado anteriormente, a produção secundária bacteriana corresponde usualmente a uma fração de 20 a 30% da produção primária fitoplanctônica (Cole et al., 1988). Embora exista grande variação temporal e espacial nesses valores, Morris & Lewis Jr. (1992) obtiveram valores que variaram de 60 a 66% da produção primária fitoplanctônica, enquanto em lagos distróficos, isto é, ricos em compostos húmicos, a produção secundária pode ser até 8 vezes maior que a produção primária fitoplanctônica (Tranvik, 1989b). Considerando-se uma eficiência média de conversão de carbono em biomassa bacteriana de 50% (isto é, 50% do COD absorvido é respirado) (Cole et al., 1988), as bactérias seriam responsáveis pelo consumo de 40 a 60% da produção fitoplanctônica no primeiro caso, 121 a 132% no segundo e mais de 1600% no último. Esses resultados sugerem fortemente que, em vários ecossistemas aquáticos, fontes alóctones de carbono complementam os requerimentos da comunidade de bactérias.

Grande parte do aporte de COD a partir dos entornos dos ecossistemas aquáticos é constituído por compostos húmicos, que constituem entre 20 e 50% da matéria orgânica dissolvida dos ecossistemas aquáticos continentais (essa percentagem pode chegar a 90% nos ambientes com águas escuras, como o rio Negro, por exemplo) (Thurman, 1985). Embora parte desses compostos seja formada no próprio ambiente aquático, sua origem está predominantemente associada com a decomposição da vegetação terrestre e são carregados para o ambiente aquático basicamente por lixiviação através do solo (Thurman, 1985). Durante o transporte para os ecossistemas aquáticos, o material orgânico alóctone é parcialmente decomposto e as substâncias mais lábeis são utilizadas pelos microrganismos ainda no ecossistema terrestre. Dessa forma, o material orgânico alóctone que atinge os ecossistemas aquáticos é formado basicamente por compostos húmicos, que são consideravelmente refratários (Münster & Chróst, 1990). Apesar da dificuldade de utilização desse material pelas bactérias, ele garante uma fonte abundante e constante de carbono, que pode ser utilizado em taxas de até 0,5% por dia (Wetzel, 1995).

Os ecossistemas aquáticos continentais, especialmente de menor porte, são muito mais influenciados pelos seus entornos que os ambientes marinhos e, assim, os aportes de matéria orgânica alóctone para os primeiros é também consideravelmente maior (Tranvik, 1989a). Esse fato sugere que a abundância e a produção secundária bacterianas por unidade de produção primária fitoplanctônica seja também maior nos ecossistemas continentais. Dados comparativos corroboram essa afirmação (Cole et al., 1988; Simon et al., 1992), que justifica a diferença nas duas curvas que associam a biomassa e produção bacterianas à biomassa e produção fitoplanctônica, obtidas para ambientes continentais e marinhos (Fig. 1 b). Em outras palavras, devido aos aportes alóctones de COD, para uma mesma unidade de biomassa ou produção primária fitoplanctônica, ocorre maior biomassa e produção secundária bacteriana em ambientes aquáticos continentais.

A presença de matéria orgânica alóctone também ajuda a explicar a descoberta de que vários ambientes aquáticos continentais funcionam em heterotrofia, ou seja, apresentam taxas de respiração maiores do que de produção primária (Salonen, 1981; Tranvik, 1989a; Giorgio et al., 1997; Landim de Souza & Couto, 1997). Nesse caso, além da matéria orgânica produzida no próprio ecossistema, a matéria alóctone é também consumida pelas bactérias, gerando elevadas taxas de respiração comparativamente à produção primária. O predomínio da respiração torna-se ainda mais acentuado nos ecossistemas oligotróficos, onde a atividade fitoplanctônica é limitada por nutrientes e, assim, o COD alóctone e o elo microbiano assumem maior importância no metabolismo desses ecossistemas (Simon et al., 1992; Giorgio et al., 1997).

A importância de fontes alóctones de COD para a produção secundária bacteriana não se resume ao bacterioplâncton. Existem estudos evidenciando que também as bactérias epilíticas (Findlay et al., 1993) e bênticas (Findlay et al., 1986b) dependem fortemente de aportes alóctones de COD.

Grande número de ecossistemas aquáticos continentais e costeiros possuem águas ricas em compostos húmicos (Esteves, 1998). Com base no que foi discutido, pode-se concluir que, especialmente nesses ecossistemas, as medidas de produção primária forneceriam um quadro incompleto sobre o fluxo de energia. Assim, qualquer tentativa de modelagem do fluxo energético nesses ambientes, deveria avaliar o papel da comunidade bacteriana como elo entre o carbono de origem alóctone e as teias alimentares autóctones.

A IMPORTÂNCIA DAS TEIAS ALIMENTARES MICROBIANAS PARA O FLUXO DE CARBONO E CICLAGEM DE NUTRIENTES

Com base no que foi exposto, pode-se sugerir que o elo microbiano assume grande importância na transferência de carbono, principalmente nos ecossistemas que possuem elevadas concentrações de COD e que as bactérias são os organismos responsáveis pela entrada desse carbono nas teias alimentares. Porém, as relações tróficas relativas ao elo microbiano ocorrem aparentemente nos organismos com tamanho inferior a 100 μm . A ciclagem de nutrientes é amplamente afetada nessa interação, sendo acelerada devido aos mecanismos de predação e excreção de nutrientes orgânicos e inorgânicos. No entanto, caberia perguntar, se o carbono absorvido pelas bactérias, que se constituem na base dessa teia alimentar microbiana, atingiria níveis tróficos superiores ou ficaria restrito aos microrganismos componentes do elo microbiano.

Essa questão tem sido motivo de debates (Ducklow et al., 1986; Turner & Hoff, 1993) que, resumidamente podem ser colocados da seguinte forma: o elo microbiano teria maior importância como sumidouro ("sink") ou fonte ("source") de carbono nos ecossistemas aquáticos? A primeira possibilidade significa que o carbono incorporado pelas bactérias seria inteiramente respirado nos microrganismos (ciliados e flagelados) e o papel do elo microbiano estaria predominantemente associado à ciclagem de nutrientes. No segundo caso, o carbono incorporado pelas bactérias chegaria aos níveis tróficos superiores (macrozooplâncton e peixes) e então, o papel na transferência de carbono no ecossistema aquático pela via microbiana assumiria maior importância.

O conceito de elo microbiano foi inicialmente desenvolvido para ambientes marinhos (Azam et al., 1983) onde a predação do bacterioplâncton é dada predominantemente por microrganismos. O reduzido tamanho dos organismos pertencentes ao segundo nível trófico, indica que seria necessário um grande número de elos na cadeia alimentar para que o carbono assimilado pelas bactérias atingisse organismos maiores. Num simples exercício de raciocínio, poderíamos hipotetizar a seguinte cadeia alimentar:

COD → bactérias → nanoflagelados heterotróficos → ciliados fagotróficos → copépodos → larvas de peixes → peixes de pequeno porte → grandes predadores

Oito componentes com sete elos são envolvidos nessa cadeia hipotética. Considerando-se que até 90% do material pode ser perdido em cada elo devido à respiração (Odum, 1983), torna-se tentador afirmar que, em virtude do grande número de elos, tal cadeia seria inviável em termos energéticos. Tal afirmação pode ser mantida mesmo que sejam assumidas eficiências maiores nos microrganismos (a conversão de COD pelas bactérias, por exemplo, pode ocorrer com eficiências de até 40% ou 50%, segundo Azam et al., 1983 e Giorgio et al., 1997).

Em grande parte o debate sobre o papel das bactérias e do elo microbiano como fonte ou sumidouro de carbono foi resolvido pelo trabalho de Sherr & Sherr (1988). Segundo esses autores, existem tantos elos diretos entre algas e microrganismos heterotróficos que o elo microbiano não pode ser separado do restante da teia alimentar microbiana. Dentre essas interações, podem ser citados o consumo de bactérias por algas mixotróficas, absorção de COD por flagelados e a ingestão de microrganismos por ciliados que contêm cloroplastos. Dessa forma, pode-se afirmar que a teia microbiana como um todo, e não somente o fitoplâncton, nem somente as bactérias, sustenta a teia alimentar dos metazoários. A compreensão dessas múltiplas interações, especialmente quanto à quantificação da transferência de carbono entre cada elo, ainda é incipiente, merecendo estudos mais aprofundados. Essa visão mais ampla das teias alimentares microbianas e sua relação com os níveis tróficos superiores é apresentada na Fig. 2.

A transferência de carbono para os níveis tróficos superiores, torna-se mais eficiente na presença de mecanismos que auxiliem na redução da cadeia alimentar. A presença de organismos maiores mais próximos da base seria um bom exemplo. Esse fato tem sido constatado em ecossistemas de água doce, onde predominam os cladóceros (macrozooplâncton), pouco representados em ambientes marinhos, resultando em grandes diferenças na estrutura das teias alimentares nesses dois ambientes (Tranvik, 1989a). Tem sido demonstrado que, quando *Daphnia* (um dos gêneros mais comuns de cladóceros) domina o plâncton, os nanoflagelados e ciliados, componentes chave no elo microbiano, assumem papel insignificante na predação de bactérias, que passam a ser consumidas diretamente pelos cladóceros (Jürgens, 1994). Esse é um bom exemplo no qual observa-se a redução do tamanho da cadeia alimentar, visto que o macrozooplâncton (dafnídeos) alimentam-se diretamente de bactérias. Em ambientes marinhos, os tunicados pelágicos parecem exercer papel semelhante ao dos cladóceros reduzindo o número de elos nas teias alimentares (Jürgens, 1994).

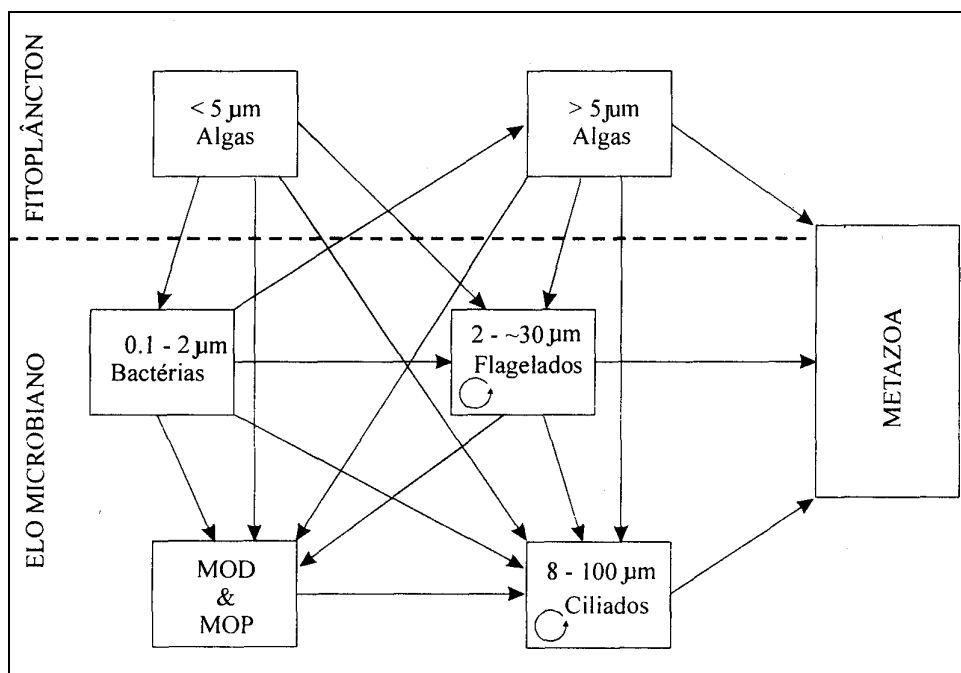


Figura 2: Principais elos da teia alimentar microbiana e sua relação com os metazoários. Extraído de Sherr & Sherr (1988).

Outro mecanismo eficiente que reduz o número de elos nas teias é o consumo direto de bactérias aderidas à partículas sestônicas, isto é, suspensas na coluna de água. Assim, por colonizarem partículas maiores, as bactérias podem ser utilizadas por organismos de maior porte. Esse fato tem sido demonstrado também para cladóceros, que utilizam mais eficientemente bactérias aderidas a partículas em determinados períodos do ano ou em determinados ecossistemas (Jürgens, 1994). As bactérias aderidas às partículas suspensas na coluna de água podem também representar uma importante fonte de carbono para invertebrados filtradores, tais como larvas de simulídeos e quironomídeos, como foi demonstrado por Edwards (1987) em dois riachos norte-americanos. Segundo esse autor, partículas menores que $12 \mu\text{m}$ continham, em geral, mais de 50% de carbono de origem bacteriana, fazendo com que os organismos que filtram partículas desse tamanho tivessem seus requerimentos de carbono provenientes basicamente das bactérias. Em lagos oligotróficos, as bactérias podem também representar a principal fonte de carbono para invertebrados bênticos, como os quironomídeos (Goedkoop & Johnson, 1992).

Assim, o fluxo de carbono pelas teias alimentares microbianas talvez seja a explicação para a elevada produtividade secundária em ecossistemas de água doce ricos em compostos húmicos, conhecidos na literatura como distróficos (Edwards, 1987; Tranvik, 1989a).

Cabe ressaltar que, independentemente do papel das teias alimentares microbianas na transferência de energia para os níveis tróficos superiores, elas são responsáveis pela maior parte da ciclagem do carbono orgânico dos ecossistemas aquáticos, principalmente continentais (Wetzel, 1995). Assim, a dinâmica desses ambientes é profundamente afetado pelas interações entre esses microrganismos.

As teias alimentares microbianas, relativamente complexas, também são responsáveis por parte da regeneração de nutrientes nos ecossistemas aquáticos. A maior parte dos estudos com esse enfoque foi realizado com o nitrogênio e o fósforo, os principais nutrientes que limitam as taxas de produção primária. A predação dos protozoários sobre as bactérias e o fitoplâncton constitui-se no mecanismo mais importante associado à regeneração desses dois nutrientes (Pomeroy et al., 1988).

A regeneração ocorre basicamente por ejetção do material assimilado pelos protozoários e pela excreção direta de nutrientes inorgânicos por esses microrganismos (Fenchel, 1992). Dentre os produtos da excreção, encontra-se o fósforo, na forma de ortofosfato (PO_4^{3-}) e o nitrogênio na forma de amônio (NH_4^+) (Laybourn-Parry, 1992) que ficam prontamente disponíveis para serem assimilados pelos organismos produtores primários e pelas bactérias heterotróficas. Embora a importância relativa da predação para a regeneração de nutrientes varie em diferentes ambientes e ao longo do tempo, as evidências indicam que os protozoários assumem um importante papel e, na maioria das vezes, são os principais responsáveis por esse processo (Laybourn-Parry, 1992). Em parte, a importante contribuição dos protozoários está associada ao seu reduzido tamanho, que proporciona elevadas taxas metabólicas por unidade de biomassa, acelerando, assim, a regeneração de nutrientes (Laybourn-Parry, 1992).

Embora a maior parte dos estudos enfoque as teias alimentares microbianas de regiões pelágicas, não se pode negligenciar o papel das bactérias como fonte de carbono e de outros nutrientes (nitrogênio, por exemplo) para heterótrofos que vivem nos biofilmes formados sobre rochas, macrófitas aquáticas e detritos. Protozoários que colonizam esses biofilmes obtêm grande parte de seus requerimentos de carbono das bactérias presentes no próprio biofilme (Fenchel, 1987). Especialmente nos ambientes aquáticos rasos, amplamente colonizados por macrófitas aquáticas, as bactérias epifíticas podem assumir importante papel como produtores secundários (Thomaz & Esteves, 1997a). Nesses sistemas, o papel que as bactérias aderidas a vários substratos apresentam na ciclagem de nutrientes e no fluxo de energia deveria ser avaliado simultaneamente ao papel das bactérias que habitam a região pelágica.

FATORES QUE REGULAM A ABUNDÂNCIA E O CRESCIMENTO BACTERIANO

Vários fatores abióticos e bióticos influenciam a abundância e a produção da comunidade bacteriana. Em alguns sistemas aquáticos a abundância e atividade bacterianas parecem ser limitadas por fatores abióticos, tais como a temperatura e as concentrações de nutrientes, especialmente nitrogênio e fósforo (Coveney & Wetzel, 1988; Toolan et al., 1991; Morris & Lewis Jr., 1992; Wang et al., 1992; Roloff & Nicklisk, 1993; Thomaz & Esteves, 1997b). Como discutido anteriormente, essa limitação está relacionada ao fato das bactérias utilizarem, muitas vezes, compostos orgânicos pobres nesses nutrientes, necessitando, portanto, absorver os requerimentos adicionais a partir da coluna de água.

A regulação por nutrientes inorgânicos também poderia ser atribuída a uma causa indireta, isto é, a escassez de nutrientes poderia levar à menor produção primária do fitoplâncton e conseqüentemente à redução dos aportes de COD, essencial para crescimento bacteriano (Toolan et al., 1991; Wang et al., 1992). Visto que tanto as bactérias como o fitoplâncton absorvem nutrientes a partir da coluna de água, pode-se afirmar que em alguns sistemas, ambas as comunidades competem por nitrogênio e fósforo (Priscu & Downes, 1985; Wang et al., 1992). A limitação da produção secundária bacteriana por nutrientes altera a visão clássica que coloca os produtores primários, em especial o fitoplâncton, como os principais consumidores de fósforo • nitrogênio, adicionando um outro nível de complexidade nos elos já estabelecidos nos ecossistemas aquáticos (Toolan et al., 1991).

Além do controle exercido pelos nutrientes inorgânicos, eventos que ocorrem em vários níveis tróficos também alteram o crescimento de populações naturais de bactérias (Riemann & Sondegaard, 1986). Dentre esses fatores, a liberação de COD por outros organismos aquáticos, como comentado anteriormente, e a predação, devem ser enfatizados.

A liberação de substâncias orgânicas dissolvidas lábeis pelo fitoplâncton é decorrente basicamente da excreção de produtos fotossintéticos e autólise ou lise das células provocada pela ação de vírus e/ou outras bactérias (Münster & Chróst, 1990; Wetzel, 1995). Durante a senescência, a perda da integridade celular provoca a liberação maciça (mais de 40% nas primeiras 24 horas) de COD não estrutural, composto por moléculas simples e de fácil utilização (Wetzel, 1995). Há também indícios de que o zooplâncton pode dominar o controle das substâncias lábeis e, conseqüentemente, o crescimento bacteriano (Riemann & Sondegaard, 1986). O papel do zooplâncton estaria relacionado com o rompimento de células algais e a conseqüente liberação de COD durante a predação ("sloping feeding"), a excreção direta de COD e liberação de material fecal (Thurman, 1985; Rieman & Sondegaard, 1984, 1986; Layborn-Parry, 1992).

Recentemente, tem sido aventado que a radiação solar, especialmente a ultravioleta, também contribui para o aumento do COD lábil em vários ecossistemas aquáticos. Esse processo está associado com a quebra dos compostos húmicos de grande peso molecular que resulta no aumento das concentrações de moléculas orgânicas menores, mais facilmente utilizáveis pela comunidade bacteriana, influenciando o ciclo de carbono e as teias alimentares microbianas nos ecossistemas aquáticos (Wetzel, 1995; Lindell et al., 1995; Lindell, 1996). Esse processo estimularia ainda mais a produção secundária bacteriana.

Assim, pode-se concluir que a liberação de COD diretamente pelos produtores primários, pelo zooplâncton, pela predação e quebra de moléculas orgânicas por raios ultravioletas, atuam em conjunto, aumentando as concentrações de COD lábil nos ambientes aquáticos e estimulando o crescimento bacteriano.

Por outro lado, o controle das bactérias pode ser dado pela predação, que nos ecossistemas aquáticos é atribuída basicamente ao protozooplâncton (ciliados e flagelados heterotróficos) (Hobbie & Helfrich III, 1988; Abreu et al., 1992; Laybourn-Parry, 1992). Num experimento com adição de fosfato, Toolan et al. (1991) constataram que o microzooplâncton pode exercer efeito positivo sobre a comunidade bacteriana em baixas concentrações de nutrientes, por acelerar a regeneração desses nutrientes, enquanto em elevadas concentrações, os efeitos negativos da predação sobre as bactérias eram mais acentuados. Como já comentado anteriormente, organismos maiores, como os cladóceros (Vaqué & Pace, 1992; Jürgens, 1994), também podem desempenhar papel relevante no consumo de bactérias em alguns ecossistemas aquáticos continentais. Na verdade, deve ser acrescentado que não somente as bactérias, mas também os nanoflagelados, componentes do elo microbiano, sofrem forte controle pela predação (Lenz, 1992). Portanto, a predação pode ser considerada um importante regulador das teias alimentares microbianas (Lenz, 1992).

Finalmente, a mortalidade de bactérias por vírus parasitas tem sido também considerada um importante fator controlador da abundância e produção secundária bacteriana (Suttle, 1994). Os vírus ocorrem em elevada abundância, comparativamente às bactérias (12 a 15 vírus, por bactéria, segundo Lemke et al., 1997). No entanto, muito pouco ainda é conhecido sobre bacteriófagos líticos e seu papel nas teias alimentares microbianas em ecossistemas aquáticos (Vaqué & Pace, 1992).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Ao final desse capítulo, espero ter demonstrado a importância das teias alimentares microbianas para o funcionamento dos ecossistemas aquáticos, assim como alguns dos principais fatores que as regulam. Essas teias alimentares são responsáveis pela regeneração de nutrientes, associada ao processo de predação de bactérias por protozoários e constituem a base de cadeias alimentares dos metazoários em vários ecossistemas. O desenvolvimento relativamente recente dos conceitos a ela associados, indica que muito ainda resta para ser feito. Essa afirmação é especialmente válida nos ecossistemas aquáticos tropicais, especialmente aqueles ricos em compostos húmicos e rasos, colonizados por macrófitas aquáticas, como as áreas alagáveis e planícies de inundação. Nesses sistemas, o aporte de COD a partir dos produtores primários é considerável. Estudos recentes têm demonstrado que até 80% da biomassa de peixes em áreas alagáveis é composta por espécies que têm nos detritos sua principal fonte de alimento (Agostinho & Zalewski, 1996). Também a fauna benthica é composta principalmente por quironomídeos, que são detritívoros (Takeda et al., 1997). Por serem ecossistemas aquáticos com elevados aportes de COD e onde as teias alimentares são eminentemente baseados nos detritos, o papel das bactérias na transferência de carbono para os níveis tróficos superiores torna-se uma hipótese bastante razoável de ser endereçada.

A despeito da importância das bactérias no processamento da matéria orgânica, pouco se conhece sobre outros microrganismos, que têm sido negligenciados em função, principalmente de problemas metodológicos. Pode-se destacar, dentre eles a comunidade fúngica. O COD liberado durante a decomposição dos detritos suporta, juntamente com as bactérias, altos valores de biomassa e produção secundária de fungos (Weyers & Suberkropp, 1996). Também os detritos particulados são utilizados mais rapidamente e com grande eficiência por essa comunidade (Newell, 1993). Assim, esses resultados indicam que os fungos poderiam ser também um importante elo em teias alimentares detriticas, assumindo papel semelhante ao atribuído atualmente para as bactérias. Indubitavelmente a incorporação dessa comunidade nos modelos de teias alimentares microbianas representaria um grande avanço na compreensão do funcionamento dos ecossistemas aquáticos.

O grande impulso dado pela compreensão do papel ecológico de bactérias e das teias alimentares microbianas, além de permitir reavaliar os conceitos associados com a ciclagem de nutrientes e fluxo de energia em ecossistemas aquáticos, suscitaram novas questões, muitas das quais ainda não respondidas. Cabe aos ecólogos aquáticos, alterar suas visões tradicionais, responder algumas questões levantadas pelos novos conceitos, e finalmente, aperfeiçoar, remodelar ou mesmo propor novos modelos do fluxo de energia e da ciclagem de nutrientes. Sem a avaliação dos mecanismos que regulam as teias alimentares microbianas e da amplitude de sua atuação, dificilmente o funcionamento dos ecossistemas aquáticos será entendido em sua plenitude.

AGRADECIMENTOS

Sou profundamente grato pela revisão extremamente criteriosa e crítica do manuscrito pelo Dr. Paulo Cesar Abreu (Universidade Federal do Rio Grande), que foi fundamental para a reavaliação de alguns conceitos e inclusão de várias referências importantes. Sou também grato ao Dr. Fábio Amodeo Lansac Tôha (Departamento de Biologia e Nupélia, Universidade Estadual e Maringá), à Dra. Cláudia Costa Bonecker, MSc. Luís Felipe Machado Velho (Nupelia, Universidade Estadual de Maringá) e MSc. Luis Maurício Bini (Departamento de Biologia, Universidade Federal de Goiás) pelas valiosas sugestões.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abreu, C.A.; Biddanda, B.B.; Odebrecht, C., 1992. Bacterial dynamics of the Patos lagoon estuary, southern Brazil (32° S, 52° W): relationship with phytoplankton production and suspended material. *Estuar. Coas. Shelf Sci.*, 35: 621-635.
- Agostinho, A.A. & Zalewski, M., 1996. *A planície alagável do alto rio Paraná: importância e preservação*. Maringá, PR: Eduem. 100p.
- Azam, F.; Fenchel, T.; Field, J. G.; Gray, J. S.; Meyer-Reil, L.A.; Thingstad, F., 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar Ecol. Prog Ser.*, 10: 257-263.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R., 1996. Ecology. Oxford: Blackwell Science. 1068p.
- Benner, R.; Hodson, R.E.; Kirchman, D., 1988a. Bacterial abundance and production on mangrove leaves during initial stages of leaching and biodegradation. *Arch. Hydrobiol.*, 31: 19-26.
- Bjornsen, P.K., 1986. Automatic determinations of bacterioplankton biomass by means of image analyses. *Appl. Environ. Microbiol.*, 51: 1199-1204.
- Chróst, R.J. & Overbeck, J., 1990. Introduction: aims, problems, and solutions in aquatic microbial ecology. In: Chróst, R.J. & Overbeck, J. (eds.). *Aquatic microbial ecology: Biochemical and molecular approaches*. Springer-Verlag, p. 1-7.
- Chróst, R.J.; Overbeck, J.; Wcislo, R., 1988. Evaluation of the [3H]thymidine method for estimating bacterial growth rates and production in Lake Water: re-examination and methodological comments. *Acta Microbiologica Polonica*, 37(1): 95-112.
- Cole, J.J.; Findlay, S.; Pace, M. L., 1988. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview. *Mar Ecol.*, 34: 1-10.

- Coveney, M.F. & Wetzel, R.G., 1988. Experimental evaluation of conversion factors for the [3H] thymidine incorporation assay of bacterial secondary productivity. *Appl. Environ. Microbiol.*, 54(8): 2018-2026.
- Coveney, M.F., 1982. Bacterial uptake of photosynthetic carbon from freshwater phytoplankton. *Oikos*, 38: 8-20.
- Dickinson, G. & Murphy, K., 1998 Ecosystems: a functional approach. London: Routledge. 190p.
- Ducklow, H. W; Purdie, D.A.; Williams, P.J.L. & Davies, J.M., 1986. Bacterioplankton: A sink for carbon in a coastal plankton community. *Science*, 232: 865-867.
- Edwards, R.T., 1987. Sestonic bacteria as a food source for filtering invertebrates in two southeastern rivers. *Limnol. Oceanogr.*, 32(1): 221-234.
- Esteves, F.A., 1998. Fundamentos de limnologia. Rio de Janeiro: Interciência/FINEP, 575p.
- Fenchel, T., 1987. *Ecology of protozoa. The biology of free-living phagotrophic protists*. Madison: Science Tech Publishers, 197p.
- Findlay, S.; Carlough, L.; Crocker, M.T.; Gill, H.K., 1986a. Bacterial growth on macrophyte leachate and fate of bacterial production. *Limnol. Oceanogr.*, 31(6): 1335-1341.
- Findlay, S.; Meyer, J.L.; Risley, R., 1986b. Benthic bacterial biomass and production in two blackwater Rivers. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43(6): 1271-1276.
- Findlay, S.; Howe, K. & Fontvielle, D. Bacterial-algal relationship in streams of the Hubbard Brook Experimental forest. *Ecology*, 74: 2326-2336.
- Fuhrman, J.A. & Azam, F., 1980. Bacterioplankton secondary production estimates for coastal waters of British Columbia, Antarctica, and California. *Appl. Environ. Microbiol.*, 39(6): 1085-1095.
- Fuhrman, J.A. & Azam, F., 1982. Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton production in marine surface waters: evaluation and field results. *Mar Biol.*, 66: 109-120.
- Gasol, J.M.; Massana, R. & Pedos-Alió, C., 1997. Bacterial size structure as a method to analyze communities. In: Martins, M.T.; Sato, M.I.Z.; Tiedje, J.M.; Hagler, L.C.N.; Däbereiner, J. & Sanchez, P.S. (eds.). *Progress in Microbial Ecology*. São Paulo: SBM/ICOME. p.155-160.
- Giorgio, P.A.; Cole, J.J. & Cimbleris, A., 1997. Respiration rates in bacteria exceed phytoplankton production in unproductive aquatic systems. *Nature*, 385, 148-151.
- Goedkoop, W. & Johnson, R.K., 1992. Modelling the importance of sediment bacterial carbon for profundal macro invertebrates along a lake nutrient gradient. *Netherlands J. Aquat. Ecol.*, 26(2-4): 477-483
- Gould, S.J., 1996. The Power of the modal bacter, or why the tail can't wag the dog. In: Gould, S.J. (ed.) *Full House. The spread of excellence from Plato to Darwin*. New York: Harmony Books. 244 p.
- Granger, G., 1994. A ciência e as ciências. São Paulo: UNESP. 122p.
- Hagström, A., Larsson, U., Horstedt, P. & Normark, S., 1979. Frequency of dividing cells, a new approach to the determination of bacterial growth rates in aquatic environments. *Appl. Environ. Microbiol.*, 37: 805-812.
- Hessen, O., 1985. The relation between bacterial carbon and dissolved humic compounds in humic oligotrophic lakes. *FEMS Microbiol Ecology*, 31: 215-223.
- Hobbie, F.E. & Helfrich III, V.K., 1988. The effect of grazing by microprotozoans on production of bacteria. *Arch. Hydrobiol. Beih.*, 31: 281-288.
- Hobbie, J.E.; Daley, R.J.; Jaspas, S. Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescent microscopy. *Appl. Environ. Microbiol.*, 33: 1225-1228.
- Hobbie, J.E. & Helfrich III, J.V. K., 1988. The effect of grazing by microprotozoans on production of bacteria. *Arch. Hydrobiol.*, 31: 281-288.
- Iriberry, J.; Unanue, M.; Ayo, B.; Barcina, I.; Egea, L., 1990. Bacterial production and growth rate estimation from [3H] thymidine incorporation for attached and free-living bacteria in aquatic systems. *Appl. Environ. Microbiol.*, 56(2): 483-487.
- Jensen, L.M., 1983. Phytoplankton release of extracellular organic carbon, molecular weight composition, and bacterial assimilation. *Mar Ecol. Prog. Ser.*, 11: 39-48.

- Jørgensen, N.O.G., 1992a. Incorporation of [3H]leucine and [3H]valine in protein of freshwater bacteria: uptake kinetics and intracellular isotope dilution. *Appl. Environ. Microbiol.*, 58(11): 3638-3646.
- Jürgens, K., 1994. Impact of *Daphnia* on planktonic microbial food webs - a review. *Mar Microbial Food Webs*, 8(1-2): 295-324.
- Kirchman, D.L., 1992. Incorporation of thymidine and leucine in the subarctic Pacific: application to estimating bacterial production. *Mar. Ecol. Prog Ser*, 82: 301-309.
- Kirchman, D.; Ducklov, H.; Mitchell, R., 1982. Estimates of bacterial growth from changes in uptake rates and biomass. *Appl. Environ. Microbiol.*, 44(6): 1296-1307.
- Kirchman, D.; K'Neas, E.; Hodson, R., 1985. Leucine incorporation and its potential as a measure of protein synthesis by bacteria in natural aquatic systems. *Appl. Environ. Microbiol.*, 49(3): 599-607.
- Landim de Souza, M.F. & Couto, E.C.G. 1997. Net phytoplanktonic primary production, respiration and CO₂ loss in Gururema lagoon (Northern, Brazil). *Arquivos de Biologia e Tecnologia*, 10(1): 69-74
- Laybourn-Parry, J., 1992. *Protozoan plankton ecology*. London: Chapman & Hall. 231 p.
- Lemke, M. Wickstrom, C.E. & Leff, L.G., 1997. A preliminary study on the distribution of viruses and bacteria in lotic habitats. *Arch. Hydrobiol.*, 141: 67-74.
- Lemke, M.J.; Wickstrom, C.E.; Leff, L.G., 1997. A preliminary study on the distribution of viruses and bacteria in lotic habitats. *Arch. Hydrobiol.*, 141(1): 67-74.
- Lenz, J., 1992. Microbiol loop, microbiol food web and classical food chain: Their significance in pelagic marine ecosystems. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 37: 265-278.
- Lindell, M.J.; Granéli, W. & Tranvik, L.J., 1995. Enhanced bacterial growth in response to photochemical transformation of dissolved organic matter. *Limnol. Oceanogr.*, 40: 195-199.
- Lindell, M., 1996. Effects of sun light on organic matter and bacteria in lakes. Lund: Lund University. 136p. [PhD dissertation].
- Lindemann, R.L., 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23: 399-418.
- Moriarty, D.J. W., 1988. Accurate conversion factors for calculating bacterial growth rates from thymidine incorporation into DNA: elusive or illusive? *Arch. Hydrobiol. Beih.*, 31, 211-217.
- Moriarty, D.J.W., 1990. Techniques for estimating bacterial growth rates and production of biomass in aquatic environments. *Met. Microbiol.*, 22: 211-234.
- Morris, D.P. & Lewis Jr, M., 1992. Nutrient limitation of bacterioplankton growth in Lake Dillon, Colorado. *Limnol. Oceanogr.*, 37(6): 1179-1192.
- Moss, B. 1993. *Ecology of fresh water Man and Medium*. Blackwell Scientific Publ. Oxford. 417p.
- Munster, U. & Chróst, R.J., 1990. Origin, composition and microbial utilization of dissolved organic matter. In: Chróst, R. J.; Overbeck, J. (eds.). *Aquatic microbial ecology: Biochemical and molecular approaches*. Springer-Verlag, p. 8-46.
- Newell, S.Y., 1993. Decomposition of shoots of a salt-marsh grass. In: Jones, J. G. (Ed.). *Advances in microbial ecology*. New York: Plenum Press, 13: 301-325.
- Odum, E.P., 1983. *Ecologia*. Rio de Janeiro: Guanabara. 434p.
- Pedros Alió, C. & Guerreiro, R., 1994. Prokaryotology for the limnologist. In: Margalef, R. (ed.). *Limnology Now. A paradigm of planetary problems*. Amsterdam: Elsevier. p. 37-57.
- Pomeroy, L.R., 1974. The ocean's food web, a changing paradigm. *Bioscience*, 24:499-504. Pomeroy, L.R.; Hargrove, E.C.; Alberts, J.J., 1988. The ecosystem perspective. In: Pomeroy, L. R. & Alberts, J.J. (Eds.). *Concepts of ecosystem ecology*. Ecological Studies 67. Springer-Verlag, p. 17.
- Porter, K.G. & Feig, YS., 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.*, 25: 943-948.
- Priscu, J.C. & Downes, M.T. 1985. Relationship among nitrogen uptake, ammonium oxidation and nitrous oxide concentration in the coastal waters of western Cook Strait. New Zealand. *Estuarine Coastal and Shelf Sci.*, 20: 519-536.
- Rai, H. & Hill, G., 1984. Microbiology of Amazonian waters p 413-441 In: , Sioli H. (ed.). *The Amazon: limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers.
- Riemann, B.; Fuhrman, J.; Azam, F., 1982. Bacterial secondary production in freshwater measured by 3H- thymidine incorporation method. *Microb. Ecol.*, 8:101-114.

- Riemann, B. & Sondergaard, M., 1984. Measurements of diel rates of bacterial secondary production in aquatic environmental. *Appl. Environ. Microbiol.*, 47(4): 632-638.
- Riemann, B. & Sondergaard, M., 1986. Regulation of bacterial secondary production in two eutrophic lakes and in experimental enclosures. *J. of Plankton Research*, 8(3): 519-536.
- Roloff, B. & Micklisch, A., 1993. Partitioning of phosphate between blue-green algae and their accompanying bacteria in phosphate-limited culture. *Arch. Hydrobiol.*, 126(4): 405-416.
- Salonen, K., 1981. The ecosystem of the oligotrophic lake Pääjärvi. *Theor. Angew. Limnol. Verh.* 21: 448-453.
- Sherr, E. & Sherr, B., 1988. Role of microbes in pelagic food webs: A revised concept. *Limnol. Oceanogr.*, 33: 1225-1227.
- Simon, M. & Azam, F., 1989. Protein content and protein synthesis rates of planktonic marine bacteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 51: 201-213.
- Simon, M.; Cho, B.C.; Azam, F., 1992. Significance of bacterial biomass in lakes and the ocean: comparison to phytoplankton biomass and biogeochemical implications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 86: 103-110.
- Smits, J.D. & Riemann, B., 1988. Calculation of cell from [3H] thymidine incorporation with freshwater bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.*, 54(9): 2213-2219.
- Suttle, C.A. 1994. The significance of viruses to mortality in aquatic microbial communities. *Microbial Ecology*, 28: 237-243.
- Takeda, A.M.; Shimizu, G.Y & Higuti, J., 1997. Variações espaço-temporais da comunidade zoobêntica. In: Vazzoler, A.E.A.M., Agostinho, A.A. & Hahn, N.S. (Eds.) *A planície de inundação do alto rio Paraná*. Maringá, Eduem, p. 157-177.
- Thomaz, S.M.; Roberto, M.C. & Bini, L.M., 1997. Caracterização limnológica dos ambientes aquáticos e influência dos níveis fluviométricos. In: Vazzoler, A.E.A.M.; Agostinho, A.A. & Hahn, N.S. (eds.) *A planície de inundação do alto rio Paraná*. Maringá, Eduem, p. 71-100.
- Thomaz, S.M. & Esteves, F.A., 1997a. Secondary productivity (3H-leucine and 3H-thymidine incorporation), abundance and biomass of the epiphytic bacteria attached to detritus of *Typha domingensis* Pers. in a tropical coastal lagoon. *Hydrobiologia*, 357: 17-26.
- Thomaz, S.M. & Esteves, F.A., 1997b. Bacterial dynamics in periphyton from different regions of a tropical coastal lagoon. *Arch. Hydrobiol.*, 139(4): 495-507.
- Thomaz, S.M. & Wetzel, R.G., 1995. [3H]Leucine incorporation methodology to estimate epiphytic bacterial biomass production. *Microb. Ecol.*, 29: 63-70.
- Thomaz, S.M., Bozelli, R.L. & Esteves, F.A., no prelo. Secondary production and counts of the planktonic bacteria in different clear-water bodies of the Amazon. *Ciência & Cultura*. 1998.
- Tobin, R. S. & Anthony, D.H.J., 1978. Tritiated thymidine incorporation as a measure of microbial activity in lake sediments. *Limnol. Oceanogr.*, 23: 161-165.
- Toolan, T.; Wehr, J.D.; Findlay, S., 1991. Inorganic phosphorus stimulation of bacterioplankton production in a meso-eutrophic lake. *Applied and Environ. Microbiol.*, 57(7): 2074-2078.
- Tranvik, L.J. 1988. Availability of dissolved organic carbon for planktonic bacteria in oligotrophic lakes of differing humic content. *Microbial Ecology*, 16: 311-322.
- Tranvik, L.J. 1989a. *Bacterioplankton in humic lakes: A link between allochthonous organic matter and pelagic food webs*. Lund: Lund University. 104p. [PhD dissertation].
- Tranvik, L.J. 1989b. Bacterioplankton growth, grazing mortality and quantitative relationship to primary production in a humic and a clearwater lake. *J. Plankton Research*, 11: 985-1000.
- Thurman, E.M., 1985. *Organic geochemistry of natural waters*. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers. Turner, J.T. & Roff, J.C., 1993. Trophic levels and trophospecies in marine plankton: lessons from the microbial food web. *Marine Microbial Food Webs*, 7(2): 225-248.
- Vaque, D. & Pace, M.L., 1992. Grazing on bacteria by flagellates and cladocerans in lakes of contrasting food-web structure. *J. Plankton Research*, 14(2): 307-321.
- Wagener, S.M.; Oswood, M. W. & Shimel, J.P. 1998. River and soil: Parallels in carbon and nutrient processing. *BioScience*, 48: 104-108.

- Waichman, A. V., 1996. Autotrophic carbon sources for heterotrophic bacterioplankton in a floodplain lake of central Amazon. *Hydrobiologia*, 341: 27-36.
- Wang, L.; Miller, T.D.; Prisco, J.C., 1992 Bacterioplankton nutrient deficiency in a eutrophic lake. *Arch. Hydrobiol.*, 125(4):423-439.
- Wetzel, R.G. *Limnology*. Philadelphia: Saunders. 1983.
- Wetzel, R.G., 1989. Wetland and littoral interfaces of lakes: productivity and nutrient regulation in the Lawrence lake ecosystem. In: Sharitz, R. R.; Gibbons, J. W. (Eds.). *Freshwater wetlands and wildlife*. Oak Ridge, Tennessee: USDOE Office of Scientific and Technical Information, p.283-302. (Symposium series).
- Wetzel, R.G., 1993. Microcommunities and microgradients: linking nutrient regeneration, microbial mutualism, and high sustained aquatic primary production. *Netherlands J. Aquat. Ecol.*, 27: 1-7.
- Wetzel, R.G., 1985. Death, detritus, and energy flow in aquatic ecosystems. *Freshwater Biology*, 33: 83-89.
- Wetzel, R.G. & Likens, G.E., 1991. *Limnological analyses*. New York: Springer Verlag, 391 p.
- Weyers, H. & Suberkropp, K., 1996. Fungal and bacterial production during the breakdown of yellow poplar leaves in 2 streams. *J. North Am. Benth. Soc.*, 15: 408-420.