



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS**  
**INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

Departamento de Botânica

**Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal**



**UFMG**

**JEREMIAS ANTÔNIO CHINDIA**

**EFEITOS DE DIFERENTES DIMENSÕES CELULARES NA  
SEDIMENTAÇÃO DE ESPÉCIES FITOPLANCTÔNICAS**

**Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Departamento de Botânica do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.**

**Área de Concentração: Limnologia**

**BELO HORIZONTE – MG**

**2015**



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS**  
**INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

Departamento de Botânica

**Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal**



**JEREMIAS ANTÓNIO CHINDIA**

**EFEITOS DE DIFERENTES DIMENSÕES CELULARES NA  
SEDIMENTAÇÃO DE ESPÉCIES FITOPLANCTÔNICAS**

**Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Departamento de Botânica do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.**

**Área de Concentração: Limnologia**

**Orientador: Prof. Dr. Cleber Cunha Figueredo**

**Universidade Federal de Minas Gerais**

**BELO HORIZONTE – MG**

**2015**

043

Chindia, Jeremias António.

Efeitos de diferentes dimensões celulares na sedimentação de espécies fitoplanctônicas [manuscrito] / Jeremias António Chindia. – 2012.

52 f. : il. ; 29,5 cm.


Orientador: Cleber Cunha Figueredo.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Departamento de Botânica.

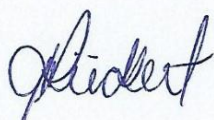
1. Fitoplâncton - Teses. 2. Sedimentação – Taxas – Teses. 3. Tamanho celular. 4. Coluna de sedimentação. 5. Biologia vegetal – Teses. I. Figueredo, Cleber Cunha. II. Universidade Federal de Minas Gerais. Departamento de Botânica. III. Título.

CDU: 581

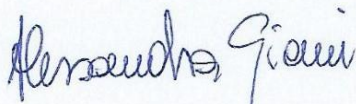
Dissertação defendida e aprovada, em 20 de fevereiro de 2015, pela banca examinadora constituída pelos professores:



*Dr. Cleber Cunha Figueredo (orientador) – UFMG*



*Dra. Gabriela Von Rückert Heleno – UNILESTE*



*Dra. Alessandra Giani – UFMG*

Dedico esse trabalho aos meus filhos, que me ajudam não só a sonhar, mas a tornar os sonhos reais.

*“Aprendi que a coragem não é a  
ausência do medo, mas o triunfo  
sobre ele ...”*

Nelson Mandela

## **AGRADECIMENTOS**

Ao meu orientador, Prof. Cleber Cunha Figueredo, pela paciência em responder os meus e-mails ainda em Moçambique e por assumir a responsabilidade de me receber como seu aluno de Mestrado. Pela grande oportunidade e por contribuir com a minha formação numa área que sempre foi do meu interesse e de meu país. Pela colaboração, amizade e paciência. Muito obrigado!!!

À Profa Gabriela von Rückert Heleno, membro da banca examinadora, pelas observações pontuais e precisas que ajudaram em muito na melhoria do trabalho, trazendo contribuições importantes para mais um aprendizado.

À Profa. Alessandra Giani, pelo carinho e atenção. Por ter garantido a execução do trabalho ao fornecer as culturas e por aceitar a “bagunça” durante os procedimentos experimentais. Pela excelente colaboração como membro da banca examinadora. As suas observações foram extremamente importantes para a melhoria do trabalho e como parte um aprendizado relevante para mim.

Ao coordenador do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Prof. João Renato, por todo o apoio ao longo desses 2 anos. À Profa. Rosy, pelo fechamento de todo esse processo como atual coordenadora do PPGBV. Às secretárias Sônia e Denise, pelos auxílios em etapas importantes no andamento de meu Mestrado.

À Profa. Denise Maria Trombert de Oliveira, que fez questão de prontamente responder aos e-mails vindos de Moçambique, prontificando-se a ajudar-me. Recordo-me como se fosse hoje de tão feliz que fiquei.

Ao Prof. Clemens Schindwein, sempre muito antecioso com o seu sorriso.

Aos Professores Ary Texeira de Oliveira-Filho, Leandro Cézanne de Souza Assis, Alexandre Salino, Fernando Silveira, João Renato, José Pires Lemos, Luzia Valentina Modolo, Queila de

Souza Garcia e Rosy Mary, pela atenção, carinho, companheirismo e conversas pelos corredores do ICB, que muitas vezes me confortavam.

Aos funcionários e técnicos do Departamento de Botânica, em especial à Elenice, que no primeiro dia já foi atenciosa fazendo questão de me apresentar o Laboratório, servindo-me café. Pela sua participação e dedicação para que eu conseguisse cultivar as algas e usar o laboratório de forma independente “... Jeremias, você deve ficar independente!”.

Aos alunos do Programa, especialmente à Leila e ao Dido, que foram aqueles com quem tive um primeiro contacto e que facilitaram a minha inserção ao “novo mundo”.

Aos meus colegas de laboratório, Arthur, Cíntia, Gabriela, Gustavo, Luciana, Pedro e Priscila pelo companheirismo, solidariedade e incentivo. Aos colegas do Laboratório de Ficologia, Simone, Valquíria, Naíla, Daniel, Fabiano, Marcele, Marcela, André, Rodrigo. Aos colegas do “laboratório” improvisado na sala 236, Samuel, Leandro, Bruna, Fernanda, José Neiva e Stefane. Obrigado pelo companheirismo! Vocês foram fundamentais para mim nos momentos em que mais estressantes.

Ao Eliseu Armando, meu amigo, que com o seu encorajamento tornou real a realização do mestrado, que até então era apenas uma miragem.

Aos meus dois pais, António Chindia e Tio Joaquim Massingira, pelo incentivo e apoio.

À minha mãe, Verónica Mutemba, já falecida. Agora sei que herdei dela a coragem de ir atrás do que a gente quer e sempre sonhar o mais alto possível.

Às minhas mães adotivas, Olga Mutemba, Carnecida Mutemba e Lina Cossa, que sempre me deram forças e faziam questão de me dizer, logo após à perda da minha mãe, “se você quer vencer, você deve estudar, não importe os obstáculos, você deve estudar e estudar”. Muito obrigado!

Aos meus irmãos, Aive, Antónia, Diwalter, Ito, Dani e João, que aceitaram o fato de muitas vezes eu não ter assumido a responsabilidade de “mais velho” e, em alguns momentos que o assumi, acabei cometendo alguns erros.

Aos meus primos e sobrinhos do coração, Yummy, Nilza, Inês, Dinoca, Chico, Rodi e Valda, meus grandes companheiros e exemplos a seguir.

Às minhas cunhadas Thelma Buchir e Valdinha pelo companheirismo.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq, pela concessão da bolsa de estudo.

Por fim, mas de forma muito especial e honrosa,

**À minha mulher Tânia Buchir e aos meus filhos Kayla e Kalú. O que seria de mim sem vocês me dando força e aceitando a minha ausência?! Muito obrigado!**

A todos que contribuíram para que esse trabalho tornasse real, OBRIGADO

## SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS E FIGURAS .....	11
RESUMO .....	13
ABSTRACT .....	14
1 – INTRODUÇÃO.....	15
1.1 – Sedimentação como importante fator de perdas para o fitoplâncton.....	15
1.2 – Características extrínsecas e intrínsecas determinando o ritmo de sedimentação do fitoplâncton .....	16
2 - OBJETIVO.....	20
3 – HIPÓTESES .....	20
4 – MATERIAIS E MÉTODOS.....	21
4. 1 – Espécies utilizadas no experimento .....	21
4. 2 – Experimentos .....	22
4.2.1 – Estrutura e montagem da SETCOL.....	23
4.2.2 – Quantificação de células fitoplanctônicas e da taxa de sedimentação.....	25
4. 3 – Métodos estatísticos .....	29
5 – RESULTADOS .....	30
5.1 - Comparação das taxas de sedimentação das diferentes espécies em meio de cultura e na amostra de campo.....	30
5.2 – Efeitos de dimensões das células fitoplanctônicas nas suas taxas de sedimentação ...	31
5.2.1 - Conjunto geral de dados .....	31
5.2.2 – Experimentos somente com culturas .....	32

5.2.3 - <i>Espécies cultivadas sem estruturas de mobilidade</i> .....	33
5.2.4 - <i>Verificação dos modelos aos dados de biovolume, área superficial e razão área superficial:biovolume para todas as espécies cultivadas</i> .....	34
5.2.5 - <i>Validação do modelo mais adequado aos dados obtidos para as espécies amostradas no campo</i> .....	35
5.2.6 – <i>Avaliação das taxas de sedimentação para todo o conjunto de dados</i> .....	36
6. DISCUSSÃO .....	38
7. CONCLUSÕES .....	45
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	46

## LISTA DE TABELAS E FIGURAS

- Tabela 1:** Densidade relativa das espécies no início do ensaio, obtidos logo após a homogeneização das amostras. ....24
- Tabela 2:** Fórmulas empregadas para os cálculos do volume e da área superficial com base na relação entre a morfologia das espécies e formas geométricas mais similares. (Adaptada de Rott, 1981; Sun & Liu, 2003). ....27
- Figura 1.** Desenho esquemático da coluna de sedimentação mostrando as três frações a serem recolhidas e as principais variáveis obtidas a partir destas:  $V_f$  - volume flutuante;  $b_f$  - biomassa flutuante;  $V_r$  - volume restante;  $b_r$  - biomassa remanescente;  $V_s$  - volume sedimentado e  $b_s$  - biomassa sedimentada. (Adaptado de Biefang, 1981). 23
- Figura 2.** Valores médios das taxas de sedimentação das espécies da cultura do banco do laboratório de Ficologia da UFMG. Barras verticais indicam os valores de desvio-padrão. (ANOVA;  $p > 0,001$ ; seguida do teste de Tukey). Resultado do teste de Tukey apresentado na tabela lateral. Ma: *Microcystis aeruginosa* 2; Mc: *Monoraphidium contortum* 111; Act: *Actinastrum* sp. 49; Ct: *Crucigenia tetrapedia* 59; Sb: *Sphaerocavum brasiliense* 126; Ce: *Cryptomonas erosa* 78; Ank: *Ankistrodesmus* sp. 54; Cv: *Chlorella vulgaris* 56; Si: *Staurastrum iotanium* 113; Ol: *Oocystis lacustris* 63; Chl21 e Chl55: *Chlamydomonas* sp. (culturas 21 e 55) Sl; *Staurastrum leptocladum* 32. ....30
- Figura 3.** Valores médios das taxas de sedimentação das espécies obtidas em amostragem no campo. Barras verticais indicam os valores de desvio-padrão. (ANOVA;  $p > 0,001$ ; seguida do teste de Tukey). Resultado do teste de Tukey (Clost: *Closteriopsis* sp.; Nit: *Nitzschia* sp.; Dq: *Desmodesmus quadricauda*; Ce: *Cryptomonas erosa*, Aul: *Aulacoseira granulata*; Tra: *Trachelomonas volvocina*; Pha: *Phacus orbicularis*; Pe: *Peridinium* sp e Cc: *Cryptomonas curvata*). ....31

<b>Figura 4.</b> Conjunto geral de dados, em valores absolutos, mostrando a relação entre a taxa de sedimentação e dimensões das células: biovolume (A), área superficial (B) e razão áreas superficial:biovolume (C).....	32
<b>Figura 5.</b> Análise de regressão linear dos dados logaritmizados relacionando a taxa de sedimentação com: (A) o biovolume ( $r^2 = 0,601$ ; $p = 0,002$ ), (B) a área superficial ( $r^2 = 0,587$ ; $p < 0,002$ ) e (C) a razão área superficial:biovolume ( $r^2 = 0,523$ ; $p = 0,005$ ) das espécies fitoplanctônicas cultivadas. ....	33
<b>Figura 6.</b> Análise de regressão linear dos dados logaritmizados relacionando taxa de sedimentação e o biovolume ( $r^2 = 0,697$ ; $p = 0,010$ ) (A), a área superficial ( $r^2 = 0,629$ ; $p = 0,019$ ) (B) e a razão área superficial:biovolume ( $r^2 = 0,659$ ; $p = 0,014$ ) (C) das espécies fitoplanctônicas cultivadas que não apresentam estruturas de mobilidade. ....	33
<b>Figura 7.</b> Correlação das taxas sedimentação reais com as taxas previstas segundo os modelos obtidos para cada uma das dimensões (biovolume, área superficial e razão S:V). Em A são mostrados resultados previstos por modelos considerando todas as espécies cultivadas, enquanto em B são apresentados resultados previstos por modelos considerando apenas as espécies sem mobilidade. ....	34
<b>Figura 8.</b> Correlação entre a taxa de sedimentação real de espécies obtidas em amostras de campo com os valores previstos pelo modelo baseado no biovolume celular. ....	36
<b>Figura 9.</b> Relação entre as taxas de sedimentação reais, obtidas nos experimentos utilizando culturas e amostras de campo, e aquelas previstas pelo modelo obtido a partir do biovolume. ....	37

## RESUMO

A mortalidade devido ao envelhecimento, ao parasitismo e à herbivoria (ou predação) são causas de perdas para a maioria dos organismos. Para o fitoplâncton, adicionam-se a estas causas, o escoamento horizontal e a sedimentação. A sedimentação é determinada pelo desaparecimento de células na parte superior e pela chegada das mesmas na parte inferior da coluna d'água. A manutenção de uma população fitoplanctônica na região eufótica depende, entre outros fatores, do tamanho e forma dos organismos fitoplanctônicos. De acordo com a lei de Stokes, a taxa sedimentação varia em função do quadrado do raio da partícula. O objetivo deste trabalho é verificar a influência de diferentes aspectos dimensionais sobre a taxa de sedimentação de espécies fitoplanctônicas. As hipóteses foram de que os aspectos dimensionais determinam a taxa de sedimentação do fitoplâncton. Uma vez que o aumento no volume ( $V$ ) da célula aumenta sua sedimentação, mas ao mesmo tempo o aumento de sua área superficial ( $S$ ) tende a causar uma maior resistência à sedimentação, espera-se que razão  $S:V$  permita uma maior previsibilidade da taxa de sedimentação do fitoplâncton do que outras variáveis morfológicas. Neste trabalho, experimentos foram realizados para se determinar as taxas de sedimentação de diferentes espécies cultivadas e obtidas em campo utilizando colunas de sedimentação. Os indivíduos foram medidos para obtenção das dimensões de interesse e quantificados para cálculos de suas taxas de sedimentação. Os valores médios da taxa de sedimentação foram comparados entre si por Análise de Variância de uma via, seguida por teste Tukey. A dependência da taxa de sedimentação em relação às dimensões celulares foi avaliada mediante análises de regressão linear. A verificação de melhor ajuste entre resultados obtidos por modelos e dados reais foi feita por meio de análises de correlação de Pearson. Observou-se que os dois modelos baseados em biovolume geraram a previsão que melhor se ajustou aos dados de sedimentação real do fitoplâncton em culturas. A taxa de sedimentação real das espécies obtidas no campo foi positivamente correlacionada à taxa de sedimentação prevista pelo modelo baseado em biovolume celular.

**Palavras-chave:** Fitoplâncton, dimensão celular, taxa de sedimentação, coluna de sedimentação.

## ABSTRACT

The mortality due to aging, parasitism and herbivory are causes of losses for all organisms. For phytoplankton settling, and water flow are also important. Settling is observed as the disappearance of cells from the top section or their arrival at the bottom of the water column. The prevalence of phytoplankton populations in the illuminated layers depends on the size and shape of the cell. The Stokes law establish that the settling rate of a particle varies with the square of its radius. The objective of this study is to verify the influence of different dimensions on the settling rate of phytoplankton species. The hypothesis is that the dimension determine phytoplankton settling rate. It is expected that the ratio between surface area and biovolume affects the settling rate more strongly than each of these dimensions alone. We also hypothesize that this ratio could generate a greater predictability of phytoplankton settling rate. The experiments were performed in SETCOLs (settling columns), which allow determine the settling rate for cultivated species and other species obtained from a reservoir. After performing experiments, the organisms were quantified and measured to obtain their settling rates and different aspects of their size – biovolume (V), surface area (S) and ratio S:V. The species settling rates were compared by one-way ANOVA, followed by a Tukey test. The dependence of settling rate in relation to cell dimensions was assessed by a linear regression analysis, generating predictive models to estimate settling rates. The adjustment between models and real data was verified by Pearson correlation analyses. The two models based on biovolume were the best predictors of the real settling rates of phytoplankton cultures and could be used to predict the settling of the species obtained in field samples.

**Key words:** Phytoplankton, cell size, settling rate, settling column.

## **1 – INTRODUÇÃO**

A mortalidade devido ao envelhecimento, ao parasitismo e à herbivoria são causas de perdas para os organismos. Para o fitoplâncton, adicionam-se a estes fatores, o escoamento horizontal e a sedimentação, uma vez que a maioria destes organismos, além de terem densidade maior que a da água, apresentam baixa mobilidade (Fahnenstiel *et al.*, 1995; Padisák *et al.*, 2003).

### **1.1 –Sedimentação como importante fator de perdas para o fitoplâncton**

As condições luminosas nas camadas mais profundas são geralmente limitantes ao crescimento populacional de muitos dos organismos fitoplanctônicos, devido à sua estratégia essencialmente autotrófica (Smayda, 1974). A taxa de crescimento como resposta às diferentes disponibilidades de luz está entre as principais características que determinam o sucesso ecológico das espécies fitoplanctônicas (Litchman e Klausmeier, 2008). Embora o crescimento de espécies fitoplanctônicas seja distinto em função da disponibilidade de luz, sendo algumas melhor adaptadas à intensidade luminosa mais baixa, a maioria depende das condições de maior luminosidade na zona eufótica. A sedimentação, caracterizada como o desaparecimento de células na camada superior e iluminada da coluna d'água e a chegada das mesmas na parte inferior dessa coluna (Walsby e Holland, 2006), deveria ser um problema para que estas mantivessem populações viáveis no corpo d'água. Assim, a grande diversidade de espécies fitoplanctônicas geralmente observada na zona eufótica resulta do fato das mesmas apresentarem estratégias que minimizem ou compensem as perdas por sedimentação (Huisman e Sommeijer, 2002), tendendo a gerar uma distribuição vertical heterogênea (Mellard *et al.*, 2011).

O fitoplâncton é responsável por cerca de metade da produção primária global, desempenha um papel importante na maioria dos ciclos biogeoquímicos e forma a base das teias alimentares aquáticas (Falkowski *et al.*, 2004). Desse modo, a sua distribuição vertical irregular ao longo da coluna d'água tem influência sobre a dinâmica dos ecossistemas aquáticos e resulta, principalmente, das suas taxas de sedimentação (Håkanson, 1984) e de crescimento populacional. No que se refere à ciclagem do carbono, por exemplo, a sedimentação mais rápida e a decomposição mais lenta de organismos fitoplanctônicos maiores conduz a uma exportação proporcionalmente maior de carbono para o fundo da coluna d'água (Håkanson, 1984). Este cenário e outros determinados pelas taxas de sedimentação desses organismos podem acarretar em alterações na estrutura e no funcionamento da cadeia trófica dos ecossistemas aquáticos. Assim, entender os processos envolvendo a sedimentação do fitoplâncton é um aspecto fundamental para compreender não somente a ecologia dessa comunidade, mas também importantes características do funcionamento do ecossistema.

## **1.2 – Características extrínsecas e intrínsecas determinando o ritmo de sedimentação do fitoplâncton**

Para Huisman *et al.* (2002), a manutenção de uma população fitoplanctônica na região eufótica da coluna d'água é devida à existência de turbulência como um fator extrínseco afetando o ritmo de sedimentação das células. Assim, haveria uma turbulência mínima, abaixo da qual as células fitoplanctônicas seriam perdidas por sedimentação em um ritmo maior do que as suas taxas de crescimento. Além dessas condições ambientais, as características intrínsecas das espécies também contribuem para a sua resistência às perdas por sedimentação. Segundo Sourina (1982), a sedimentação não leva à perda total de populações fitoplanctônicas devido a estratégias selecionadas há centenas de milhões de anos, muitas das

quais ligadas à forma e ao tamanho dos indivíduos. Assim, ainda que a turbulência seja determinante da distribuição das espécies planctônicas ao longo da coluna d'água, essas estratégias auxiliam na sua manutenção na zona eufótica, o que permite que tais espécies sejam bem sucedidas em lagos e oceanos.

O tamanho e forma das células são importantes características dos organismos fitoplanctônicos (Serra *et al.*, 2003; Litchman e Klausmeier, 2008). Estas duas características determinam a fisiologia (p. ex. absorção de nutrientes e taxas de crescimento) e outros aspectos da ecologia (p. ex. herbivoria e sedimentação) destes organismos (Naselli-Flores & Barone, 2011; Stanca *et al.*, 2013). Hansen *et al.* (1997), por exemplo, reafirmaram esta relação ao demonstrar que a herbivoria e a taxa máxima de ingestão de presas por organismos zooplanctônicos diminui com o aumento do tamanho do fitoplâncton. Paralelamente, no processo evolutivo de uma espécie fitoplanctônica, a diminuição do tamanho do seu corpo está relacionada com a possibilidade de minimização de perdas por sedimentação (Padisák *et al.* 2003). Assim, o aumento das dimensões celulares ou a formação de colônias, por exemplo, deixam de serem vistos apenas pelo aspecto favorável como estratégia de fuga à herbivoria (Padisák *et al.*, 2003), mas também como fator negativo em relação a um aumento na taxa de sedimentação.

De acordo com a lei de Stokes, a taxa sedimentação varia em função do quadrado do raio da partícula, segundo a equação 1:

$$\psi = 2gr^2 (\rho_p - \rho_w) / 9\eta; \quad \text{[Equação 1]}$$

Onde:  $\psi$  é a taxa de sedimentação ( $m \cdot s^{-1}$ ),  $g$  é aceleração gravitacional,  $r$  é o raio da partícula esférica (m),  $\rho_p$  é a densidade da partícula,  $\rho_w$  é a densidade do meio fluido e  $\eta$  é a viscosidade dinâmica.

A comunidade fitoplanctônica corresponde a um grupo microscópico diverso, polifilético, formado por procariontes e eucariontes essencialmente fotossintetizantes. Os

organismos que compõem essa comunidade apresentam uma grande diversidade de tamanhos e formas (Padisák *et al.*, 2003; Naselli-Flores *et al.*, 2007). A diversidade morfológica do fitoplâncton, dentre outros aspectos, está relacionada com a capacidade de manutenção destes organismos ao longo da coluna d'água, em relação aos gradientes verticais físicos, químicos e biológicos que ocorrem nos ecossistemas aquáticos (Sun & Liu, 2003; Hall & Paerl, 2011; Stanca *et al.*, 2013; Naselli-Flores, 2013). Esta diversidade é expressa, por exemplo, quanto a fatores relacionados ao tamanho e forma da célula, sua organização ou não em colônias, presença ou ausência de protuberâncias (espinhos e braços) ou mucilagem (Riebesell, 1989; Naselli-Flores *et al.*, 2007), estrutura (número de células em uma colônia, suas dimensões e arranjo, etc.) e porosidade (Karakas *et al.*, 2009) e estado de agregação das células (Sciascia *et al.*, 2013). Além disso, mesmo indivíduos de uma mesma espécie, morfológicamente idênticos, podem apresentar taxas de sedimentação diferenciadas na dependência de sua posição na água. Estudando a sedimentação em relação a aspectos morfológicos, por exemplo, Padisák *et al.* (2003) observaram, por meio de modelos macroscópicos, que os organismos fitoplanctônicos cilíndricos alongados não mudam sua posição enquanto sedimentam. Aqueles que iniciam a sua sedimentação na posição horizontal permanecem desse modo e afundam mais lentamente que os que iniciam na posição transversal e muito mais lentamente que aqueles sedimentando na posição vertical. Estes autores verificaram também que estruturas como espinhos (presença ou ausência, números, comprimento, arranjo) permitem aos organismos resistirem mais à sedimentação e que filamentos retos têm maior resistência à sedimentação comparativamente aos espiralados.

Além do tamanho e forma afetando a sedimentação, algumas células fitoplanctônicas apresentam estruturas de mobilidade, tais como flagelos e aerótopos. As Dinófitas, por exemplo, formam um grupo de algas flageladas com elevada mobilidade que usam parte da sua energia para o deslocamento e a manutenção no nível apropriado de luz, ao longo da

coluna d'água (Richardson e Cullen, 1995). Porém, este movimento das células flageladas é facilitado quando o meio não se encontra muito turbulento (Margalef, 1978). As cianobactérias regulam a flutuabilidade e deslocamento ao longo da coluna d'água por meio de suas vesículas de gás ou aerótopos (Walsby e Holland, 2006; Naselli-Flores & Barone, 2011). Entretanto, ambas as estratégias são menos comuns e, de forma geral, a minoria das células fitoplanctônicas apresenta flutuabilidade neutra ou positiva devido a estruturas de mobilidade (Reynolds, 1993).

Segundo Mellard *et al.* (2011), o estudo sobre heterogeneidade espacial da comunidade fitoplanctônica é bem representado pela dimensão vertical da coluna d'água, uma vez que os gradientes de luz, concentração de nutrientes, temperatura, velocidade de circulação e turbulência são muito mais acentuados verticalmente do que horizontalmente. Por isso, para um maior entendimento da ecologia do fitoplâncton, é importante pesquisar a distribuição vertical destes organismos (Hall & Paerl, 2011). Considerando os aspectos acima mencionados, o presente trabalho consta de um estudo no qual se propõe fazer uma abordagem sobre a influência da morfologia e do tamanho dos organismos fitoplanctônicos na sua taxa de sedimentação. Pesquisas baseadas nas características das células fitoplanctônicas estão sendo cada vez mais usadas para explicar a organização destas comunidades (Litchman & Klausmeier, 2008), pois os resultados auxiliam no entendimento da abundância populacional (Scavia & Fahnenstiel, 1987), da produtividade primária (Sciascia *et al.*, 2013) e dos padrões de sucessão sazonal (Sommer, 1984).

## **2 - OBJETIVO**

Ainda que as espécies fitoplanctônicas possam apresentar grandes variações nos valores de área superficial e biovolume, a razão  $S:V$  varia relativamente pouco entre espécies (Reynolds, 1993). Além disso, uma vez que  $V$  varia essencialmente com o cubo do diâmetro e  $S$  varia com o quadrado do mesmo, nota-se que essas três dimensões variam de modo distinto ao longo do gradiente de tamanho do fitoplâncton. Deste modo, é de interesse identificar qual variável seria a melhor descritora do ritmo de sedimentação na comunidade fitoplanctônica. Neste trabalho, o objetivo geral foi verificar a influência destes diferentes aspectos dimensionais na taxa de sedimentação de espécies fitoplanctônicas.

## **3 – HIPÓTESES**

Considerando que espécies de maior biovolume tenderiam a sedimentar mais rapidamente, mas ao mesmo tempo a maior área superficial geraria uma maior resistência à sedimentação, a previsão do ritmo de sedimentação talvez devesse ser mais adequada a partir da razão  $S:V$ . Diante deste cenário, as hipóteses deste trabalho são:

- A área superficial, o biovolume e a razão  $S:V$  determinam a taxa de sedimentação do fitoplâncton.
- A razão  $S:V$  afeta mais fortemente a taxa de sedimentação do fitoplâncton e permite uma maior previsibilidade da mesma do que  $S$  e  $V$  isoladamente.

## 4 – MATERIAIS E MÉTODOS

### 4.1 – Espécies utilizadas no experimento

As espécies avaliadas nos experimentos foram constituídas por dois grupos, um formado por culturas e outro por espécies obtidas em amostra de campo. Os dois grupos foram assim constituídos para que fosse extraída uma equação de previsão (modelo) da taxa de sedimentação com base em uma dada característica morfológica das espécies cultivadas e depois aplicar o mesmo para a amostra de campo, verificando o ajuste deste modelo a uma condição real. As espécies fitoplanctônicas foram selecionadas considerando possíveis diferenças quanto a algumas variáveis morfológicas que poderiam influenciar suas taxas de sedimentação. Assim, os critérios adotados para discriminar os organismos incluíram o tamanho e forma dos indivíduos, bem como a presença e ausência de estruturas de mobilidade (aerótopos e flagelos).

Foram selecionadas algumas espécies fitoplanctônicas do banco de culturas do Laboratório de Ficologia da Universidade Federal de Minas Gerais, coordenado pela professora Alessandra Giani, aqui indicadas pelos seus respectivos números de registro no banco (*Chlamydomonas* sp. 21, *Chlamydomonas* sp. 55, *Actinastrum* sp. 49, *Ankistrodesmus gracilis* 54, *Chlorella vulgaris* 56, *Crucigenia tetrapedia* 59, *Oocystis lacustris* 63, *Monoraphidium contortum* 111, *Staurastrum leptocladum* 32, *Staurastrum iotanium* 113, *Cryptomonas erosa* 78, *Microcystis aeruginosa* 2 e *Sphaerocavum brasiliense* 126). Estas espécies foram cultivadas em meio WC (Guillard and Lorenzen, 1972), mantidas a  $22\pm 1^\circ\text{C}$  e  $18 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  fornecidas por lâmpadas fluorescentes brancas (OSRAM L30W/765), em um ciclo de luz: escuro 12:12. A partir do banco de culturas foram escolhidas espécies que cresciam sem a presença de mucilagem, uma vez que esta poderia modificar a real dimensão das partículas. Assim, a maioria das espécies estava crescendo de modo unicelular, uma vez

que estruturas coloniais são frequentemente mantidas a partir da ocorrência de mucilagem. A única exceção foi *Crucigenia tetrapedia* 59, porque, diferentemente de outras formas coloniais, não apresentou mucilagem e a sua forma geométrica esteve bem definida.

As espécies que representaram a amostra de campo (*Closteriopsis* sp, *Nitzschia* sp, *Trachelomonas volvocina*, *Cryptomonas erosa*, *Cryptomonas curvata*, *Peridinium* sp, *Desmodesmus quadricauda*, *Aulacoseira granulata* e *Phacus* sp) foram coletadas, em março de 2014, na Lagoa do Nado, um pequeno reservatório da Bacia do Córrego do Nado, localizado ao norte de Belo Horizonte. A lagoa se encontra dentro de um Parque Municipal, implantado em 1994, e está situada a 770 m de altitude, a 19°49'56"S e 43°57'34"W. A sua área superficial é de 1,5 ha, com uma profundidade média de 2,7m. O seu entorno apresenta uma cobertura vegetal com três fisionomias básicas: uma área composta por espécies típicas do cerrado, um trecho de mata ciliar e uma área de eucaliptal de sub-bosque (Lopes, *et al.* 2003). Esta região é caracterizada por um clima tropical com duas estações bem definidas: uma seca e fria (meses de maio a agosto) e uma estação chuvosa e quente (setembro a abril) (Bezerra-Neto & Pinto-Coelho, 2001).

Depois de coletada e transportada para o laboratório, a amostra de campo foi filtrada, passando por uma malha de nylon de 45 µm para excluir o zooplâncton e minimizar a influência da herbivoria no experimento.

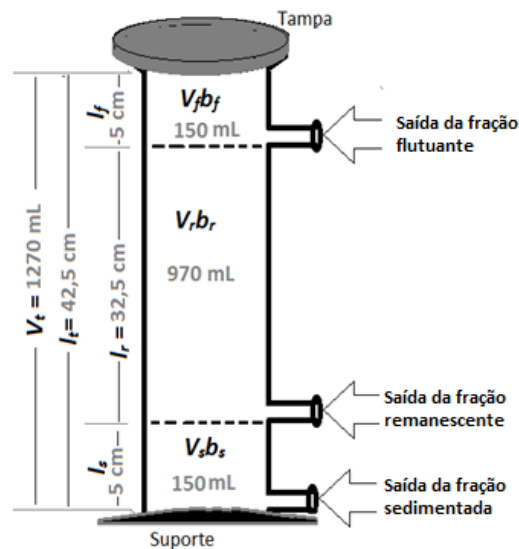
#### **4.2 – Experimentos**

Os experimentos foram realizados para se determinar a taxa de sedimentação de diferentes espécies sob as mesmas condições utilizando colunas de sedimentação (SETCOL, do inglês Settling Column – ver Bienfang, 1981). A experimentação em SETCOL é uma técnica confiável para a quantificação das taxas de sedimentação do fitoplâncton, incluindo populações heterogêneas de campo e de algas em culturas (Bienfang, 1981). Por sua

simplicidade e praticidade em laboratório a SETCOL tornou-se amplamente utilizada para o cálculo da taxa de sedimentação de células (O'Brien *et al.*, 2006) conforme mudanças na sua distribuição vertical após um determinado tempo (Biefang, 1981).

#### 4.2.1 – Estrutura e montagem da SETCOL

Para o presente estudo, a estrutura de cada SETCOL consistiu em um recipiente cilíndrico de prolipropileno com capacidade de 1270 mL; 42,5 cm de altura e 3,2 cm de diâmetro (Figura 1). Cada SETCOL foi montada com três saídas laterais em diferentes posições (Figura 1), permitindo a coleta de três diferentes frações ao final dos experimentos: saída superior para a retirada da fração flutuante (150 mL), saída intermediária para a retirada da fração remanescente (970 mL) e a saída inferior para a retirada da fração sedimentada (150 mL). Para os experimentos, enchia-se cada SETCOL ao máximo, sendo em seguida adicionada uma tampa, a qual entrava em contato direto com a água, evitando-se bolhas, de modo a minimizar fluxos dentro da coluna.



**Figura 1.** Desenho esquemático da coluna de sedimentação mostrando as três frações a serem recolhidas e as principais variáveis obtidas a partir destas:  $V_f$  - volume flutuante;  $b_f$  - biomassa flutuante;  $V_r$  - volume restante;  $b_r$  - biomassa remanescente;  $V_s$  - volume sedimentado e  $b_s$  - biomassa sedimentada. (Adaptado de Biefang, 1981).

As SETCOL's foram montadas em triplicata. A duração de cada experimento foi de quatro horas e estes eram mantidos a  $22\pm 1^\circ\text{C}$  e  $18 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de luz branca fornecida por lâmpadas fluorescentes OSRAM L30W/765. Este tempo foi estabelecido após testes prévios, nos quais foram comparados os resultados de experimentos que duravam 4 e 7h, mostrando que as tendências eram as mesmas. Após as quatro horas de sedimentação, foram recolhidos os 150 mL da fração flutuante. Logo em seguida, foram recolhidos os 970 mL da fração remanescente e, finalmente, os 150 mL da fração sedimentada. Tais frações foram imediatamente fixadas com solução de lugol acético.

Uma vez que todas as espécies poderiam apresentar crescimento ao longo das 4 horas de duração dos experimentos, foi necessário quantificar a abundância inicial e final das mesmas para que o cálculo de sedimentação pudesse ser feito a partir de um valor de densidade média. A concentração inicial de células (Tabela 1) foi obtida a partir de uma amostra recolhida imediatamente antes da montagem dos experimentos e fixada com lugol acético.

**Tabela 1:** Densidade relativa das espécies no início do ensaio, obtidos logo após a homogeneização das amostras.

<b>Espécies</b>	<b>Concentração inicial de células (cel. mL<sup>-1</sup>)</b>
<i>Chlamydomonas</i> sp. 21	$8,8 \cdot 10^4$
<i>Chlamydomonas</i> sp. 55	$5,7 \cdot 10^4$
<i>Actinastrum</i> sp. 49	$5,4 \cdot 10^5$
<i>Ankistrodesmus gracilis</i> 54	$1,5 \cdot 10^6$
<i>Chlorella vulgaris</i> 56	$1,2 \cdot 10^6$
<i>Crucigenia tetrapedia</i> 59	$4,7 \cdot 10^5$
<i>Oocystis lacustris</i> 63	$4,1 \cdot 10^5$
<i>Monoraphidium contortum</i> 111	$1,6 \cdot 10^6$
<i>Staurastrum leptocladum</i> 32	$1,1 \cdot 10^4$
<i>Staurastrum iotanium</i> 113	$8,8 \cdot 10^4$
<i>Cryptomonas erosa</i> 78	$3,2 \cdot 10^4$
<i>Microcystis aeruginosa</i> 2	$2,0 \cdot 10^6$
<i>Sphaerocavum brasiliense</i> 126	$2,4 \cdot 10^6$

#### 4.2.2 – Quantificação de células fitoplanctônicas e da taxa de sedimentação

As células fitoplanctônicas fixadas foram examinadas e quantificadas. As amostras obtidas nos experimentos com culturas laboratoriais foram quantificadas (mínimo de 1000 indivíduos) recorrendo-se a uma lâmina de Fuchs-Rosenthal e a um microscópio óptico Olympus CH30 (ampliação de 400x). As amostras de campo foram quantificadas (mínimo de 100 indivíduos) utilizando-se uma Câmara de Utermöhl e um microscópio invertido Zeiss Winkel.

Após a quantificação do número de células em cada amostra, os dados foram utilizados para o cálculo da taxa de sedimentação. A taxa de sedimentação de cada espécie foi obtida segundo a equação 2, elaborada por Bienfang (1981).

$$\psi = (B_s/B_t) l/t = (V_s b_s - V_s (b_{o,o} + b_{o,t})/2) / V_t (b_{o,o} + b_{o,t})/2 (l/t) \quad \text{[Equação 2]}$$

Onde:

$\psi$  = taxa de sedimentação de determinada espécie;

$B_s$  = Biomassa sedimentada da espécie em questão;

$B_t$  = Biomassa total da espécie (obtida pelo somatório das três frações);

$l$  = altura da coluna;

$t$  = tempo de duração do experimento;

$V_t$  = volume total da coluna;

$V_s$  = volume da fração sedimentada;

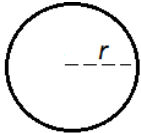
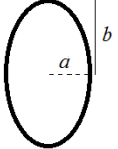
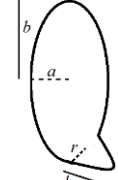
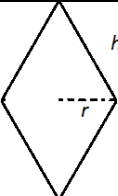
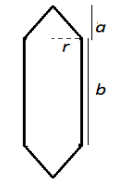
$b_s$  = concentração da biomassa em  $V_s$  ao final do ensaio;

$b_{o,o}$  = concentração da amostra no início do ensaio (quantificada a partir de uma fração obtida assim que a cultura ou amostra de campo fosse homogeneizada para ser usada no experimento);

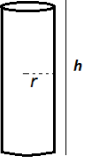
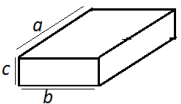
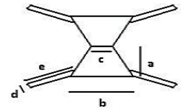
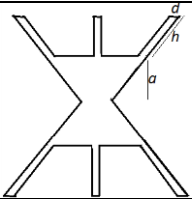
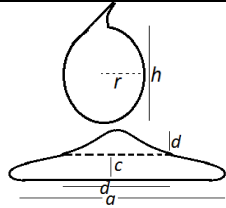
$b_{o,t}$  = concentração da amostra no final do ensaio: calculada, após o ensaio, a partir da soma das três frações ( $b_f$ ,  $b_r$  e  $b_s$ ) dividida pelo volume total (1270 mL).

Estimou-se os valores médios de área superficial (S), biovolume (V) e razão S:V a partir de 60 indivíduos, sendo 20 em cada fração (*bf*, *br* e *bs*) da coluna. Essas variáveis foram obtidas por meio de cálculos estereométricos (Rott, 1981; Sun & Liu, 2003), os quais são baseados na aproximação entre a morfologia das células e formas geométricas simples (Tabela 2).

**Tabela 2:** Fórmulas empregadas para os cálculos do volume e da área superficial com base na relação entre a morfologia das espécies e formas geométricas mais similares. (Adaptada de Rott, 1981; Sun & Liu, 2003).

Nome da espécie	Forma simulada	Volume	Área superficial
<i>Microcystis aeruginosa</i> <i>Sphaerocavum brasiliense</i> <i>Chlamydomonas</i> sp. <i>Chlorella vulgaris</i> <i>Trachelomonas</i> sp. <i>Peridinium</i> sp.		$V = \frac{4}{3} \pi r^3$	$A = 4\pi r^2$
<i>Oocystis lacustres</i> <i>Cryptomonas erosa</i> <i>Desmodesmus quadricauda</i>		$V = \frac{4}{3} \pi a^2 b$	$A = 4\pi \left( \frac{2(a^p b^p) + b^p b^p}{3} \right)^{1/p}$ onde $p = 1,6075$
<i>Cryptomonas curvata</i>		$V = \frac{4}{3} \pi a^2 b + \frac{\pi}{3} r^2 h$	$A = 4\pi \left( \frac{2(a^p b^p) + b^p b^p}{3} \right)^{1/p} + \pi r(r + h)$ onde $p = 1,6075$
<i>Monoraphidium contortum</i> <i>Ankistrodesmus</i> sp.		$V = 2 \left( \frac{1}{3} \pi r^2 h \right)$	$A = 2(\pi r(r + h))$
<i>Closteriopsis</i> sp.		$V = \left( 2 \left( \frac{1}{3} \pi r^2 c \right) + (\pi r^2 a) \right)$	$A = 2(\pi r(r + c)) + 2\pi r(a + h)$

**Tabela 2:** Continuação

<p><i>Actinastrum</i> sp. <i>Nitzschia</i> sp. <i>Aulacoseira granulata</i></p>		$V = \pi r^2 h$	$A = 2\pi r(r + h)$
<p><i>Crucigenia tetrapedia</i></p>		$V = abc$	$A = 2(ab + ac + bc)$
<p><i>Staurastrum leptocladum</i></p>		$V = 4(\pi(d/2)^2 e) + 2\left(\frac{\pi a}{3}\right)(b^2 + bc + c^2)$	$A = 4(2\pi d(d + e)) + 2\left(\pi\frac{b}{2} + \pi\frac{c}{2} + \pi a(b + c)\right)$
<p><i>Staurastrum iotantum</i></p>		$V = 2(a^3\sqrt{2}) + 6(\pi(d/2)^2 h)$	$A = 2\left(\frac{a^3\sqrt{2}}{12}\right) + 6(2\pi(d/2)^2((d/2)^2 + h))$
<p><i>Phacus orbicularis</i></p>		$V = \frac{2}{3}\pi\frac{abc}{2} + b\left(\frac{d^2}{2}\right)$	$A = \pi ab + bd + 2\pi\left(\frac{(a^p b^p) + a^p c^p + b^p c^p}{3}\right)^{\frac{1}{p}}$ onde $p = 1,6075$

### 4.3 – Métodos estatísticos

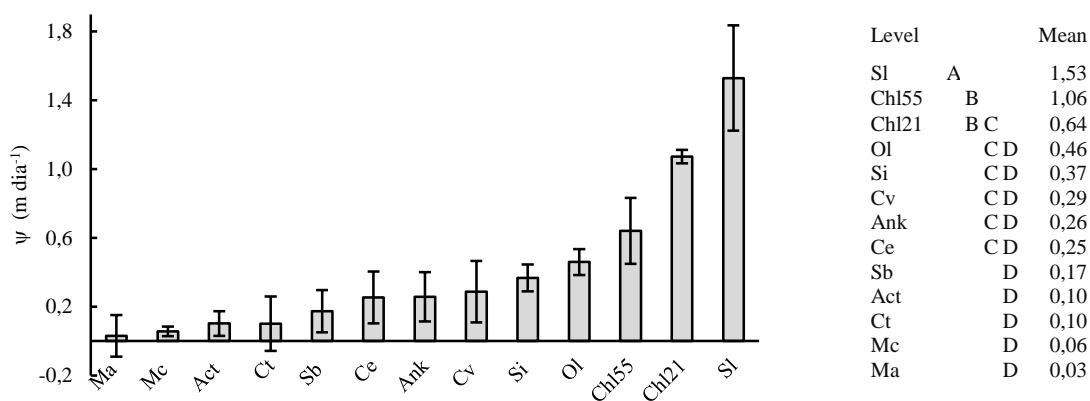
Os valores médios da taxa de sedimentação de cada espécie foram comparados entre si por Análise de Variância (ANOVA *one way*), seguida por teste de Tukey. As análises foram realizadas utilizando-se o programa estatístico JMP® (SAS Institute).

A dependência da taxa de sedimentação em relação ao biovolume celular, à área superficial e à razão S:V foi avaliada mediante análises de regressão linear, após a conversão dos valores das taxas de sedimentação de metros.dia<sup>-1</sup> para centímetros.dia<sup>-1</sup>. Tais análises foram realizadas utilizando-se dados submetidos à transformação logarítmica, uma vez que não foram obtidas normalidade e homogeneidade de variância para os valores absolutos. As análises de regressão foram feitas observando a distinção dos organismos fitoplanctônicos, em relação à sua origem (cultura ou campo) e características intrínsecas das espécies (dimensões celulares e presença ou ausência de estruturas de mobilidade). A verificação de melhor ajuste entre resultados obtidos por modelos e dados reais foi feita por meio de análises de correlação de Pearson. As análises de regressão e correlação foram realizadas utilizando o software SIGMA STAT 3.5 (Systat Software, Inc.).

## 5 – RESULTADOS

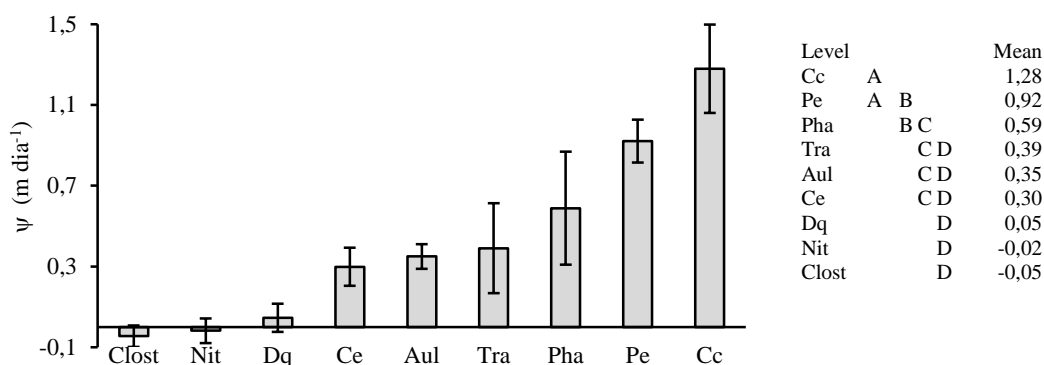
### 5.1 - Comparação das taxas de sedimentação das diferentes espécies em meio de cultura e na amostra de campo

Nos experimentos com as espécies cultivadas, foi observado que as taxas de sedimentação apresentaram diferenças significativas (ANOVA;  $F_{(12,26)} = 29,191$ ,  $p < 0,001$ ). Entretanto, o teste de Tukey demonstrou que os valores de taxas de sedimentação se sobrepõem entre a maioria das espécies. *Staurastrum leptocladum* foi a única espécie que se destacou de todas as outras, apresentando a maior taxa de sedimentação registrada para as espécies cultivadas (Figura 2). *Chlamydomonas* sp. 21 apresentou taxa de sedimentação um pouco mais elevada, mas sobreposta à de *Chlamydomonas* sp. 55 (Figura 2). *Monoraphidium contortum*, *Microcystis aeruginosa* e *Cryptomonas erosa* 78 apresentaram menores valores médios de taxa de sedimentação, porém, em termos estatísticos, estes não diferiram dos registrados para várias outras espécies (Figura 2).



**Figura 2.** Valores médios das taxas de sedimentação das espécies da cultura do banco do laboratório de Ficologia da UFMG. Barras verticais indicam os valores de desvio-padrão. (ANOVA;  $p > 0,001$ ; seguida do teste de Tukey). Resultado do teste de Tukey apresentado na tabela lateral. Ma: *Microcystis aeruginosa* 2; Mc: *Monoraphidium contortum* 111; Act: *Actinastrum* sp. 49; Ct: *Crucigenia tetrapedia* 59; Sb: *Sphaerocavum brasiliense* 126; Ce: *Cryptomonas erosa* 78; Ank: *Ankistrodesmus* sp. 54; Cv: *Chlorella vulgaris* 56; Si: *Staurastrum iotatum* 113; Ol: *Oocystis lacustris* 63; Chl21 e Chl55: *Chlamydomonas* sp. (culturas 21 e 55) Sl; *Staurastrum leptocladum* 32.

Espécies amostradas em campo também mostraram diferenças significativas ( $F_{(8,18)} = 25,408$ ;  $p < 0,001$ ) nas suas taxas de sedimentação (Figura 3), sendo que estas também apresentam-se sobrepostas. *Cryptomonas curvata* e *Peridinium* sp. apresentaram maiores taxas de sedimentação, enquanto as menores foram observadas para *Desmodesmus quadricauda*, *Nitzschia* sp. e *Closteriopsis* sp.



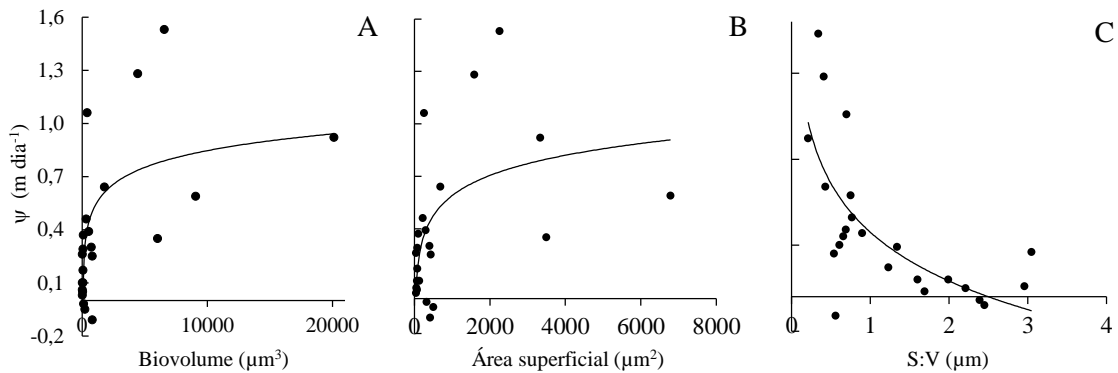
**Figura 3.** Valores médios das taxas de sedimentação das espécies obtidas em amostragem no campo. Barras verticais indicam os valores de desvio-padrão. (ANOVA;  $p > 0,001$ ; seguida do teste de Tukey). Resultado do teste de Tukey (Clost: *Closteriopsis* sp.; Nit: *Nitzschia* sp.; Dq: *Desmodesmus quadricauda*; Ce: *Cryptomonas erosa*, Aul: *Aulacoseira granulata*; Tra: *Trachelomonas volvocina*; Pha: *Phacus orbicularis*; Pe: *Peridinium* sp e Cc: *Cryptomonas curvata*).

## 5.2 – Efeitos de dimensões das células fitoplancônicas nas suas taxas de sedimentação

### 5.2.1 - Conjunto geral de dados

Em relação aos valores absolutos (não transformados), foi verificado que houve um aumento marcante nas taxas de sedimentação à medida que considerou-se um aumento nas dimensões celulares entre as espécies menores (Figura 4). Entretanto, o aumento na taxa de sedimentação, segundo as dimensões celulares, parece ter ocorrido até um valor limite ( $\pm 2000 \mu\text{m}^3$  de biovolume e  $\pm 200 \mu\text{m}^2$  de área superficial), a partir do qual a relação abruptamente deixa de seguir a tendência de considerável aumento linear e a parte final da curva gerada apresenta menor inclinação.

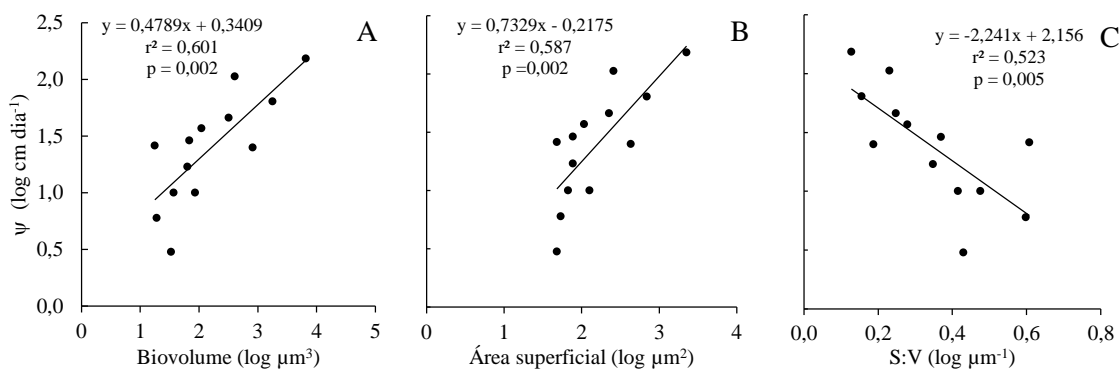
A razão área superficial:biovolume (S:V) foi inversamente relacionada ao ritmo de sedimentação, havendo também uma tendência de estabilização dessa taxa para os maiores valores de S:V. Nota-se que com o aumento da razão área superficial:biovolume (entre 1 e 3  $\mu\text{m}^{-1}$ ), a curva gerada aparentemente inicia uma tendência de estabilização entre -0,05 e 0,2 m/dia (Figura 4. C).



**Figura 4.** Conjunto geral de dados, em valores absolutos, mostrando a relação entre a taxa de sedimentação e dimensões das células: biovolume (A), área superficial (B) e razão áreas superficial:biovolume (C).

### 5.2.2 – Experimentos somente com culturas

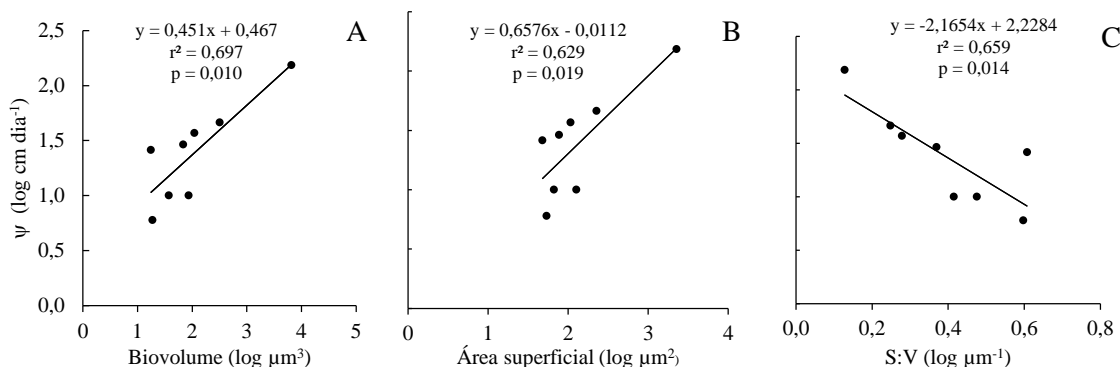
A transformação dos dados para realização das análises estatísticas permitiu visualizar melhor a conexão entre dimensões celulares e taxas de sedimentação. Para os dados logaritmizados e considerando somente espécies cultivadas, foi observado que a taxa de sedimentação exibiu uma relação significativa com o biovolume ( $r^2 = 0,601$ ;  $p = 0,002$ ), a área superficial ( $r^2 = 0,587$ ;  $p < 0,002$ ) e a razão área superficial:biovolume ( $r^2 = 0,523$ ;  $p = 0,005$ ) (Figura 5).



**Figura 5.** Análise de regressão linear dos dados logaritmizados relacionando a taxa de sedimentação com: (A) o biovolume ( $r^2 = 0,601$ ;  $p = 0,002$ ), (B) a área superficial ( $r^2 = 0,587$ ;  $p < 0,002$ ) e (C) a razão área superficial:biovolume ( $r^2 = 0,523$ ;  $p = 0,005$ ) das espécies fitoplanctônicas cultivadas.

### 5.2.3 - Espécies cultivadas sem estruturas de mobilidade

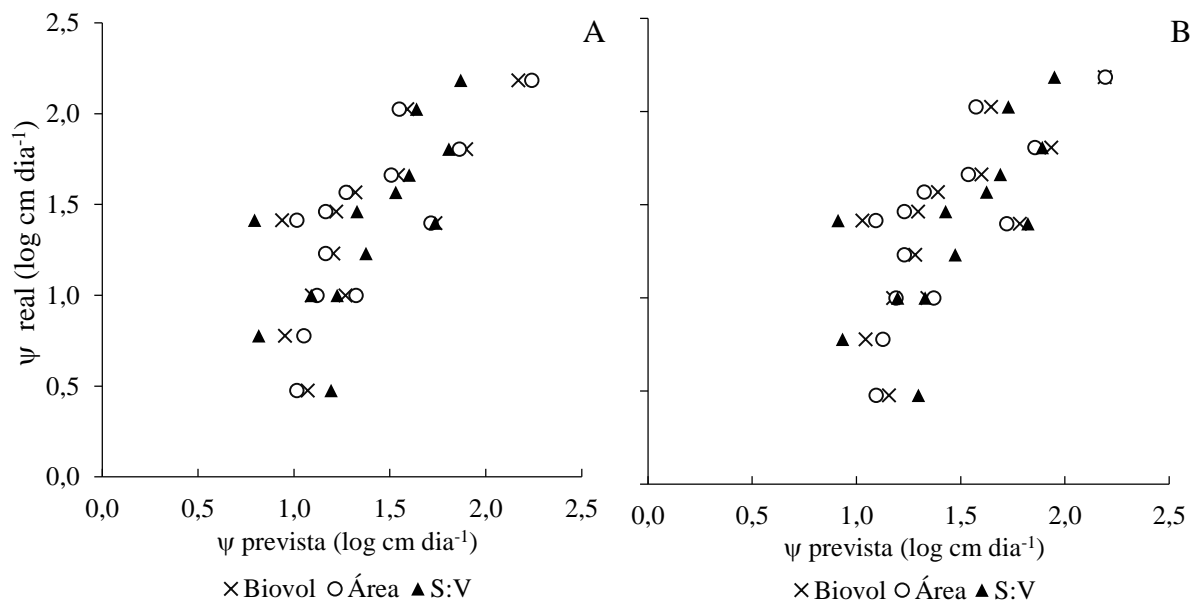
Uma vez que flagelos e aerótopos poderiam afetar o ritmo de sedimentação das espécies, torna-se necessário avaliar a sedimentação exclusivamente para aquelas que não apresentam tais estruturas. Na análise dos dados somente de espécies cultivadas e que não apresentam estruturas de mobilidade, foi observada uma relação significativa e positiva da taxa de sedimentação com o biovolume ( $r^2 = 0,697$ ;  $p = 0,010$ ) e a área superficial ( $r^2 = 0,629$ ;  $p = 0,019$ ). A regressão entre a sedimentação e a razão área superficial:biovolume foi inversa e também significativa ( $r^2 = 0,659$ ;  $p = 0,014$ ) (Figura 6).



**Figura 6.** Análise de regressão linear dos dados logaritmizados relacionando taxa de sedimentação e o biovolume ( $r^2 = 0,697$ ;  $p = 0,010$ ) (A), a área superficial ( $r^2 = 0,629$ ;  $p = 0,019$ ) (B) e a razão área superficial:biovolume ( $r^2 = 0,659$ ;  $p = 0,014$ ) (C) das espécies fitoplanctônicas cultivadas que não apresentam estruturas de mobilidade.

**5.2.4 - Verificação dos modelos aos dados de biovolume, área superficial e razão área superficial:biovolume para todas as espécies cultivadas**

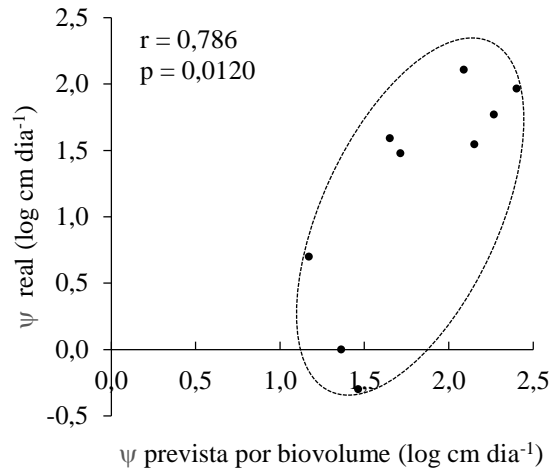
A figura 7 descreve a relação entre as taxas de sedimentação reais, obtidas nos experimentos utilizando culturas, e aquelas previstas pelos modelos obtidos a partir do biovolume, da área superficial e da razão S:V. Essa relação é apresentada a partir da aplicação do modelo considerando todas as culturas (Figura 7A) e também do modelo considerando apenas as espécies que não apresentam estruturas de mobilidade (Fig. 7B). As taxas de sedimentação reais, obtidas nos experimentos utilizando culturas tiveram correlação significativa e positiva com as taxas previstas a partir do biovolume ( $r = 0,775$ ;  $p = 0,002$ ), da área superficial ( $r = 0,766$ ;  $p = 0,002$ ) e da razão S:V ( $r = 0,723$ ;  $p = 0,005$ ) (Figuras 7-A e B). É interessante notar que os resultados das correlações foram idênticos, independentemente da aplicação do modelo com base em todas as culturas ou do modelo com base apenas nas espécies sem mobilidade.



**Figura 7.** Correlação das taxas sedimentação reais com as taxas previstas segundo os modelos obtidos para cada uma das dimensões (biovolume, área superficial e razão S:V). Em A são mostrados resultados previstos por modelos considerando todas as espécies cultivadas, enquanto em B são apresentados resultados previstos por modelos considerando apenas as espécies sem mobilidade.

### ***5.2.5 - Validação do modelo mais adequado aos dados obtidos para as espécies amostradas no campo***

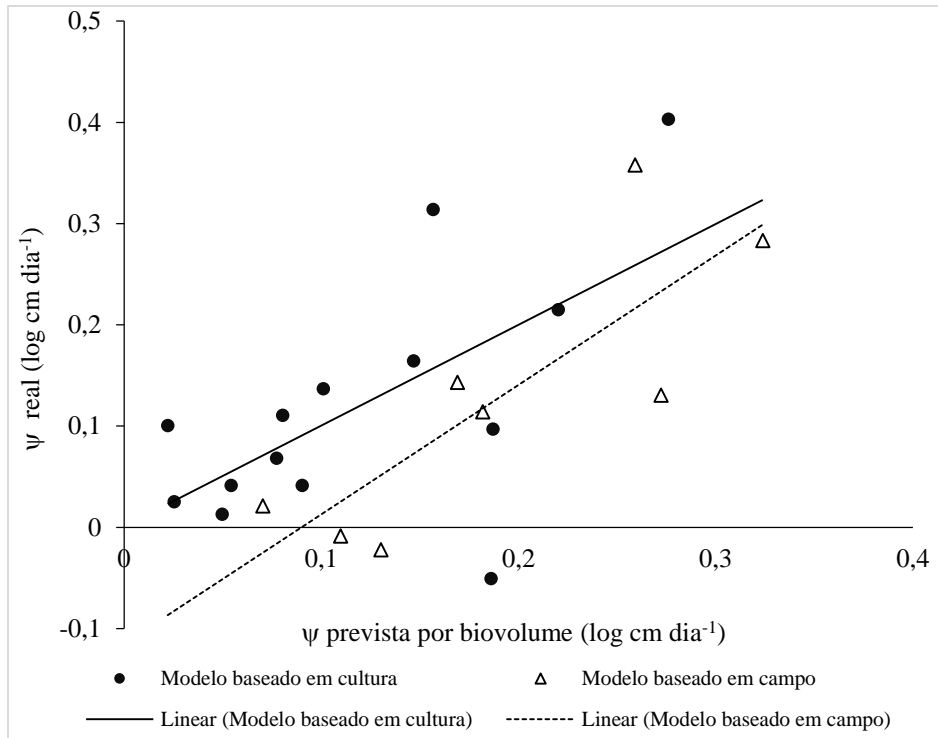
Uma vez que todos os modelos mostraram-se ajustados à taxa de sedimentação real, optou-se por utilizar aqueles baseados no biovolume, pois essa variável é frequentemente quantificada em estudos limnológicos. Com o objetivo de avaliar se havia alguma espécie discrepante entre todas aquelas cultivadas, os dois modelos baseados em biovolume foram aplicados sobre os dados obtidos para todas as culturas. Foi verificado que não houve espécies representadas por pontos discrepantes e que poderiam estar direcionando as tendências (Figura 7). A grande similaridade nas correlações entre dados reais previstos pelos dois modelos com base em biovolume fez com que aquele baseado nos dados de todas as culturas fosse escolhido para a avaliação de amostras de campo. A figura 8 descreve a correlação entre as taxas de sedimentação reais utilizando amostras de campo e aquelas previstas pelo modelo obtido a partir do biovolume. A taxa de sedimentação real das espécies obtidas no campo foi positivamente correlacionada à taxa de sedimentação prevista pelo modelo baseado em biovolume celular ( $r = 0,785$ ;  $p = 0,012$ ) (Figura 8). A previsão do modelo não foi muito adequada para as espécies *Nitzschia* sp e *Closteriopsis* sp, ambas de morfologia alongada e com taxa de sedimentação real bem menor em relação à prevista, representadas pelo dois pontos com menores valores de taxa de sedimentação real (ver Figura 8).



**Figura 8.** Correlação entre a taxa de sedimentação real de espécies obtidas em amostras de campo com os valores previstos pelo modelo baseado no biovolume celular.

### 5.2.6 – Avaliação das taxas de sedimentação para todo o conjunto de dados

A figura 9 descreve a relação entre os dados logaritmizados das taxas de sedimentação reais (espécies cultivadas e obtidas no campo) e aquelas previstas pelo modelo obtido a partir do biovolume. As linhas de tendências construídas a partir dos dados de cultura e de campo permitem observar que, de forma geral, as espécies obtidas no campo apresentaram taxas de sedimentação relativamente menores do que as espécies cultivadas.



**Figura 9.** Relação entre as taxas de sedimentação reais, obtidas nos experimentos utilizando culturas e amostras de campo, e aquelas previstas pelo modelo obtido a partir do biovolume.

## 6. DISCUSSÃO

A comunidade fitoplanctônica é constituída por espécies com diferentes velocidades de sedimentação (Winder & Hunter, 2008). Apesar disso, apenas *Staurastrum leptocladum* apresentou taxa de sedimentação estatisticamente diferente daquelas observadas para todas as outras espécies estudadas. Segundo Padisák *et al.* (2003), a sedimentação de células do gênero *Staurastrum* está relacionada com o número e o comprimento dos seus braços, sendo que braços maiores e em maior quantidade resultam em uma maior resistência à sedimentação. Comparando as duas espécies do gênero *Staurastrum* avaliadas no presente estudo, nota-se que *S. iotantum* foi a que apresentou maior número destas estruturas, coincidindo com uma menor taxa de sedimentação em relação a *S. leptocladum* e similar à sedimentação das demais espécies estudadas. Apesar de *S. leptocladum* apresentar braços relativamente mais longos, estes estão em menor número e é possível que não tenham sido importantes para que sua taxa de sedimentação se sobrepusesse às registradas para as demais espécies. Entretanto, aspectos relacionados a detalhes morfológicos das células não foram o foco deste trabalho, sendo este tipo de comparação restrito a essas duas espécies.

É provável que a grande sobreposição de valores de sedimentação seja consequência de que grande parte das espécies cultivadas avaliadas nesse estudo não tenham sido suficientemente distintas em relação a aspectos importantes em determinar o ritmo desse processo. Além disso, os métodos de quantificação do fitoplâncton, como a contagem em lâminas de Sedgwick-Rafter e cubetas de Utermöhl, geralmente apresentam erro elevado (Paxinos & Mitchell, 2000), de modo que as diferenças seriam notadas somente para espécies com valores médios de taxa de sedimentação muito distintos e com variância baixa em torno desses valores. Essa sobreposição de valores não esteve restrita às espécies cultivadas, sendo registrada também nas amostradas em campo.

Entre as espécies amostradas no campo, as taxas de sedimentação negativas de *Closteriopsis* sp. (Chlorophyta) e *Nitzschia* sp. (Bacillariophyta) não eram esperadas. Em relação a ambas, a ausência de estruturas de mobilidade (flagelos ou aerótopos) deveriam refletir em taxas de sedimentação positivas, sendo que Bacillariophyta é ainda um filo caracterizado por apresentar altas taxas de sedimentação (Lee, 2008) pelo fato das espécies apresentarem densas paredes celulares impregnadas com óxido de silício (Winder *et al.*, 2008). Outra tendência diferente do esperado seria as maiores taxas de sedimentação registradas para as espécies flageladas (*Cryptomonas curvata* e *Peridinium* sp.) nas amostras de campo. *Peridinium*, assim como dinoflagelados de um modo geral, estão entre os microrganismos com maior mobilidade em sistemas aquáticos (Sohn *et al.* 2013). *Cryptomonas* também é considerada relativamente eficiente no deslocamento no meio aquático (Lee, 2008), sendo que indivíduos desse gênero deslocam-se ao longo da coluna d'água, movendo-se entre camadas com distintas concentrações de nutrientes (Naselli-Flores & Barone, 2000). Isso sugere que a presença de flagelos não estaria sempre associada à manutenção das espécies na parte superior da coluna d'água e, embora aspectos mecânicos da água possam limitar o movimento de muitas células fitoplanctônicas (Richardson & Cullen, 1995), há registros de que algumas vezes elas podem até mesmo deslocar para as regiões mais profundas da coluna d'água de forma controlada (Clegg *et al.*, 2007). Esse movimento geralmente ocorre quando a concentração de nutrientes na zona eufótica se torna muito baixa ou limitante ao crescimento, mas é ao mesmo tempo restringido pela menor disponibilidade de luz nas camadas mais profundas (Margalef, 1978; Richardson & Cullen, 1995; Clegg *et al.*, 2007). Assim, é possível que estas espécies não tenham apresentado um deslocamento ascendente na SETCOL porque a mesma é relativamente pequena e transparente, havendo uma distribuição homogênea de luz e nutrientes ao longo de seu comprimento, sem um

gradiente ou uma diferença importante em termos dessas condições básicas para organismos fotossintetizantes.

Embora se considere que flagelos possam garantir maior fluuabilidade, muitas das espécies fitoplanctônicas flageladas são descritas como portadoras de capacidade de deslocamento bastante limitada, à semelhança das células sem estruturas de mobilidade (Colinvaux, 1993; Guo *et al.*, 2010). Isso faz com que o ritmo de sedimentação dessas espécies seja comumente determinado por outros aspectos morfológicos ou fisiológicos. Dentre estes, tamanho e forma da célula encontram-se entre importantes fatores determinando a sedimentação das espécies (Litchman & Klausmeier, 2008).

Apesar da grande sobreposição nas taxas de sedimentação de muitas das espécies avaliadas, as relações entre os valores médios dessas taxas com valores de dimensões celulares mostraram algumas tendências interessantes. As células de menores dimensões, sendo esta variável quantificada não apenas como menor biovolume, mas também menor área superficial ou maior razão S:V, foram aquelas com menores taxas de sedimentação. No ambiente natural, a presença de células de dimensões menores na região superior da coluna d'água está associada ao fato das mesmas apresentarem uma vantagem competitiva relacionada à lenta sedimentação (Adame *et al.*, 2008), permitindo que elas permaneçam por mais tempo na camada mais iluminada da coluna d'água. Além disso, outras vantagens são consequência dessa baixa sedimentação. A presença de células menores na região superior da coluna d'água é, por exemplo, muitas vezes associada à concentração de nutrientes mais baixas nessa região (Alexander & Imberger, 2009). Tal fato ocorreria porque células menores são melhores competidoras nas regiões de baixas concentrações de nutrientes por apresentarem altas razões S:V. Isso permite uma eficaz aquisição de nutrientes através da superfície celular (Winder & Hunter, 2008) e garante vantagens a estas células em situações de disponibilidade limitada de nutrientes (Litchman *et al.*, 2009).

Em termos de valores absolutos, as células maiores (*Staurastrum leptocladum*, *Cryptomonas curvata*, *Phacus* sp., *Chlamydomonas* sp 21 e *Peridinium* sp.) não seguiram a tendência de sedimentação que se vinha observando nas células de menores dimensões. Enquanto que pequenos aumentos nas dimensões das células menores resultavam em grandes saltos nos valores das taxas de sedimentação, as espécies maiores sedimentaram menos rapidamente do que poderia ser esperado. Isto sugere que a sedimentação não seguiu a tendência linear porque, provavelmente, a morfologia (tamanho e forma, presença ou ausência de estruturas de mobilidade) das células fitoplanctônicas estaria auxiliando na capacidade de flutabilidade das mesmas ao longo da coluna d'água (Naselli-Flores *et al.*, 2007; Naselli-Flores, 2013). Tal fato auxilia a explicar a grande diversidade de espécies fitoplanctônicas de diferentes dimensões no meio aquático, já que as perdas por sedimentação desses seres vivos são minimizadas em relação ao esperado pela lei de Stokes, estabelecida para partículas não vivas e de forma esférica. Além disso, deve-se sempre considerar que no ambiente natural há ainda a turbulência, responsável pela ressuspensão de partículas, diminuindo ainda mais as perdas por sedimentação (Huisman *et al.*, 2002). A minização das taxas de sedimentação pode permitir que as células fitoplanctônicas tenham, por exemplo, taxa de reprodução maior que perdas, garantindo, assim, a manutenção da população.

É importante destacar que a maioria das espécies maiores aqui estudadas foram flageladas, sendo que *S. leptocladum* foi a única sem estrutura de mobilidade. Entretanto, é possível que a presença de braços estaria influenciando a sua taxa de sedimentação (Padisák *et al.*, 2003), mantendo-a em um ritmo mais lento do que o esperado. Segundo Padisák *et al.* (2003), a menor biomassa de células relativamente maiores em lagos temperados estratificados contrasta com a maior biomassa destas no epilímnio de lagos tropicais, o que contraria a lei de Stokes pelo fato de que a menor densidade do meio nas águas mais quentes deveria resultar em maior sedimentação.

O presente estudo, assim como aqueles realizados por outros autores (Padisák *et al.*, 2003; Naselli-Flores, 2013), sugerem que, diferentemente do que seria esperado pela lei de Stokes, a sedimentação de espécies maiores parece não ser proporcional ao seu tamanho. Porém, pelo fato das células maiores apresentarem elevadas taxas de sedimentação em termos absolutos, sua prevalência seria ainda mais dificultada pelo fato das células menores possuírem elevadas taxas de reprodução e sobreviverem mais facilmente sob disponibilidade mais limitada de nutrientes (Winder, 2008). Hansen *et al.* (1994) demonstraram que esta vantagem geralmente não é observada no ecossistema natural porque, entre outros fatores, a herbivoria estaria mantendo o equilíbrio entre as taxas de crescimento populacional das espécies menores e a mortalidade das mesmas. Tal fato seria consequência das células menores serem relativamente mais susceptíveis à herbivoria (Olson & Strom, 2002). Essa interação contribui para a disponibilização de nichos e para a coexistência das espécies fitoplanctônicas no meio aquático (Fahnenstiel *et al.* 1995).

A experimentação em SETCOL é uma técnica confiável para a quantificação das taxas de sedimentação do fitoplâncton (O'Brien *et al.*, 2006) e é geralmente empregada em estudos de espécies cultivadas. Quando aplicada às espécies cultivadas, a partir da relação entre a taxa de sedimentação e dimensão celular, foram gerados modelos que se mostraram bastante similares entre as espécies com e sem estruturas de mobilidade. Assim, como o biovolume celular é amplamente utilizado em estudos ecofisiológicos da comunidade fitoplanctônica (Hillebrand *et al.*, 1999; Felip & Catalan, 2000), há uma certa facilidade de se trabalhar com previsões das taxas de sedimentação das espécies a partir desta unidade. Além disso, foi possível notar que a SETCOL, mais comumente utilizada em estudos com culturas, pode ser recomendada para a avaliação da comunidade fitoplanctônica obtida em campo.

O fato das espécies cultivadas apresentarem taxas de sedimentação relativamente maiores que aquelas das espécies obtidas em campo não pode ser claramente explicado pelas

variáveis levantadas no presente estudo. Uma vez que os experimentos foram montados em uma mesma condição de temperatura, o teor de substâncias orgânicas dissolvidas torna-se uma diferença importante entre a amostra de campo e as culturas, podendo estar associado à diferenciação de suas densidades e viscosidades. No ambiente natural, espera-se que a degradação dos detritos formados dentro do lago (autóctones) ou aportados a partir do entorno (alóctones) gere matéria orgânica dissolvida em maior quantidade que a encontrada no meio de cultura. As substâncias orgânicas presentes no meio aquático diminuem a velocidade de sedimentação de espécies fitoplanctônicas por aumentarem a viscosidade da água (Rand *et al.*, 2003). Entretanto, Lampert & Sommer (2007) mencionam que a capacidade das substâncias orgânicas afetarem a viscosidade da água é muito menor do que o efeito de variáveis como a temperatura. Outro fator que poderia determinar a diferença entre a sedimentação de espécies cultivadas e amostradas em campo seria a densidade distinta que as mesmas podem apresentar, visto que a composição do meio pode afetar a composição bioquímica das células (Harrison *et al.*, 1990).

A maioria das pesquisas sobre o papel da biodiversidade no funcionamento do ecossistema tem incidido sobre a relação geral entre a riqueza de espécies e um determinado processo ecossistêmico, sem, entretanto, identificar os principais fatores ambientais determinando a riqueza de espécies presente (Norberg, 2004). No caso de ecossistemas aquáticos, uma vez que a sedimentação do fitoplâncton altera a estrutura da cadeia trófica, é fundamental entender os fatores que afetam esse processo, permitindo compreender não somente a ecologia dessa comunidade, mas também importantes características do funcionamento do ecossistema (Scavia & Fahnenstiel, 1987), da produtividade primária (Sciascia *et al.*, 2013) e dos padrões de sucessão sazonal (Sommer, 1984). Esses aspectos denotam a importância do estudo dos fatores intrínsecos (biovolume celular) e extrínsecos à célula fitoplanctônica que podem, de alguma forma, trazer subsídios sobre essa comunidade, a

partir de modelos que permitem fazer previsões de um fator de perda tão importante quanto a sedimentação.

## 7. CONCLUSÕES

O presente estudo apresentou dados que demonstram que há grande sobreposição nas taxas de sedimentação de diferentes espécies, mas que tendências quanto ao ritmo deste processo de perda podem ser estabelecidas a partir de aspectos dimensionais. Em relação às células fitoplanctônicas menores, pequenos aumentos nas suas dimensões são acompanhados por grandes aumentos nas suas taxas de sedimentação. Em relação às células de maiores dimensões foi verificada que tais espécies sedimentam menos do que seria esperado segundo a lei de Stokes.

Todas as dimensões celulares avaliadas (S, V e razão S:V) mostraram-se importantes em determinar a taxa de sedimentação das espécies. O modelo obtido com base no biovolume celular mostrou-se adequado à previsão da taxa de sedimentação, uma vez que, além de ser fortemente correlacionado à mesma, essa unidade dimensional é a mais corriqueiramente utilizada em estudos do fitoplâncton. Foi ainda possível observar que os modelos obtidos a partir de culturas podem ser facilmente aplicados para dados de campo.

## 8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adame, M. F.; Alcocer, J. & Escobar, E. 2008. Size-fractionated phytoplankton biomass and its implications for the dynamics of an oligotrophic tropical lake. *Freshwater Biol.* 53, 22-31.
- Alexander, R. & Imberger, J. 2009. Spatial distribution of motile phytoplankton in a stratified reservoir: the physical controls on patch formation. *J. Plankton Res.* 31 (1), 101-118.
- Bezerra-Neto, J. F. & Pinto-Coelho, R. M. 2001. O déficit de oxigênio em um reservatório urbano: Lagoa do Nado, Belo Horizonte – MG. *Acta Limnol. Bras.* 13(1), 107-116.
- Bienfang, P. K. 1981. SETCOL - A technologically simple and reliable method for measuring phytoplankton sinking rates. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38, 1289-1294.
- Clegg, M. R., Maberly, S. C. & Jones, R. I. 2007. Behavioral response as a predictor of seasonal depth distribution and vertical niche separation in freshwater phytoplanktonic flagellates. *Limnol. Oceanogr.* 52(1), 441-455.
- Colinvaux, P. 1993. Ecology 2<sup>nd</sup> edition. John Wiley & Sons, Inc. Canada. 667pp
- de Vicente, I., Amores, V. & Cruz-Pizarro, L. 2006. Instability of shallow lakes: A matter of the complexity of factors involved in sediment and water interaction? *Limnetica.* 25(1-2), 253-270.
- Fahnenstiel, G. L., McCormick, M. J., Lang, G. A., Redalje, D. G., Lohrenz, S. E., Markowitz, M., Wagoner, B. & Carrick, H. J. 1995. Taxon-specific growth and loss rates for dominant phytoplankton populations from the northern Gulf of Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 117, 229-239.
- Falkowski, P. G., Katz, M. E., Knoll, A. H., Quigg, A., Raven, J. A., Schofield, O. & Taylor, F. J. R. 2004. The Evolution of Modern Eukaryotic Phytoplankton *Science.* 305:354

- Felip, M. & Catalan, J. 2000. The relationship between phytoplankton biovolume and chlorophyll in a deep oligotrophic lake: decoupling in their spatial and temporal maxima. *J. Plankton Res.* 22(1), 91-105.
- Guillard, R. R. & Lorenzen, C. J. 1972. Yellow-green algae with chlorophyllidae  $c^{1,2}$ . *J. Phycol.* 8, 10–14.
- Guo, Q., Ma K., Yang L., Cai, Q. & He, K. 2010. A comparative study of the impact of species composition on a freshwater phytoplankton community using two contrasting biotic indices. *Ecol. Indic.* 10, 296-302
- Håkanson, L. 1984. On the relationship between lake trophic level and lake sediments. *Wat. Res.* 18, 303-314.
- Hall, N. S. & Paerl, H. W. 2011. Vertical migration patterns of phytoflagellates in relation to light and nutrient availability in a shallow microtidal estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 425, 1-19.
- Hansen, P. J., Bjørnsen, P. K. & Hansen, B. W. 1994. The size ratio between planktonic predators and their prey. *Limnol. Oceanogr.* 39(2), 95-403.
- Hansen, P. J., Bjørnsen, P. K. & Hansen, B. W. 1997. Zooplankton grazing and growth: Scaling within the 2-2,000- $\mu\text{m}$  body size range. *Limnol. Oceanogr.* 42(4), 687-704.
- Harrison, P. J. Thompson, P. A. & Calderwood, G. S. 1990. Effects of nutrient and light limitation on the biochemical composition of phytoplankton. *J. Appl. Psychol.* 2, 45-56.
- Hillebrand, H., Dürselen, C-D., Kirschtel, D., Pollinger, U & Zohary, T. 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *J. Phycol.* 35, 403-424.
- Huisman, J., Arrayás, M., Ebert, U. & Sommeijer, B. 2002. How do sinking phytoplankton species manage to persist? *Am. Nat.* 159, 245-254.
- Huisman, J. & Sommeijer, B. 2002. Maximal sustainable sinking velocity of phytoplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 244:39-48.

- Karakaş, G., Nowald, N., Schäfer-Neth, C., Iversen, M., Barkmann, W., Fischer, G., Marchesiello, P. & Schlitzer, R. 2009. Impact of particle aggregation on vertical fluxes of organic matter. *Prog. Oceanog.* 83, 331-341.
- Lampert, W. & Sommer, U. 2007. Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams. 2<sup>nd</sup> edition. Oxford University Press Inc Ed. New York – USA. 313pp.
- Lee, R. E. 2008. Phycology. 4<sup>th</sup> edition. Cambridge University Press Ed. New York - USA. 547pp.
- Litchman E. & Klausmeier C. A. 2008. Trait-based community ecology of phytoplankton. *Annu.Rev. Ecol. Evol. Syst.* 39, 615-39.
- Litchman, E., Klausmeier, C. A. & Yoshiyama, K. 2009. Contrasting size evolution in marine and freshwater diatoms. *PNAS.* 106(8), 2665-2670
- Lopes, F. W. A., Macedo, D. R. Medeiros, I. H. Umbelino, G. J. M. & Magalhães-Júnior, A. P. 2003. Bacias Hidrográficas como unidade de análise de processos de expansão urbana desordenada: o caso da Bacia do Córrego do Nado – Belo Horizonte/MG. In: X Simpósio Brasileiro de Geografia Física Aplicada, Rio de Janeiro.
- Margalef, R. 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol. Acta.* 4, 493-509
- Mellard, J. P., Yoshiyama, K., Litchman, E. & Klausmeier, C. A. 2011. The vertical distribution of phytoplankton in stratified water columns. *J. Theor. Biol.* 269, 16-30.
- Naselli-Flores, L., Padisák, J. & Albay, M. 2007. Shape and size in phytoplankton ecology: do they matter? *Hydrobiologia.* 578, 157-161.
- Naselli-Flores, L. & Barone, R. 2011. Fight on plankton! Or, phytoplankton shape and syze as adaptative tools to get ahead in the struggle for life. *Cryptogamie algol.* 32 (2), 157-204.
- Naselli-Flores, L. 2013. Morphological analysis of phytoplankton as a tool to assess ecological state of aquatic ecosystems: The case of Lake Arancio, Sicily, Italy. *Inland Waters.* 4, 15-26.

- Norberg, J. 2004. Biodiversity and ecosystem functioning: A complex adaptive systems approach. *Limnol. Oceanogr.* 49, 1269-1277
- O'Brien K. R., Waite, A. M., Alexander, B. L., Perry, K. A. & Neumann, L. E. 2006. Particle tracking in a salinity gradient: A method for measuring sinking rate of individual phytoplankton in the laboratory. *Limnol. Oceanogr.* 4, 329-335.
- Olson, M. B. & Strom S. L. 2002. Phytoplankton growth, microzooplankton herbivory and community structure in the southeast Bering Sea: insight into the formation and temporal persistence of an *Emiliana huxleyi* bloom. *Deep-Sea Res II.* 49, 5969-5990.
- Padisák, J., Soróczki-Pintér E. & Reznér, Z. 2003. Sinking properties of some phytoplankton shapes and the relation of form resistance to morphological diversity of plankton – an experimental study. *Hydrobiologia.* 500, 243-257.
- Paxinos, R. & Mitchell, J. M. 2000. A rapid Utermöhl method for estimating algal numbers. *J. Plankton Res.* 22(12), 2255-2262.
- Rand, G. M., Wells, P. G. & McCarty, L. S. 2003. Introduction to aquatic toxicology. p. 3-67. *In: Fundamentals of aquatic toxicology: effects, environmental fate and risk assessment.* 2<sup>nd</sup> edition. Taylor & Francis Ed. New York - USA. 1016pp.
- Reynolds, C. S. 1993. The ecology of freshwater phytoplankton. 1<sup>st</sup> edition. Cambridge University Press. Great Britain. 374pp
- Richardson T. L. & Cullen J. J. 1995. Changes in buoyancy and chemical composition during growth of a coastal marine diatom: ecological and biogeochemical consequences. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 128, 77-90.
- Riebesell, U. 1989. Comparison of sinking and sedimentation rate measurements in a diatom winter/spring bloom. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 54, 09-119.
- Rott, E., 1981. Some results from phytoplankton counting intercalibrations. *Schweiz. Z. Hydrobiologia.* 43, 34–62

- Scavia, D. & Fahnenstiel, G. L. 1987. Dynamics of Lake Michigan phytoplankton: mechanisms controlling epilimnetic communities *J. Great Lakes Res.* 13(2), 103-120.
- Sciascia, R., De Monte, S. & Provenzale, A. 2013. Physics of sinking and selection of plankton cell size. *Phys. Lett. A.* 377, 467-472.
- Serra, T., Granata, T., Colomer, J., Stips, A., Møhlenberg, F. & Casamitjana, X. 2003. The role of advection and turbulent mixing in the vertical distribution of phytoplankton. *Estuar. Coast Shelf S.* 56, 53-62.
- Smayda T. J. 1974. Some experiments on the sinking characteristics of two freshwater diatoms. *Limnol. Oceanogr.* 19(4).
- Sohn, M. H., Lim, S., Seo, K. W. & Lee, S. J. 2013. Effect of ambient medium viscosity on the motility and flagella motion of *Prorocentrum minimum* (Dinophyceae). *J. Plankton Res.* 35(6), 1294-1304.
- Sommer, U. 1984. Sedimentation of principal phytoplankton species in Lake Constance. *J. Plankton Res.* 6(1), 1-14.
- Sourina, A. 1982. Form and function in marine phytoplankton. *Biol. Rev.* 57, 347-394.
- Stanca, E., Cellamare, M. & Basset, A. 2013. Geometric shape as a trait to study phytoplankton distributions in aquatic ecosystems. *Hydrobiologia.* 701, 99-116.
- Sun, J. & Liu, D. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *J. Plankton Res.* 25, 1331-1346.
- Walsby A. E. & Holland D. P. 2006. Sinking velocities of phytoplankton measured on a stable density gradient by laser scanning. *J. R. Soc. Interface* 3, 429-439.
- Winder, M. & Hunter D. A. 2008. Temporal organization of phytoplankton communities linked to physical forcing. *Oecologia* 156, 179-192