

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal

Jeremias António Chindia

**TAXA DE SEDIMENTAÇÃO DO FITOPLÂNCTON VARIA DE MODO ESPÉCIE-
ESPECÍFICO, INFLUENCIADA POR FATORES ECOLÓGICOS**

Belo Horizonte
2023

Jeremias António Chindia

**TAXA DE SEDIMENTAÇÃO DO FITOPLÂNCTON VARIA DE MODO ESPÉCIE-
ESPECÍFICO, INFLUENCIADA POR FATORES ECOLÓGICOS**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. Cleber Cunha Figueredo

Belo Horizonte
2023

043

Chindia, Jeremias António.

Taxa de sedimentação do fitoplâncton varia de modo espécie-específico, influenciada por fatores ecológicos [manuscrito] / Jeremias António Chindia. – 2023.

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

Orientador: Prof. Dr. Cleber Cunha Figueredo.

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal.

1. Ambiente Aquático. 2. Fitoplâncton. 3. Sedimentação. 4. Ciclo Biogeoquímico. 5. Iluminação. I. Figueredo, Cleber Cunha. II. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de Ciências Biológicas. III. Título.

CDU: 581



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL - INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS DA UFMG

ATA DE DEFESA DE TESE

ATA Nº 133

JEREMIAS ANTÔNIO CHINDIA

Título

"Taxa de sedimentação do fitoplâncton varia de modo espécie-específico, influenciada por fatores ecológicos"

Matrícula 2019748481

Entrada 2019/2 CPF 70110678176

DATA DA DEFESA 20 de dezembro de 2023

Às 14 horas do dia 20 de dezembro de 2023, reuniu-se a Comissão Examinadora de Tese indicada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal para julgar, em exame final, o trabalho intitulado "Taxa de sedimentação do fitoplâncton varia de modo espécie-específico, influenciada por fatores ecológicos", requisito final para obtenção do grau de Doutor em Biologia Vegetal, área de concentração em **Fisiologia Vegetal e Ecologia**. Abrindo a sessão, o Presidente da Comissão, professor Dr. Cleber Cunha Figueredo, após dar conhecimento aos presentes do teor das Normas Regulamentares do Trabalho Final, passou a palavra ao candidato, para apresentação de seu trabalho. Seguiu-se a arguição pelos examinadores:

Comissão Examinadora - Resultado

Dr Cleber Cunha Figueredo (UFMG) - aprovado

Dra. Simone Jaqueline Cardoso (Universidade Federal de Juiz de Fora) - aprovado

Dra. Gabriela von Rückert Heleno (Universidade do Estado de Minas Gerais) - aprovado

Dra. Rosy Mary dos Santos Isaías (UFMG) - aprovado

Dr. Marcel Giovanni Costa França (UFMG) - aprovado

Após defesa do aluno, a comissão reuniu-se, sem a presença do candidato e do público, para julgamento e expedição do resultado final.

Pelas indicações, o candidato foi considerado aprovado.

O resultado final foi comunicado publicamente ao candidato pelo Presidente da Comissão. Nada mais havendo a tratar, o Presidente encerrou a reunião e lavrou-se a ata presente, que será assinada por todos os membros participantes da Comissão Examinadora. Belo Horizonte, 20 de dezembro de 2023.

Assinaturas dos membros da Comissão Examinadora



Documento assinado eletronicamente por **Gabriela von Rückert Heleno, Usuária Externa**, em 20/12/2023, às 18:52, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Cleber Cunha Figueredo, Professor do Magistério Superior**, em 21/12/2023, às 13:39, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Marcel Giovanni Costa França, Professor do Magistério Superior**, em 22/12/2023, às 10:09, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Rosy Mary dos Santos Isaías, Professora do Magistério Superior**, em 22/12/2023, às 16:20, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Simone Jaqueline Cardoso, Usuária Externa**, em 22/12/2023, às 16:29, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Juliane Karine Ishida, Coordenador(a)**, em 03/01/2024, às 09:52, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://sei.ufmg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **2895819** e o código CRC **63D5D365**.

AGRADECIMENTOS

À minha mulher, Tânia Buchir, e filhos, Nkalunda, Verónica e Nkailania, pelo apoio familiar que sempre me proporcionaram.

Ao meu orientador, Prof. Cleber Cunha Figueredo, por assumir a responsabilidade de me receber como seu aluno de Doutorado. Pela paciência, compreensão com as minhas dificuldades, conselhos e ensinamentos. Muito obrigado!!!

Às professoras Adaíses Simone Maciel da Silva, Gabriela von Rückert Heleno, Naíla Barbosa da Costa, Rosy Mary dos Santos Isaías e ao Professor Marcel Giovanni Costa França, membros da banca examinadora, pelas observações e contribuições importantes que trouxeram para a melhoria da Tese.

Aos Professores Alessandra Giani, João Aguiar Nogueira Batista, Juliane Ishida e Luzia Valentina Modolo e seus alunos, pelo carinho e atenção e por permitirem o uso dos laboratórios pelos quais são responsáveis durante algumas etapas dos procedimentos experimentais.

À Michelle Machado, técnica do laboratório, pela sua atenção e ensinamento durante a execução da parte experimental da Tese.

À Denise Márcia Figueiredo Monteiro, secretária do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da UFMG, por todo o apoio proporcionado ao longo desses 4 anos.

À Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), pela oportunidade de formação nesta privilegiada instituição. O agradecimento é extensivo a todos professores, técnicos e alunos do Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, pelos momentos de interação e aprendizado.

À Universidade Rovuma (UR), pela autorização em seguir com a minha trajetória acadêmica.

Ao Eliseu Armando, meu amigo, e sua família, pelo encorajamento e companheirismo. Aos estudantes africanos de Belo Horizonte, nomeadamente Arsênio Jorge, Jane Mutsuque, Iceu Carlos, Frederico Machado, Tiago da Cruz, Tito Moamba, Castigo José, David Massingue, Xavier Maia e Feliciano Simão, pelo companheirismo.

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

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

RESUMO

A sedimentação de uma célula fitoplanctônica é caracterizada como o seu desaparecimento da camada superior e iluminada da coluna d'água e sua chegada na parte inferior dessa coluna. Isso pode ainda ocorrer com a formação de macroagregados, formados por várias células e partículas orgânicas ou inorgânicas, fazendo com que as células fitoplanctônicas sedimentem de modo mais acelerado do que seria esperado para uma única célula. A sedimentação do fitoplâncton desempenha um importante papel na biogeoquímica dos ecossistemas aquáticos, afetando a distribuição e transferência de elementos químicos entre compartimentos da coluna d'água e ao longo da cadeia alimentar. As células fitoplanctônicas apresentam estratégias que minimizam suas perdas por sedimentação. Muitas das quais ligadas à forma, permitindo que as espécies sejam bem sucedidas em lagos e oceanos. Assim, a grande diversidade morfológica das espécies fitoplanctônicas gera ritmos de sedimentação também distintos. Este estudo teve por objetivos: 1 – explorar, por meio de uma revisão da literatura, a relação entre a sedimentação das espécies fitoplanctônicas segundo sua morfologia e seus efeitos nos ciclos biogeoquímicos; 2 – avaliar como a sedimentação de diferentes espécies fitoplanctônicas é afetada pela disponibilidade de luz. A revisão a literatura científica foi concentrada em artigos científicos publicados essencialmente em inglês, por meio de um levantamento baseado em buscas pelo termo *phytoplankton* cruzando com os termos *sedimentation*, *settling* e *sinking*. Os estudos encontrados permitiram explorar a relação entre os organismos que compõem esta comunidade, os agregados de partículas contendo tais organismos e os ciclos biogeoquímicos em ecossistemas aquáticos. Foi observado que há uma importante participação do fitoplâncton na distribuição vertical dos nutrientes e na biogeoquímica nos sistemas aquáticos. O papel dos agregados é ainda especial, pois além de conter o fitoplâncton como produtor primário, apresenta amplo crescimento de populações bacterianas, que contribuem de modo relevante para a remineralização de nutrientes. Visando atender ao objetivo 2, amostras de água subsuperficial foram coletadas em duas lagoas urbanas de Belo Horizonte (Lagoa da Pampulha e Lagoa do Nado) e submetidas a diferentes condições de disponibilidade de luz em laboratório. As taxas de sedimentação de diferentes espécies foram determinadas com base na distribuição vertical das células ao longo de colunas de sedimentação (SETCOLs) submetidas a diferentes condições: a) sem iluminação (SI), b) Com Iluminação Somente Superior (ISS) e c) Com Iluminação Total (IT). Foram realizadas Análises de Variância de uma via (One-way ANOVA), seguidas por teste de Tukey. Os resultados permitiram concluir que existe uma importante relação ecológica entre a estrutura da comunidade fitoplanctônica e a biogeoquímica dos ecossistemas aquáticos. A compreensão sobre as mudanças climáticas, os ciclos biogeoquímicos e a sedimentação dos organismos fitoplactônicos projetam estratégias de conservação. A velocidade de sedimentação do organismo fitoplanctônico na coluna d'água é espécie-específica, não sendo observada um padrão. A grande diversidade morfológica e ampla distribuição geográfica dos organismos fitoplanctônicos influenciam nas suas taxas de sedimentação.

Palavras-chave: FITOPLÂNCTON; SEDIMENTAÇÃO; CICLOS BIOGEOQUÍMICOS; ILUMINAÇÃO.

ABSTRACT

Phytoplankton sedimentation means its upper disappearance from illuminated layer and its arrival on the bottom. That process is accelerated by aggregates formation. The aggregate has a different type of cells, organic or inorganic particles, and, also, a rapid phytoplankton sedimentation than expected for a single cell. Thus, the phytoplankton sedimentation plays an important role in the biogeochemistry of aquatic ecosystems, affecting the distribution and transfer of chemical elements over water column and food chain. However, the phytoplankton has strategies to minimize its losses by sedimentation. Many of those are linked to their morphology, allowing species to thrive over lakes and oceans. Thus, the great phytoplankton morphological diversity demand different sedimentation velocity. The study aimed: 1 – to explore, by scientific literature revision, the phytoplankton sedimentation by their morphology and biogeochemical cycles effects; 2 – to evaluate how different phytoplankton sedimentation is affected by light availability. The scientific literature review was supported by scientific lecture essentially published in English, searching for the phytoplankton term linking to the sedimentation, sedimentation and sinking terms. The studies found allowed to explore the phytoplankton aggregates and the biogeochemical cycles relationship. It was observed an important participation of phytoplankton in the biogeochemistry of the aquatic system. The role of the aggregates is even special, because that has only phytoplankton but also bacterial populations growth. Aiming to meet objective 2, subsurface water samples were collected in two urban lagoons in Belo Horizonte (Lagoa da Pampulha and Lagoa do Nado) and applied to different light conditions. The sedimentation rates of different species were determined by the vertical distribution of cells over settling columns (SETCOLs) applied to a) Without Light (SI), b) With Upper Light (ISS) and c) With Light (IT) condition. One-way Analysis of Variance (One-way ANOVA) was performed, followed by the Tukey test. The results allowed to conclude that there is an important phytoplankton community and biogeochemistry ecological relationship. Understanding climate change, biogeochemical cycles and phytoplankton sedimentation stretch conservation strategies. The phytoplankton sedimentation velocity over the water column is species-specific, without any pattern. The morphological diversity and wide geographic distribution of phytoplankton influences their sedimentation rates.

Keywords: PHYTOPLANKTON; SEDIMENTATION; BIOGEOCHEMICAL CYCLES; LIGHTING.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	8
2 REVISÃO DE LITERATURA	10
2. 1 Impactos da morfologia de espécies fitoplanctônicas na sua sedimentação, sua distribuição vertical e nos ciclos biogeoquímicos: uma revisão	10
2. 2 Interesse pelo tema ao longo dos anos.....	13
2. 3 Métodos comumente empregados para medir a sedimentação da MOP	14
2. 4 Como a MOP sedimentada, incluindo o fitoplâncton como um de seus componentes, é quantificada?.....	15
2. 5 Sedimentação do fitoplâncton com base em características morfológicas.....	16
2.5.1 Relação causa e efeito: morfologia celular e sedimentação do fitoplâncton	17
2.6 Processos físico-químico e o incremento da sedimentação do fitoplâncton	19
2.6.1 Contribuição de secreções celulares na formação de agregados fitoplanctônicos	20
2.7 Participação de macroagregados fitoplanctônicos na geoquímica dos ambientes marinhos e lacustres	20
2.8 Mudanças climáticas, sedimentação e processos biogeoquímicos	23
2. 9 A sedimentação do fitoplâncton em resposta à disponibilidade de luz difere de modo espécie-específico	33
3 MATERIAIS E METODOLOGIA	35
3. 1 Amostragem	35
3. 2 Procedimento experimental: SETCOL.....	36
3. 3 Quantificação de células fitoplanctônicas e da taxa de sedimentação.....	37
3. 4 Análises estatísticas	38
4 RESULTADOS	39
5 DISCUSSÃO	43
6 CONCLUSÕES	46
REFERÊNCIAS	48

1 INTRODUÇÃO

A sedimentação de partículas é um processo relevante no funcionamento dos ambientes aquáticos e inclui a exportação do fitoplâncton da zona eufótica para as camadas mais profundas (Walsby & Holland, 2006). Este processo determina também a distribuição de diversas formas de matéria orgânica particulada (MOP), com composições químicas e estruturas físicas distintas (Yacobi & Ostrovsky, 2012), resultante da composição da comunidade fitoplanctônica (Liu *et al.*, 2020). A exportação dos organismos fitoplanctônicos para o fundo do corpo d'água é acelerada pela formação de agregados fitoplanctônicos. A formação de agregados fitoplanctônicos explica a sua rápida sedimentação do fitoplâncton em relação ao que seria esperada para uma única célula (Fowler & Knauer, 1986). A pegajosidade do fitoplâncton, definida como a probabilidade de adesão após colisão, é um fator chave que determina o potencial de formação dos agregados (Kiørboe & Jørgen, 1993). Assim, o fitoplâncton participa substancialmente da biogeoquímica dos sistemas aquáticos (Wetz & Wheeler, 2007).

A capacidade de sobrevivência dos organismos fitoplanctônicos resulta de estratégias que minimizem ou compensem as perdas por sedimentação (Huisman & Sommeijer, 2002), tendendo a gerar uma distribuição vertical heterogênea (Mellard *et al.*, 2011). Muitas destas estratégias estão associadas a determinadas formas. A comunidade fitoplanctônica corresponde a um grupo de organismos diverso, essencialmente de dimensões microscópicas, polifilético, formado por procariotos e eucariotos fotossintetizantes. Os organismos que compõem essa comunidade apresentam uma grande diversidade de tamanhos e formas (Padisák *et al.*, 2003; Naselli-Flores *et al.*, 2007).

Apesar do tema sedimentação ter sido abordado várias vezes por pesquisadores de grande relevância na Limnologia, como Colin Reynolds e Judith Padisák, o foco mais recente parece ter se concentrado em ambientes marinhos. Assim, ainda há questões a serem respondidas, sendo que o conhecimento sobre as perdas por sedimentação em sistemas de água doce certamente contribui para caracterizar o funcionamento destes ambientes. O presente estudo apresenta, como objetivo geral, estudar se as condições ambientais determinam a taxa de sedimentação do fitoplâncton de modo espécie-específico. O estudo consistiu dos seguintes objetivos específicos:

- 1 - entender a influência de diferentes aspetos morfológicos dos organismos fitoplanctônicos na sua taxa de sedimentação;

- 2 – descrever a influência da relação entre os agregados fitoplanctônicos e a população bacteriana nos ciclos biogeoquímicos;

3 - avaliar a taxa de sedimentação de organismos fitoplanctônicos expostos a diferentes condições de luz.

A partir dos objetivos gerais e específicos propostos, o segundo capítulo deste trabalho foi desenvolvido visando testar as seguintes hipóteses:

1 - a disponibilidade de luz afeta de forma as taxas de sedimentação do fitoplâncton de modo espécie-específico;

2 - a taxa de sedimentação dos organismos com estruturas de mobilidade será negativa em ambientes com iluminação incidente na parte superior da coluna d'água.

Os resultados do estudo encontram-se descritos ao longo do texto que se segue, estruturado na forma de dois manuscritos a serem submetidos para publicação como artigos científicos em revistas especializadas em limnologia ou no estudo do fitoplâncton:

O primeiro manuscrito teve como foco objetivou-se estudo do processo de sedimentação do fitoplâncton, enfatizando a relação entre morfologia, agregação e ciclos biogeoquímicos em ecossistemas aquáticos. Este capítulo consistiu de uma revisão da literatura.

O segundo capítulo corresponde a um manuscrito que apresenta os resultados de um estudo experimental que teve por objetivo avaliar a taxa de sedimentação de organismos fitoplanctônicos quando expostos a diferentes condições de luminosidade. Assim, partindo do pressuposto que o fitoplâncton é uma comunidade formada por organismos altamente diversificados, espera-se que o conteúdo de pigmentos, percepção de luz e características morfológicas são particularidades com influência nas taxas de sedimentação dos organismos fitoplanctônicos.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2. 1 Impactos da morfologia de espécies fitoplanctônicas na sua sedimentação, sua distribuição vertical e nos ciclos biogeoquímicos: uma revisão

A atividade fotossintética dos organismos fitoplanctônicos exige a sua permanência em camadas superiores e iluminadas da coluna d'água. Entretanto, por estarem sem suspensão em um meio fluido, as algas e cianobactérias podem sedimentar, com impactos negativos em suas populações. A sedimentação de organismos fitoplanctônicos, assim como de outras formas de matéria orgânica particulada (MOP), consiste de sua exportação, a partir da zona eufótica, para camadas mais profundas (Walsby & Holland, 2006). Tal perda se deve à densidade da célula (geralmente em torno de $1,04 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$) ser maior do que a densidade da água ($1 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$). Ainda que a maioria dos grupos fitoplanctônicos mostre esta diferença muito sutil em relação à densidade da água, isto é o suficiente para resultar na sedimentação de muitos indivíduos (Reynolds, 1984). A densidade das células de diatomáceas é ainda maior, estando em torno de $1,29 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$ (Reynolds, 1984). A transferência dos organismos fitoplanctônicos para uma região menos iluminada da coluna d'água afeta o funcionamento do ecossistema aquático, pois estes organismos, essencialmente fotossintetizante, constituem a base da cadeia alimentar nestes ambientes (Falkowski *et al.*, 2004).

Com base nas informações mencionadas acima, nota-se que é importante entender o ritmo de sedimentação do fitoplâncton. As bases da física para descrever a sedimentação em meio líquido são principalmente relacionadas a partículas esféricas, as quais mostram grande previsibilidade, segundo um modelo denominado Lei de Stokes. De acordo com esta lei, a taxa de sedimentação deste tipo de partícula varia com sua densidade e também com o quadrado de seu raio (Zirbel *et al.*, 2000; Peperzak *et al.*, 2003). McDonnell & Buesseler (2012) reforçaram a Lei de Stokes em um ambiente natural, ao compararem a velocidade de sedimentação de várias classes de tamanho e categorias morfológicas de MOP no Mar dos Sargaços, comprovando que as partículas menores geralmente mostravam baixas velocidades de sedimentação quando comparadas às das partículas maiores. Estes autores encontraram uma faixa de exceção, na qual partículas com dimensões entre 73 e 195 μm sedimentaram mais rapidamente do que algumas partículas maiores. Resultados similares foram encontrados em outros estudos que avaliaram, *in situ*, a sedimentação de partículas biogênicas e agregados (Diercks & Asper, 1997; Stemann *et al.*, 2004; Laurenceau-Cornec *et al.*, 2015; Iversen & Lampitt, 2020). Entre partículas vivas que foram avaliadas quanto ao ritmo de sedimentação, há os organismos fitoplanctônicos, para os quais foram observadas taxas de sedimentação

menores do que o esperado pela Lei de Stokes (Laurenceau-Cornec *et al.*, 2015; Chindia & Figueredo, 2018). Estes autores sugeriram que esta aparente limitação da Lei de Stokes se deve às particularidades morfológicas de cada espécie e outras estratégias que minimizam o ritmo de sedimentação, permitindo que os ganhos por seu crescimento populacional líquido superem suas perdas para o fundo (Huisman & Sommeijer, 2003; Riebesell, 2004). Ademais, tal Lei não inclui outras particularidades, como o efeito da orientação da partícula em relação à sua sedimentação (Eppley *et al.*, 1967; Walsby & Xypolyta, 1977), com este sendo essencialmente associado à sua forma. Por exemplo, as espécies fitoplanctônicas coloniais que se assemelham a forma cilíndrica e alongada geram um movimento direcionado para as laterais, enquanto sedimentam, o que favorece sua dispersão horizontal (Holland, 2010).

O fitoplâncton, incluindo quando as células se encontram em agregados de MOP, é frequentemente abundante principalmente nos 30 m superiores da coluna d'água (Alldredge & Silver, 1988). Ao apresentarem-se na forma de agregados, como colônias ou outros tipos de agregados fitoplanctônicos, as células diminuem o seu tempo de permanência nas camadas superficiais, devido ao aumento da sua densidade (Peperzak *et al.*, 2003). O aumento da densidade acelera o movimento vertical dos agregados fitoplanctônicos mais do que seria esperado para uma única célula (Fowler & Knauer, 1986), elevando as concentrações da MOP no fundo (Wetz & Wheeler, 2007) e afetando a distribuição vertical de elementos químicos componentes da MOP (Fowler & Knauer, 1986; Lee & Fisher, 1993). A maior parte da MOP, presente na forma celular ou agregada na coluna d'água, tem como principal origem a produção primária realizada pelo fitoplâncton (Biddanda & Benner, 1997). Assim, o fitoplâncton desempenha um importante papel na biogeoquímica dos ecossistemas aquáticos. Os organismos fitoplanctônicos controlam e asseguram a biodisponibilidade, a distribuição e a transferência de elementos químicos na coluna d'água, no fundo e ao longo da cadeia alimentar. Por exemplo, o enriquecimento de lagos por fósforo, na eutrofização, é seguido pela produção de grandes quantidades de MO rica em P e de origem no fitoplâncton, a qual é depositada no sedimento (Lobus & Kulikovskiy, 2023).

Existe uma estreita relação entre os agregados fitoplanctônicos e as populações bacterianas. Isso ocorre porque o fitoplâncton, principalmente em suas formas coloniais ou compondo outras formas de agregados, como a neve marinha, fornece o micro-habitat para uma diversa população microbiana, incluindo as bactérias (Simon *et al.*, 1990). A densidade da população bacteriana, geralmente mais alta nos agregados em relação ao meio, faz com que estes sejam um substrato com intensa atividade microbiana (Simon *et al.*, 1990; Smith *et al.*,

1995; Becquevort & Smith Jr., 2001). A atividade microbiana contribui para o processo de transformação da MOP, incluindo os agregados fitoplanctônicos, em micropartículas menores e/ou nutrientes dissolvidos. O processo inicia nas porções lábeis dos agregados (Azam *et al.*, 1983; Smith *et al.*, 1995) e os produtos resultantes da decomposição são liberados na coluna d'água (Azam *et al.*, 1983; Müller *et al.*, 2014). Uma vez liberada na coluna de água, a MOP é consumida de forma muito eficiente pelos procariontes heterotróficos, liberando nutrientes inorgânicos e dióxido de carbono na coluna d'água (Stubbins & Dittmar, 2014).

As frações mais resistentes à degradação bacteriana são facilmente exportadas para o fundo (Finkel *et al.*, 2010). Assim, a distribuição da MOP na coluna d'água e no sedimento é associada à sua resistência à degradação e sua velocidade de sedimentação.

A intensidade de decomposição da MOP é proporcionalmente maior nas camadas superficiais quando as taxas de sedimentação são baixas (Collier & Edmond, 1984) e a mistura vertical da coluna d'água é ausente (Marsay *et al.*, 2015; Iversen & Lampitt, 2020). Por outro lado, quando a sedimentação da neve marinha é relativamente rápida, como comumente observado quando esta se encontra estruturalmente consolidada e sob grandes movimentações de massas de água para o fundo, grande parte da MOP pode chegar às camadas profundas antes de uma decomposição efetiva. As elevadas taxas de sedimentação da MOP tendem a gerar o esgotamento dos principais nutrientes nas camadas superficiais e aumentos de suas concentrações no fundo (Morel & Price, 2003; Sunda, 2012) (Figura 2). Devido às altas taxas de sedimentação, acredita-se que, por exemplo, as diatomáceas são responsáveis pelas baixas concentrações de Si dissolvido na camada superficial (Sarmiento *et al.*, 2004) e pelo transporte da sílica para o fundo (Armbrust, 2009). O esgotamento é ainda mais evidente se os processos de mistura vertical e advecção (ressurgência) tornam-se pouco intensos ou ausentes, pois estes são responsáveis por retornar parte dos nutrientes remineralizados no fundo até as camadas mais superficiais (Marsay *et al.*, 2015; Iversen & Lampitt, 2020).

A composição química das micropartículas ou os nutrientes liberados pela decomposição são específicos em relação aos grupos taxonômicos presentes (Finkel *et al.*, 2010) e às outras formas de MOP que constituem os macroagregados (Lee & Fisher, 1993). Por conseguinte, cada uma das formas de MOP gera efeitos biogeoquímicos únicos (Fisher *et al.*, 2000; Lobus & Kulikovskiy, 2023). Considerando tais particularidades, uma maior quantidade de estudos sobre a sedimentação dos macroagregados fitoplanctônicos são imprescindíveis para a compreensão das suas relações com a biogeoquímica e a distribuição de MOP e nutrientes na coluna d'água, assim como para proposições ou ajustes de estratégias de manejo e de

conservação ambiental. Entretanto, apesar de os estudos com enfoque na sedimentação do fitoplâncton terem se tornado mais numerosos, poucos abordam a relação entre a sedimentação destes organismos, sua morfologia e os ciclos biogeoquímicos. Assim, o presente estudo é uma revisão da literatura existente sobre o processo de sedimentação do fitoplâncton, enfatizando a relação entre a morfologia do fitoplâncton e de agregados de partículas com os ciclos biogeoquímicos em ecossistemas aquáticos.

2. 2 Interesse pelo tema ao longo dos anos

Na literatura científica, publicada essencialmente em inglês, diferentes termos são geralmente empregados para descrever a sedimentação nos ecossistemas aquáticos, tais como *sedimentation*, *settling* e *sinking*. A figura 1 apresenta o resultado de uma série temporal referente a um levantamento bibliográfico feito a partir do cruzamento de cada um destes termos com a palavra *phytoplankton*. Houve um grande salto de interesse pelo tema, com uma tendência de aumento a partir da década de 1970 (Figura 1).

A literatura permitiu verificar que as tentativas de estimar a velocidade de sedimentação do fitoplâncton e de outras formas de MOP levaram ao desenvolvimento de diferentes abordagens de mensuração em laboratório e *in situ* (Tabela 1). Embora as medições *in situ* gerem resultados em um ambiente mais realístico (Visser *et al.*, 1996), até o início da década de 1980 havia poucos estudos com base nesta abordagem (Eppley, 1968). A menor quantidade de estudos no campo decorre da extrema dificuldade de se mensurar a velocidade de sedimentação de partículas individuais na coluna d'água *in situ*, onde as influências dos fluxos horizontais são maiores do que as velocidades de sedimentação das partículas (Iversen & Lampitt, 2020). Assim, foram desenvolvidas várias técnicas laboratoriais ou mesmo *in situ* (Tabelas 1 e 2) com objetivo de gerar medidas mais próximas à realidade. Esse refinamento nas técnicas e ferramentas de estudo contribuiu para um crescimento do interesse pela sedimentação do fitoplâncton (Figura 1). Apesar do aumento no interesse por este tema, os estudos voltados às velocidades de sedimentação de agregados de composição fitoplanctônica em oceanos e lagos, com menção aos métodos empregados em sua mensuração, não segue a mesma tendência de crescimento (Tabela 1). A tabela 1 mostra ainda que tais estudos geralmente não têm uma menção aos valores das velocidades de sedimentação de agregados fitoplanctônicos, dificultando a aplicação dos conhecimentos gerados.

2. 3 Métodos comumente empregados para medir a sedimentação da MOP

A tentativa de avaliar a sedimentação da MOP na água culminou no desenvolvimento de métodos para estimar o fluxo vertical destas formas de partículas *in situ* e em laboratório. Dentre estes, excluindo a influência dos fluxos verticais, pode-se destacar as câmaras de decantação com o uso de armadilhas implantadas em diferentes profundidades (Diercks & Asper, 1997; Fischer & Karakaş *et al.*, 2009) e SCUBA de mergulho cuja armadilha é geralmente confinada à superfície da coluna d'água (Alldredge & Gotschalk, 1988; 1989). Ambos os métodos permitem verificar a presença de organismos em cada camada de coluna d'água, o que é útil para o estabelecimento de semelhanças e diferenças nas taxas sedimentação apresentadas por diferentes espécies.

A coluna de sedimentação (conhecida por SETCOL, do inglês *settling column*) (Tabela 2) foi desenvolvida por Bienfang (1981) e é um método simples, prático e facilmente utilizado em experimentos para a obtenção das taxas de sedimentação das células do fitoplâncton (O'Brien *et al.*, 2006). Entretanto, um levantamento de estudos voltados à sedimentação mostrou que existem poucos realizados com base no uso de SETCOLs (Tabela 2). Isso é ainda mais notável quando é percebido o crescimento do interesse pelo tema (Figura 1).

É interessante destacar que o emprego de SETCOLs nos estudos do fitoplâncton apresentam algumas vantagens. Uma delas é o fato de que a SETCOL permite quantificar não apenas a sedimentação (flutuabilidade negativa), mas também as taxas de flutuabilidade positivas (Bienfang *et al.*, 1982; Bienfang & Harrison, 1984; Riebesell, 1989; Peperzak *et al.*, 2003; Bach *et al.*, 2012), o que é útil na avaliação do comportamento de muitas espécies. Esta capacidade pode ser útil nos estudos de espécies formadoras de florações superficiais, como várias que possuem flagelos ou aerótopos.

Em síntese, o método da coluna de sedimentação (SETCOL) tem início a partir de uma subamostragem inicial das partículas em suspensão na amostra que será submetida à avaliação por estes métodos. A amostra é levemente agitada para homogeneização das partículas antes da realização da subamostragem. O fitoplâncton presente nessa subamostra é quantificado para fornecer informações sobre as condições iniciais do estudo. Para iniciar os experimentos, a amostra é suavemente agitada mais uma vez, para que haja uma distribuição uniforme das células durante o preenchimento completo da coluna. Após um intervalo de tempo, a distribuição das células é avaliada em três camadas da coluna, recolhidas como frações independentes. O número de células é quantificado em cada fração, permitindo o cálculo da taxa de sedimentação para cada espécie presente (Bienfang, 1981). Assim, essa ferramenta

permite avaliar o potencial de sedimentação de cada espécie (Bienfang, 1981; Heiskanen & Keck, 1996; Bach *et al.*, 2012; Chindia & Figueredo, 2018). Ainda que as condições da coluna não sejam idênticas àsquelas observadas em campo, essa ferramenta de simplificação em laboratório é segura em descrever tendências e comparações entre espécies, otimizando uma avaliação geral, visto que cada ambiente apresenta comportamento distinto em sua coluna d'água e seria impossível reproduzir todas as condições em laboratório. Alguns autores criticam o método justamente por ser a uma quantificação relacionada apenas ao potencial de sedimentação, mas não de uma medida da taxa de sedimentação que ocorre no ambiente natural. Tais críticas se fundamentam no fato de que a presença de fluxos verticais *in situ* deveriam influenciar as taxas de sedimentação de modo importante, sendo um obstáculo para a aplicabilidade direta dos resultados obtidos pelo método de SETCOL (Becquevort & Smith Jr., 2001; Guo *et al.*, 2016). Apesar das críticas, o método de SETCOL tem sido largamente empregado e tem sido útil em muitos estudos cujo enfoque é mais teórico quanto às comparações sobre a sedimentação apresentada por diferentes espécies.

2. 4 Como a MOP sedimentada, incluindo o fitoplâncton como um de seus componentes, é quantificada?

A quantificação da taxa de sedimentação do fitoplâncton e/ou dos agregados derivados de fitoplâncton tem como base a quantificação das partículas nas subamostras. Diferentes métodos têm sido empregados na quantificação das células fitoplanctônicas presentes no material sedimentado: (i) medições de densidade óptica, usando um espectrofotômetro (Steele & Yentsch, 1960); (ii) contagem visual de células, utilizando um microscópio invertido (Fritz, 1935; Riley, 1943; Smayda & Boleyn, 1965, Chindia & Figueredo, 2018); (iii) fluorometria, quantificando a clorofila *a in vivo* (Eppley *et al.*, 1967); (IV) detecção de células marcadas radioativamente com ^{14}C (Bienfang, 1979; 1981), (V) uso de câmeras de vídeo (Walsby & Holland, 2006; O'Brien *et al.*, 2006) e (VI) “scanner” a laser (Walsby & Holland, 2006). Todos estes métodos, exceto o de câmeras de vídeo e o “scanner” a laser, exigem a manipulação da partícula (Stemmann & Boss, 2012) e, conseqüentemente, são invasivos e de alta perturbação (Walsby & Holland, 2006). Em amostras nas quais as partículas encontram-se mais isoladas, tais métodos são úteis e geram poucos problemas. O efeito invasivo e perturbatório é mais perceptível quando se trata de manipulação de grandes agregados, que são geralmente frágeis e mais facilmente danificáveis (O'Brien *et al.*, 2006). É importante também notar que entre os métodos mais automatizados, que liberam o investigador da observação microscópica, ocorre a

perda de muitas informações sobre a morfologia celular (Eppley *et al.*, 1967), o que limita a aplicação do estudo para certas finalidades.

Para evitar o excesso de manipulação, um método não invasivo foi proposto por O'Brien *et al.* (2006) e permite quantificar a velocidade de sedimentação e avaliar a morfologia dos indivíduos em amostras *in situ* de comunidades planctônicas. Este método é baseado na gravação em vídeo, digitalização e análise da amostra usando um software de rastreamento de partículas (O'Brien *et al.*, 2006). Ele foi posteriormente utilizado por Bach *et al.* (2012), com a designação de vídeo-microscópio “FlowCAM (Fluid Imaging)”. Sendo a morfologia celular uma característica importante dos organismos e intrinsecamente relacionada à minimização de perdas por sedimentação (De La Rocha & Passow, 2006), esta técnica permite a integração desta variável a diferentes métodos. Os resultados obtidos têm contribuído para explicar diferentes valores de sedimentação observados entre diferentes tipos de organismos fitoplanctônicos.

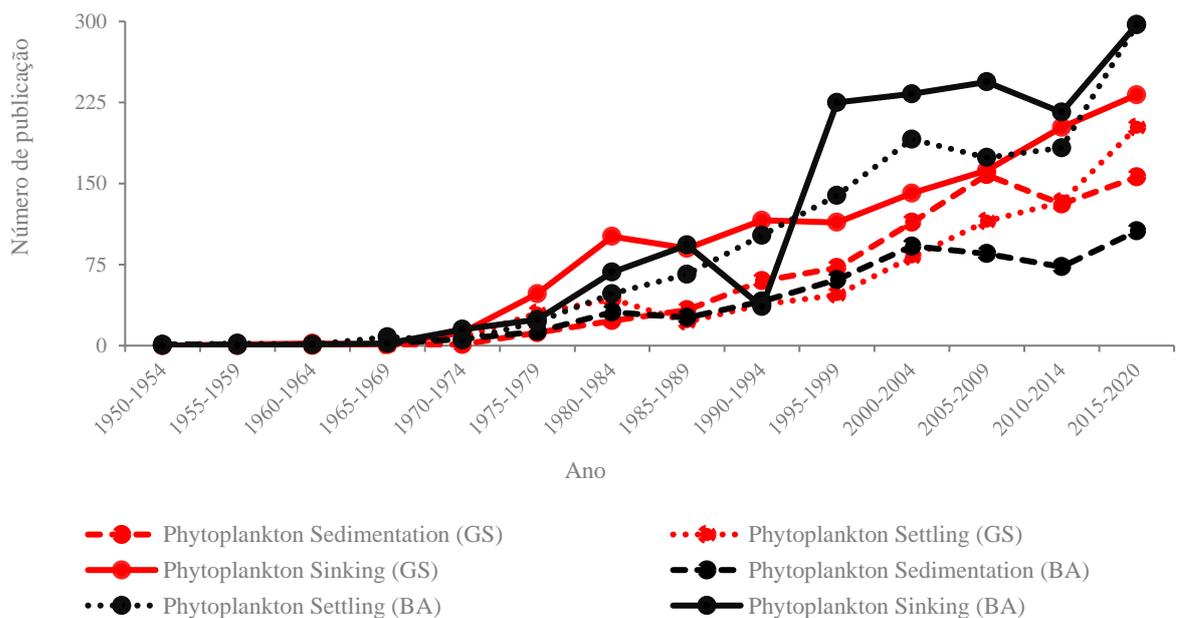


Fig. 1 Produção de literatura sobre sedimentação e fitoplâncton. Número de artigos contendo os termos “Phytoplankton and Sedimentation”, e “Phytoplankton and Settling” e “Phytoplankton and Sinking” de acordo com duas bases de dados de referência, *Biological Abstracts* (BA) e *Google Scholar* (GS), em setembro de 2020.

2. 5 Sedimentação do fitoplâncton com base em características morfológicas

Os modelos utilizados para o cálculo da taxa de sedimentação (Lei de Stokes, por exemplo) preveem velocidades crescentes de sedimentação conforme aumenta o tamanho da

partícula (Zirbel *et al.*, 2000; Peperzak *et al.*, 2003). Falkowski (1994) cita que uma célula com raio de 1 μm pode sedimentar cerca de 1 cmd^{-1} , enquanto que uma célula com raio de 1000 μm teria uma sedimentação $>100 \text{ md}^{-1}$. Assim, considerando somente as grandes diferenças de tamanho entre as várias espécies do fitoplâncton, podem ser esperadas taxas de sedimentação muito distintas e uma contribuição desproporcional de cada espécie em relação à exportação de MOP para o fundo (Leblanc *et al.*, 2018). A variação de ritmo de sedimentação pode ser ainda mais variável entre espécies do que seria esperado com base apenas nas dimensões celulares. Isso faz com que a Lei de Stokes, por ser baseada apenas nas diferenças de tamanho e densidade, não seja capaz de explicar a ampla variedade de velocidades de sedimentação das partículas que compõem a MOP (Stemmann *et al.*, 2004). Tem sido observado que a morfologia também é fundamental em determinar o ritmo de sedimentação (Padisák *et al.*, 2003; Chindia & Figueredo, 2018). As características morfológicas das partículas permitem até mesmo o registro de ocorrência de maiores velocidades de sedimentação entre partículas menores (Durkin *et al.*, 2015) ou taxas proporcionalmente baixas para as maiores (Chindia & Figueredo, 2018). Tais possibilidades mais amplas são determinadas pela ausência de uma geometria perfeitamente esférica, como aquela utilizada nos modelos. No caso do fitoplâncton, essa diversidade morfológica é frequentemente relacionada à minimização de perdas por sedimentação (De La Rocha & Passow, 2006).

2.5.1 Relação causa e efeito: morfologia celular e velocidade de sedimentação do fitoplâncton

A velocidade de sedimentação de uma célula fitoplanctônica é relacionada a vários aspectos de sua morfologia, incluindo tanto externos quanto internos. A diversidade morfológica dos organismos fitoplanctônicos inclui várias estruturas relacionadas a uma certa capacidade de flutuabilidade (Naselli-Flores & Barone, 2011; Stanca *et al.*, 2013). Dentre tais estruturas, destacam-se: aerótopos; mucilagem e protuberâncias (espinhos, que podem ser rígidos ou até silicosos), cujos arranjos, comprimento ou espessura afetam seu tamanho total; capacidade de formar colônias (Naselli-Flores *et al.*, 2007); número e arranjo de células na colônia, afetando suas dimensões (Karakas *et al.*, 2009); simetria ou assimetria da forma da colônia (Padisák *et al.*, 2003).

Com base em estudos prévios, tem sido observado que algas com formas esferoidais sedimentam mais rapidamente quando comparadas às de formas não esferoidais (Walsby & Xypolyta, 1977). Adicionalmente, quando as células apresentam superfície rugosa, espinhos ou

estão organizadas em filamentos longos, há uma tendência de manutenção do organismo por mais tempo na parte superior da coluna d'água (Padisák *et al.*, 2003; Takabayashi *et al.*, 2006). Outras adaptações morfológicas do fitoplâncton, como flagelos (relacionados à natação ativa), aerótopos e moléculas de lastro (relacionadas à regulação fisiológica da densidade interna) também afetam o ritmo de sedimentação. Os flagelos podem ser eficientes a ponto de determinarem migrações verticais, como descrito em várias espécies de dinoflagelados, bem como em outras algas móveis (Margalef, 1978, Li *et al.*, 2018). A presença de flagelos e sua eficiência no deslocamento de certas espécies é associada à irregularidade na distribuição vertical de suas populações (Konopka, 1989; Durham *et al.*, 2013). Isto ocorre porque o flagelo confere ao organismo certa capacidade de selecionar e se manter em posições favoráveis na coluna de água (Passow, 1991), combinando um aumento do tempo médio de permanência na zona eufótica com a capacidade de escapar da fotooxidação (Ibelings *et al.*, 1991). Entretanto, a maioria das espécies fitoplanctônicas não apresenta estruturas que lhes permitem deslocamento ativo (Ptacnik *et al.*, 2003; Winder & Hunter, 2008), pois a migração ativa e rápida ao longo da coluna d'água é energeticamente dispendiosa (Kromkamp *et al.*, 1988). Uma vez que a forma da espécie determina sua resistência à sedimentação passiva, ela também influenciará a velocidade de natação das espécies móveis. Assim, diferentes velocidades de natação seriam esperadas para espécies flageladas que diferem em tamanho e morfologia celular (Lewis *et al.*, 2006). Smayda (2010), por exemplo, observou que os dinoflagelados que formam uma estrutura filamentosa (cadeia de células) nadam mais rápido do que as células solitárias (Smayda, 2010). Em relação às condições ambientais, a vantagem competitiva proporcionada pela mobilidade é menos relevante em colunas d'água completamente misturadas verticalmente, uma vez que tanto o fitoplâncton com flagelos quanto o sem flagelo seriam movidos pela massa de água circulante (Margalef, 1978; Passow, 1991; Ptacnik *et al.*, 2003; Winder & Hunter, 2008). A intensidade de mistura é ainda mais importante para organismos com elevada densidade, que tendem a sedimentar rapidamente em águas mais estáticas. A presença do carbonato de cálcio, em cocolitóforos e algumas espécies picoplanctônicas, e da sílica, em frústulas de Bacillariophyta e escamas de Synurophyceae e Chrysophyceae, aumenta a densidade da célula, aumentando seu potencial de sedimentação (Miklasz & Denny, 2010; Lobus & Kulikovskiy, 2023). Estas características são muito importantes em determinar o funcionamento dos ecossistemas aquáticos, pois baixas intensidades de mistura tornam tais organismos especialmente importantes para os fluxos de carbono e outros elementos associados à matéria orgânica (Tréguer *et al.*, 2021; Lobus & Kulikovskiy, 2023).

2.6 Processos físico-químico e o incremento da sedimentação do fitoplâncton

A formação de agregados é um dos principais responsáveis pela exportação de MOP a partir da zona eufótica para o fundo (Miklasz & Denny, 2010). Os agregados de partículas permanecem inicialmente nas camadas superficiais, onde sua degradação é mais lenta, e desencadeiam mais agregação, até que finalmente sedimentam e produzem um padrão pronunciado de exportação de partículas das camadas mais superficiais até as mais profundas (Kriest, 2002). A MOP exportada inclui células individuais e agregados de material amorfo. As células individuais correspondem a um tipo de MOP muito pequeno, cujas dimensões deveriam resultar em sua permanência por períodos muito mais longos na zona eufótica (Alldredge & Silver, 1988; Bach *et al.*, 2012), mas cuja sedimentação é acelerada devido à sua incorporação nos aglomerados de MOP. As células individuais de dinoflagelados, por exemplo, sedimentam mais lentamente ($6-11 \text{ mdia}^{-1}$) (Anderson *et al.*, 1985) do que é observado quando estão incorporadas em agregados, tais como a neve marinha (entre $10-100 \text{ mdia}^{-1}$) (Alldredge & Gotschalk, 1988).

Os flocos de neve marinha correspondem a locais importantes quanto à produção primária. Esta produção é realizada pelas células fitoplanctônicas presentes nestes agregados (Prezelin & Alldredge, 1983; Alldredge & Gotschal, 1990; Ptacnik *et al.*, 2003). A agregação pode ocorrer através de um processo denominado coagulação celular (Kiørboe *et al.*, 1994), que facilita a aderência de partículas microscópicas em colisão na coluna d'água (Smetacek, 1985; Alldredge & Silver, 1988; Kriest, 2002). A intensidade de colisão é associada às características físicas das camadas da coluna d'água e resulta da presença de alta proporção de partículas em fricção. À medida em que as camadas mais profundas são alcançadas, a intensidade de colisão passa a ser determinada principalmente pela velocidade de sedimentação da partícula (Kriest, 2002). Ambos cenários mostram que a maior disponibilidade de MOP incrementa a formação de agregados, permitindo que a partícula continue capturando e agrupando mais matéria na coluna d'água.

É interessante notar que a sedimentação de uma espécie como células isoladas ou quando presente em agregados resulta em diferentes tendências. Embora o enfoque maior da literatura geralmente se volte ao papel dos aglomerados em aumentar o ritmo de sedimentação, exemplo de colônias da diatomácea *Skeletonema costatum* que apresentam taxa de sedimentação duas vezes maior do que aquela observada quando encontram-se em agregados de partículas (Thornton & Thake, 1998), há casos de espécies que podem passar a sedimentar mais lentamente quando agregadas. Por exemplo, os agregados dominados por cianobactérias

exibem densidades e taxas de sedimentação muito baixas (Grossart *et al.*, 1997), principalmente pela presença de aerótopos e de formas filamentosas em muitos representantes dos seus grupos (Capone *et al.*, 1998; Stal *et al.*, 1999; Simon *et al.*, 2002). De modo mais independente, a presença destas características resulta na sua maior capacidade de permanecer nas partes superiores de coluna d'água ou mesmo de apresentar certa mobilidade neste ambiente (Riebesell, 1992). Por conseguinte, a taxa de sedimentação passa a ser determinada não só pela formação dos agregados, principais responsáveis pela exportação da MOP para fundo, como também pelos organismos fotossintetizantes que estão compondo o agregado.

2.6.1 Contribuição de secreções celulares na formação de agregados fitoplanctônicos

Alguns estudos apontam que as secreções celulares são fatores biológicos fortemente envolvidos na sedimentação da MOP (Smetacek, 1985; Thornton & Thake, 1998; Bourdin *et al.*, 2017), pois são importantes na formação de agregados (Mari, 2008). Dentre estas secreções, se destacam as partículas exopoliméricas transparentes (TEP) sintetizadas pelo fitoplâncton (Passow *et al.*, 1994; Azetsu-Scott & Passow, 2004; Bourdin *et al.*, 2017). Entretanto, ao mesmo tempo em que contribui para formar agregados e que agregados maiores tendem a sedimentar mais rapidamente, a TEP é relacionada a uma maior flutuabilidade dos aglomerados. Foi observado que os agregados que não possuem TEP sedimentam mais rapidamente do que aqueles que possuem, porque a presença das TEP reduziu sua densidade (Mari, 2008). Em um estudo com mais de 300 agregados da espécie *Nitzschia closterium*, voltado para a avaliação da influência da TEP na velocidade de sedimentação de agregados, foi observado que a velocidade de sedimentação de agregados da espécie diminuía com o aumento do conteúdo específico de TEP (Engel & Schartau, 1999).

2.7 Participação de macroagregados fitoplanctônicos na geoquímica dos ambientes marinhos e lacustres

Os macroagregados de ambiente marinho são também denominados 'neve marinha', como mencionado ao longo deste trabalho. Este termo foi cunhado por Suzuki e Kato (1953) para designar macropartículas que, observadas a olho nu, mostram-se similares a flocos de neve. Desde então, a neve marinha tem sido intensivamente estudada (Tabelas 1 e 2). Em menor escala, a partir da década de 1990 começaram a surgir alguns estudos sobre os macroagregados em ambientes de água doce (Grossart & Simon, 1993; 1998a; b; Grossart *et al.*, 1997). A partir destes estudos, os termos 'neve de lago' ou 'neve lacustre' passam a ser adotados para designar

os macroagregados observados nestes tipos de ambientes (Grossart & Simon, 1993a; b), geralmente apresentando dimensões macroscópicas ($> 500 \mu\text{m}$) (Simon *et al.*, 2002). Apesar da existência de semelhanças quanto ao tamanho e importância no processo de sedimentação, as neves marinha e lacustre diferem em relação às partículas que estão presentes e também quanto à sua abundância na coluna d'água. Partes destas diferenças são atribuídas às comunidades planctônicas que compõem os macroagregados e às características físicas e químicas do ambiente (Grossart & Simon, 1993a; b; Simon *et al.*, 2002). Por exemplo, o teor em sílica é maior em diatomáceas marinhas do que naquelas que ocorrem em ambientes de água doce, como consequência de diferenças nas concentrações de Si entre estes ambientes (Conley *et al.*, 1989).

Os macroagregados são locais excelentes para a ocorrência de atividade microbiana (Brinkmann *et al.*, 2019), tanto de produtores primários quanto de decompositores. Consequentemente, estas partículas impulsionam os ciclos biogeoquímicos nos ecossistemas aquáticos. Tal fato decorre da ação da população microbiana, quando associada ao material biogênico, desencadear importantes processos de decomposição (Simon *et al.*, 1990). Este é um processo natural que depende da estrutura física dos macroagregados, que varia entre uma associação de matéria de composição frágil, porosa e solta a uma gelatinosa, robusta e altamente coesa (Alldredge & Silver, 1988). O processo de decomposição inicia e é mais intenso na camada estruturalmente mais lábil (Fowler & Knauer, 1986; Lee & Fisher, 1993; Prairie *et al.*, 2019), desencadeando a liberação de elementos químicos na camada (Lee & Fisher, 1993). Por conseguinte, a estrutura atômica da partícula liberada no processo de decomposição varia em função da composição química da matéria biogênica que forma os macroagregados e do grupo de bactérias envolvidas na decomposição da MOP (Grossart *et al.*, 1997). Em relação à matéria biogênica, deve-se ressaltar a importância da presença do fitoplâncton como principal grupo produtor primário nos agregados, determinando o comportamento de outras comunidades associadas. A fisiologia e a estrutura de toda comunidade bacteriana presente nos agregados, por exemplo, são afetadas por mudanças relativamente pequenas na comunidade fitoplanctônica (Camarena-Gómez *et al.*, 2018). Assim, há um padrão sazonal de abundância das bactérias em resposta à sazonalidade da MOD liberada pelo fitoplâncton, gerando alteração do valor nutricional das partículas, com impactos na cadeia trófica (Beardall *et al.*, 2009). A capacidade de resposta dos organismos às mudanças na composição química do ambiente pode gerar uma forte pressão seletiva (Weithoff, 2003; Luimstra *et al.*, 2020). A pressão surge da necessidade nutricional específica de cada táxon. Por exemplo, a disponibilidade de C, N, P e

Fe condiciona o desenvolvimento de vários grupos fitoplanctônicos, mas adiciona-se ainda a esta lista o Si, no caso das diatomáceas (Brzezinski, 2008). As proporções de nutrientes podem determinar a composição do fitoplâncton. Um estudo realizado por Berg *et al.* (2023), por exemplo, descreve que a proporção menor do conjunto total de fitoplâncton e o quase desaparecimento das diatomáceas estavam correlacionados com concentrações indetectáveis de nitrato nas águas superficiais. Por outro lado, a presença e crescimento das criptófitas, cianobactérias filamentosas e dinoflagelados foram distintamente associadas à absorção de formas reduzidas de nitrogênio, incluindo amônio, uréia, aminoácidos dissolvidos e adenina (Berg *et al.*, 2023).

A célula fitoplanctônica libera uma ampla gama de substâncias orgânicas, dependendo das suas condições de crescimento (Granum, Kirkvold & Mykkestad, 2002). Biddanda & Benner (1997) descrevem que a composição do MOD liberada pelo fitoplâncton é essencialmente dominada por carboidratos (mono, oligo e polissacarídeos), compostos nitrogenados (aminoácidos, proteínas e polipeptídios), lipídios (triglicerídeos, fosfolipídios, ácidos graxos) e ácidos orgânicos (glicolato, ácidos tricarbóxicos, hidroxamato, vitaminas). Categorizando os compostos tanto em abundância, quanto em importância biogeoquímica, Thornton (2014) classificou a MOD liberada pela célula fitoplanctônica em aminoácidos, carboidratos, ácidos graxos e lipídios, ácidos nucleicos, glicolato, dimetilsulfoniopropionato, dimetilsulfeto e isopreno. Nestas formas de MOD há o predomínio de seis elementos químicos (C, H, N, O, P e S), os quais formam mais de 95% da massa de matéria orgânica de origem fitoplanctônica (Geider & La Roche, 2002). Entretanto, a contribuição de cada organismo fitoplanctônico para os padrões de distribuição de determinados elementos químicos no ambiente é altamente espécie-específica (Litchman *et al.*, 2015). Por exemplo, o Si está presente em *Synechococcus* na forma de óxido hidratado, o que é espectralmente distinto do precipitado opalino biogênico amorfo produzido pelas diatomáceas (Ohnemus *et al.*, 2018). Ademais, a proporção da MOD liberada pelo fitoplâncton também depende da sua capacidade de armazenamento. Os carboidratos (principalmente na forma glicogênio) são predominantemente armazenados pelas cianobactérias e os lipídios (principalmente na forma de triacilgliceróis) pelos eucarióticos (Becker *et al.*, 2018). Entre os organismos eucarióticos, Müller *et al.*, 2014 mostraram que a presença de haptófitas unicelulares calcificadas (coccolitóforos) contribuíram grandemente para o ciclo de carbono e cálcio e produção de calcita na zona eufótica. Por outro lado, as comunidades dominadas por diatomáceas liberam proporcionalmente quantidades

maiores de carbono orgânico dissolvido do que àquelas dominadas por dinoflagelados (Wetz & Wheeler, 2007).

2.8 Mudanças climáticas, sedimentação e processos biogeoquímicos

As ações antropogênicas estão afetando o clima, devido aos seus impactos nas concentrações atmosféricas de gás carbônico (Doney *et al.*, 2012), que estão aumentando drasticamente desde 1750 e contribuindo para o aumento da temperatura (Richardson, 2008). O aquecimento global causa aumentos na temperatura das águas e, conseqüentemente, é uma grande ameaça à vida aquática. Observações da temperatura das camadas superficiais da coluna d'água, feitas em uma escala global e principalmente durante a estação quente, mostram que os lagos aqueceram à uma taxa média de $0,34\text{ }^{\circ}\text{C década}^{-1}$ de 1985 a 2009 (O'Reilly *et al.*, 2015). Os aumentos da temperatura induzem alterações na fisiologia do fitoplâncton (Beardall *et al.*, 2009) e estão intimamente ligados às mudanças na composição de espécies do fitoplâncton (Carey *et al.*, 2012; Zohary, Flaim & Sommer, 2020), influenciando fortemente a sua riqueza e abundância relativa (Falkowski & Oliver, 2007). Entretanto, o efeito da temperatura difere entre os diferentes grupos taxonômicos do fitoplâncton. Por exemplo, a temperatura ótima necessária para o crescimento das cianobactérias é, geralmente, mais alta do que a necessária para o crescimento das algas eucarióticas (Carey *et al.*, 2012). Mesmo apenas entre algas eucarióticas, é possível observar diferenças de temperatura ótima necessária para o desenvolvimento de certos grupos. Os dinoflagelados, por exemplo, são encontrados mais frequentemente em águas mais quentes (Margalef, 1978; Barton *et al.*, 2014). Por outro lado, os dinoflagelados migrantes são capazes de competir com outras algas sob condições de baixa turbulência e forte estratificação (Yacobi & Ostrovsky, 2012), condições geradas pelo aumento da temperatura (O'Reilly *et al.*, 2015).

Outros estudos sugerem haver uma associação entre a adaptação à determinadas temperaturas e a morfologia dos fitoplâncton. De acordo com tais estudos, as células menores são mais tolerantes às temperaturas mais altas do que as células maiores (Bopp *et al.*, 2005; Zohary, Flaim & Sommer, 2020). Assim, é esperado que, dentro de um clado taxonômico, espécies de maior tamanho sejam encontradas em ambientes mais frios, enquanto espécies de tamanho menor ocorrerão em regiões mais quentes.

Um dos efeitos relevantes das mudanças climáticas é relacionado a mudanças na biogeoquímica do ambiente aquático. Além dos impactos sobre os produtores primários descritos acima, o aumento da temperatura gera alterações na composição da comunidade

bacteriana (Xing *et al.*, 2011) e na estrutura dos grupos funcionais metabólicos bacterianos na coluna d'água e nos sedimentos (Shi *et al.*, 2022). Além destes, uma vez que as oscilações na disponibilidade de recursos entre a camada superficial e o fundo são determinadas pelas alterações da estratificação da coluna d'água e da densidade da água (Naselli-Flores *et al.*, 2020), estas também sofrem efeitos indiretos da temperatura, resultando na disponibilidade dos nutrientes. O aumento da temperatura diminui a profundidade de mistura (Bach *et al.*, 2012), reduzindo a capacidade da região eufótica absorver nutrientes provenientes do fundo (Steinacher *et al.*, 2010; Bopp *et al.*, 2013). É interessante notar que alguns autores mencionam que a limitação de nutrientes é maior quando prevalecem condições mais quentes (Kamykowski & Zentara, 2005). Além destes efeitos da temperatura sobre a disponibilidade de nutrientes, mais relacionados a aspectos físicos e químicos do meio, há ainda o papel fundamental dos organismos presentes no ecossistema aquático. As espécies presentes e sua capacidade de se adaptar ao novo ambiente térmico depende, em última análise, da velocidade com que surgem mudanças expressivas (Doney *et al.*, 2012; Litchman *et al.*, 2015).

Os estudos levantados nesta revisão da literatura permitem concluir que existe uma importante relação ecológica entre a estrutura da comunidade fitoplânctônica e a biogeoquímica dos ecossistemas aquáticos. Há um crescimento no interesse pelo tema sedimentação do fitoplâncton. A quantidade de estudos sobre a sedimentação dos macroagregados fitoplânctônicos, imprescindíveis para a compreensão das suas relações com a biogeoquímica e a distribuição de MOP e nutrientes na coluna d'água, encontra-se proporcionalmente inferior. Apesar dos estudos com enfoque na sedimentação do fitoplâncton terem se tornado mais numerosos e permitirem a compreensão sobre as mudanças climáticas e os ciclos biogeoquímicos, poucos abordam a relação entre a sedimentação destes e a morfologia do fitoplâncton. Um dos métodos adequados à previsão da taxa de sedimentação e dos dados morfológicos dos organismos fitoplânctônicos é a SETCOL. Entretanto, a SETCOL mostrou-se proporcionalmente menos utilizada em estudos de sedimentação do fitoplâncton. Ademais, a obtenção do biovolume celular mostra-se adequada à previsão da influência das mudanças climáticas na sedimentação, uma vez que o efeito da temperatura difere entre os diferentes grupos taxonômicos do fitoplâncton e existe uma relação entre a adaptação às determinadas temperaturas junto com a morfologia do fitoplâncton. Assim, o método baseado na SETCOL permite ainda obter respostas da influência do indivíduo, com base no seu biovolume.

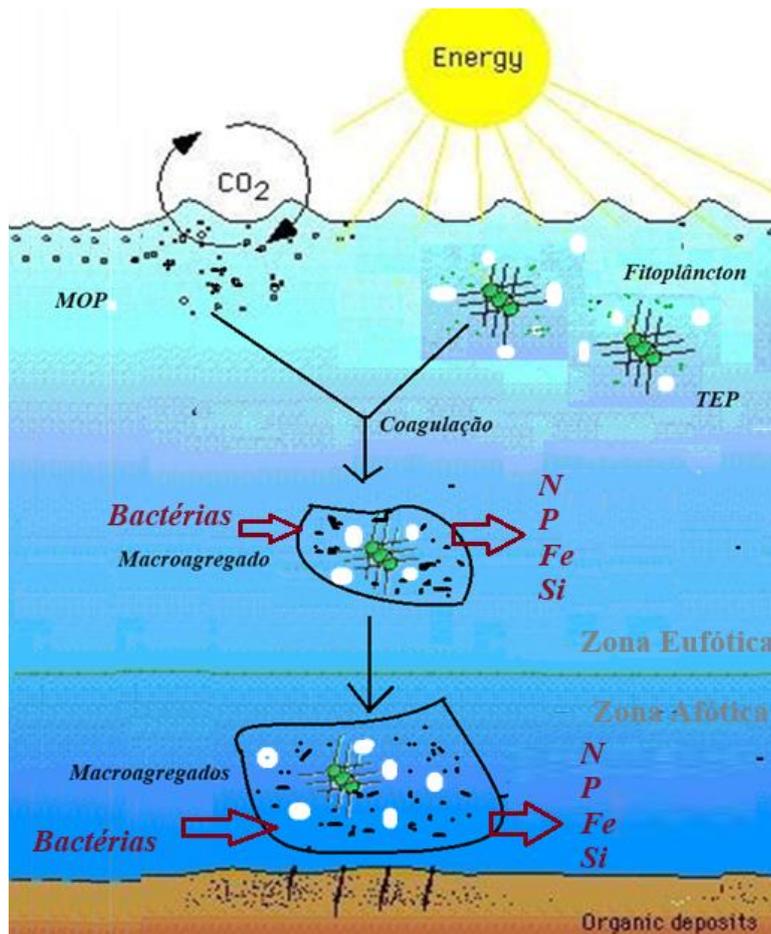


Fig. 2 Processo de formação de macroagregados compostos por formas de MOP morta e viva, incluindo os organismos fitoplanctônicos. Os macroagregados surgem da aderência entre as MOP em contacto na coluna d'água. Depois da zona eufótica, os macroagregados sofrem decomposição disponibilizando a MO na forma de micropartícula e dissolvida em diferentes camadas da coluna d'água.

Tabela 1: Velocidades de sedimentação de agregados de composição fitoplanctônica em oceanos e lagos e métodos empregados em sua mensuração.

Proveniência	Composição	Método	Profundidade	Velocidade de sedimentação (md ⁻¹)	Autor
Cultura de fitoplâncton	Agregados: diatomáceas (<i>Thalassiosira weissflogii</i>)	Tanque cilíndrico, Câmera: Coultter Counter			Prairie <i>et al.</i> , 2019
Gando Bay, Gran Canaria	Diatomáceas: <i>Synechococcus</i>	Câmera de sedimentação			Bach <i>et al.</i> 2019
	<i>Thalassiosira weissflogii</i>	Tanque cilíndrico, mesa rolante: video-câmera			Prairie <i>et al.</i> , 2019
Cape Blanc, Mauritania.	Comunidade planctônica	Tanque rolante			van der Jagt <i>et al.</i> , 2018
Laboratório	Agregados: bactérias, diatomáceas				Kamp <i>et al.</i> , 2016
Norwegian fjord	Criptofitas, diatomáceas: <i>Emiliana huxleyi</i> ; <i>Synechococcus</i>	Câmera de sedimentação; <i>FlowCam</i>			Bach <i>et al.</i> , 2016

Morehead City, NC.		Tanque rolante		Prairie <i>et al.</i> , 2013
Kerguelen Ocean	<i>Fragilariopsis</i> spp.; <i>Eucampia antarctica</i> ; <i>Chaetoceros</i> spp.	Tanque, câmara	,	Laurenceau-Cornec <i>et al.</i> , 2015
Cape Blanc (Mauritania)	<i>Synechococcus</i>	Armadilha de sedimento		Thiele <i>et al.</i> , 2015
	<i>Thalassiosira weissflogii</i>	Coluna de sedimentação, câmara		de Jesus Mendes & Thomsen, 2012
	<i>S. costatum</i> <i>E. huxleyi</i>	Tanque rolante		Iversen & Ploug, 2010
	<i>Skeletonema costatum</i> , <i>Emiliana huxleyi</i>	Câmara de fluxo	51 -732	Ploug <i>et al.</i> , 2008
Cape Lookout Bight, NC		Armadilha de sedimento, SCUBA, câmara		Shanks, 2002
Santa Barbara Channel; the San Juan Islands		SCUBA		Alldredge, 2000

Southern Californian Bight		SCUBA, câmara		Ploug, 1999
Cultura	<i>Nitzschia</i>	Mesa rolante, câmara	0,1–0,7	Engel & Schartau, 1999
Monterey Bay				Pilskaln <i>et al.</i> , 1998
central Black Sea, the northern Gulf of Mexico		Armadilha de sedimento		Diercks & Asper, 1997
Lake Constance		Tanque rolante, em experimentos laboratoriais		Grossart <i>et al.</i> , 1997
Lake Constance		SCUBA		Grossart & Simon, 1998
Lake Constance	Diatomáceas, algas verdes, cianobactérias	SCUBA	0-130	Grossart & Simon, 1993
Southern California Bight	Neve marinha, larvaceas, peletas fecais e diatomáceas	SCUBA	15-20	Allredge & Gotschal, 1990
	Diatomáceas: <i>Chaetoceros</i> sp.	SCUBA, câmara	117±56 0,8–2	Allredge & Gotschal, 1989

	Diatomáceas, peletas fecais, detritos	SCUBA, câmara	35-200	0,2–2	Allredge & Gotschalk, 1988
Panama Basin	Grandes agregados amorfos	Armadilha de sedimento, câmara;			Asper, 1987
Monterey Bay, California & North Atlantic Ocean		SCUBA	43-95		Shank & Trent, 1980
	Detritos, argila	plankton, Torre de sedimentação		0,01–0,1	Kajihar, 1971

Tabela 2: Dados de sedimentação do fitoplâncton avaliados por meio de coluna de sedimentação (SETCOL)

Local de amostragem da comunidade	Composição	Quantificação de células fitoplanctônicas	Velocidade de sedimentação mínima e máxima	Autor
Tianjin Coastal, Bohai Bay	Fitoplâncton	Medição da <i>Chl a</i>		Feng <i>et al.</i> , 2021
Changjiang River	Fitoplâncton			Li <i>et al.</i> , 2018
Lagoa do Nado & Laboratório	Fitoplâncton	Microscópio invertido: Utermöhl	-0,05-1,53	Chindia & Figueredo, 2018
Changjiang estuary	Fitoplâncton	<i>Chl a</i>		Guo <i>et al.</i> , 2016
Kerguelen region (Southern Ocean)	Fitoplâncton	Câmera		Laurenceau-Cornec <i>et al.</i> , 2015
				Miklasz & Denny, 2010
Gullmarfjord, Sweden	<i>Coscinodiscus</i> spp; <i>Skeletonema costatum</i>	Vídeo	0,31-6,16	O'Brien <i>et al.</i> , 2006
Laboratory cultures				
Dutch coastal zone of the North Sea	Cadeia de diatomáceas e <i>Phaeocystis globose</i>	Microscópio invertido	-0,4-2,2	Peperzak <i>et al.</i> , 2003
Nathaniel B. Palmer in the Ross Sea (Antarctica)	Dinoflagelados (coloniais)		0-0,88	Becquevort & Smith Jr., 2001

Lena River and the Laptev Sea.					Heiskanen & Keck, 1996
East Sound, Orcas Island in the archipelago of the west coast of Washington, USA	<i>Thalassiosira</i> spp., <i>Pseudonitzschia</i> sp., <i>Thalassionema nitzschioides</i> , <i>Nitzschia</i> spp., <i>Rhizosolenia</i> spp., <i>Phaeocystis pouchetti</i> , <i>Ceratium fusus</i>				Kjørboe <i>et al.</i> , 1996
Subarctic Pacific	<i>Actinocyclus</i> sp.; <i>Emiliana huxleyi</i>	Coulter Counter model TAIL.	0,17-0,92		Muggli <i>et al.</i> , 1996
Narragansett Bay	<i>Thalassiosira</i> spp; <i>Skeletonema costatum</i> ; <i>Chaetoceros</i> spp; <i>Leptocylindrus minimus</i> ; Flagelados > 5 µm	Microscópio invertido	0,07-0,36		Riebesell, 1989
	Diatomáceas, peletas fecais, detritos	Câmera, <i>in situ</i>	0,2-2		Allredge & Gotschalk, 1988
Northeast Pacific Culture Collection	Bacillariophyceae, Prymnesiophyceae, Dinophyceae,	Microscópio invertido	0,01-1,76		Bienfang & Harrison, 1984

	Chlorophyceae, Diatomáceas, e dinoflagelados			
Resurrection Bay	Flagelados; diatomáceas		0,07-0,43	Bienfang, 1984
Northeast Pacific	<i>Skeletonema</i> ;	Microscópio invertido	0,2-2	Bienfang <i>et al.</i> , 1982
Culture Collection	<i>Chaetoceras</i> ; <i>Ditylum</i> ; <i>Coscinodiscus wailesii</i> ,			
Gilbert Stuart Pond,	<i>Asterionella formosa</i> ;	Microscópio invertido	0,22- 0,76	Smayda, 1974
Rhode Island	<i>Tubellaria flocculosa</i>			
Pacific	<i>Thalassiosira</i> ; <i>Gonyaulax</i> ; <i>Coscinodiscus wailesii</i>	Fluorometria	1,5-9	Eppley <i>et al.</i> , 1967
Narragansett Bay	Diatomáceas: <i>Thalassiosira cf. nana</i> Lohmann; <i>Thalassiosira</i> <i>rotula</i> Meunier; e <i>Nitzschia seriata</i> Cleve	Microscópio invertido	0,05-44,93	Smayda & Boleyn, 1965

2. 9 A sedimentação do fitoplâncton em resposta à disponibilidade de luz difere de modo espécie-específico

Pelo fato do fitoplâncton ser uma comunidade muito importante na produção primária dos ecossistemas aquáticos (Falkowski, 2012), é fundamental entender sua interação com fatores ambientais para efetivamente descrever muito do seu padrão e função ecológica. Nota-se que a relação entre o fitoplâncton e a disponibilidade de luz varia entre grandes grupos taxonômicos, como filos, principalmente devido às particularidades em sua composição de pigmentos fotossintetizantes (Llewellyn & Gibb, 2000; Higgins & Mackey, 2000). Tais características intrínsecas se somam às condições ambientais, como a intensidade luminosa ou a disponibilidade heterogênea dos tipos de luz ao longo do espectro, na determinação do comportamento das espécies fitoplanctônicas. Esta combinação de características intrínsecas e forças extrínsecas fazem com que certos grupos sejam beneficiados em condições em que outros apresentam limitações para o crescimento (Latasa *et al.*, 2016).

Em relação à disponibilidade de luz na coluna d'água, há geralmente um gradiente vertical e unidirecional da superfície até camadas mais profundas (Tilzer *et al.*, 1975), com redução exponencial da intensidade (quantidade) e mudanças na composição espectral (qualidade) da luz (Huisman *et al.*, 1999; Litchman, 2000; Neun *et al.*, 2022). Diante de tal cenário, os organismos fitoplanctônicos podem experimentar gradientes que vão de níveis de completa escuridão (na zona afótica) até intensidades luminosas superiores a 1500 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (na superfície da coluna d'água) (Litchman, 2000). A capacidade de sobrevivência sob baixa disponibilidade de luz, que geralmente ocorre no fundo da coluna d'água, exige adaptações fenotípicas dos organismos fitoplanctônicos. Entre estas adaptações, pode ser mencionado o aumento na quantidade dos pigmentos fotossintetizantes e também nas proporções entre diferentes tipos de pigmentos, permitindo ao organismo captar uma ampla gama de comprimentos de onda da luz e o máximo de energia para realização da fotossíntese (Higgins & Mackey, 2000). Os autores mencionam ainda que a adaptação é também acompanhada pela diminuição na quantidade do pigmento que contribui para a proteção dos organismos contra danos causados pelo excesso de luz, atuando como barreiras que atuam para reduzir o estresse oxidativo (Higgins & Mackey, 2000).

As respostas de algas e cianobactérias às condições de luminosidade incluem aspectos espécie-específicos, geralmente menos explorados na literatura, que vão além das diferenças de pigmentação e incluem certas características morfológicas ou ecofisiológicas destes organismos. Um estudo realizado por Kirk (1976) menciona que mudanças na morfologia da

célula resultam em diferentes capacidades de absorção de luz pelas algas e cianobactérias. O'Farrell *et al.* (2007), por exemplo, mostraram que as células fitoplanctônicas com morfologia alongada apresentam uma otimização em sua capacidade de captar luz. Há ainda outras adaptações morfológicas relevantes, como aquelas relacionadas ao deslocamento dos organismos ao longo da coluna d'água, permitindo um posicionamento mais adequado ao seu metabolismo dentre as possibilidades ao longo do gradiente de disponibilidade de luz. Os flagelos e vacúolos gasosos são algumas das adaptações morfológicas que permitem aos organismos fitoplanctônicos regular a sua distribuição vertical na água (Huisman *et al.*, 1999; Klausmeier & Litchman, 2001). Enquanto os flagelos, presentes em muitas algas eucarióticas, permitem certo controle da flutuabilidade (Chindia & Figueredo, 2018), muitas cianobactérias (procariotos que nunca possuem flagelos) se movem eficientemente ao longo da coluna d'água por meio de vacúolos gasosos (Prézelin *et al.*, 1991).

Apesar das particularidades mencionadas, alguns padrões podem ser descritos para o fitoplâncton, de modo geral. Um exemplo é a dimensão celular (Padisák *et al.*, 2003; Chindia & Figueredo, 2018), o que também deve contribuir para a resposta espécie-específica que estes microrganismos devem apresentar ao gradiente de luz na coluna d'água. Chindia & Figueredo (2018) demonstraram 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 relacionados às dimensões das células, como área superficial, volume ou a relação entre ambas. Em relação às células fitoplanctônicas menores, com maior área superficial em relação ao volume, pequenos aumentos de tamanho foram acompanhados por grandes aumentos nas taxas de sedimentação.

As dimensões celulares do fitoplâncton não determinam apenas o ritmo de sedimentação das células, mas têm efeitos muito relevantes em seu metabolismo e mesmo nas interações com outras espécies. Isso faz com que deva haver um balanço entre aspectos positivos e negativos que estas dimensões representam para o organismo. As células menores, por exemplo, ainda que predadas mais facilmente (Figueredo & Giani, 2005), têm vantagem de manter atividade fotossintética mesmo sob certa limitação de luz que não permitiria fotossíntese eficiente em células maiores (Geider *et al.*, 1986; Finkel, 2001). Tal fato ocorre porque o tamanho da célula é inversamente proporcional à quantidade de pigmentos celulares, ou seja, as células menores concentram quantidades proporcionalmente maiores de pigmentos fotossintetizantes por superfície (Agustí, 1991), gerando maior capacidade de absorção de luz (Morel & Bricaud, 1981; Finkel, 2001; Key *et al.*, 2010). Como resultado, O'Farrell *et al.* (2007) observaram que

os ambientes com pouca disponibilidade de luz proporcionavam maior prevalência de pequenos organismos unicelulares, filamentos finos ou pequenas colônias tabulares. As células menores, apresentando maiores razões superfície:volume, também apresentam interação proporcionalmente maior com elementos químicos presentes no meio (Silva & Figueredo, 2022).

Apesar de todo o conhecimento sobre a pressão seletiva que a luz exerce sobre o fitoplâncton, estudos sobre efeitos do gradiente vertical de luz são escassos (Huisman *et al.*, 1999), havendo carência de conhecimento sobre a sedimentação dos organismos segundo a disponibilidade de luz. A integração entre características intrínsecas das espécies e condições ambientais pode trazer respostas relacionadas ao movimento e à distribuição vertical dos organismos, o que tem efeitos relevantes no funcionamento do ecossistema. O presente trabalho tem como objetivo avaliar taxa de sedimentação de organismos fitoplanctônicos expostos a ambientes com diferente disponibilidade de luz, denominados Sem Iluminação, com Iluminação Somente Superior e com Iluminação Total. Como o fitoplâncton é formado por organismos altamente diversificados em termos de conteúdo de pigmentos, percepção de luz, características morfológicas e taxas de sedimentação, foram elaboradas as seguintes hipóteses: 1 - a disponibilidade de luz afetará de forma diferente as taxas de sedimentação de diferentes espécies, 2 - a taxa de sedimentação dos organismos com estruturas de mobilidade é negativa em ambientes com iluminação incidente na parte superior da coluna d'água.

3 MATERIAIS E METODOLOGIA

3.1 Amostragem

As espécies avaliadas no presente estudo pertencem às classes Bacillariophyceae (*Aulacoseira* sp., *Dinobryon* sp., *Fragilaria* sp. e *Synedra* sp.), Chlorophyceae (*Ankistrodesmus* sp., *Chlamydomonas* sp., *Monoraphidium* sp., *Pediastrum* sp. e *Scenedesmus* sp.), Cryptophyceae (*Cryptomonas* sp.), Cyanophyceae (*Merismopedia* sp., *Microcystis* sp., *Phormidium* sp. e *Romeria* sp.), Dinophyceae (*Peridinium* sp.), Euglenophyceae (*Phacus* sp. e *Trachelomonas* sp.), Trebouxiophyceae (*Actinastrum* sp. e *Crucigenia* sp.) e Zygnematophyceae (*Cosmarium* sp. e *Staurastrum* sp.). Tais espécies foram obtidas de duas amostras subsuperficiais coletadas na Lagoa da Pampulha (WGS84 19°51'09" S; 43°58'42" O) e na Lagoa do Nado (19°49'56" S e 43°57'34" W, a 770 m de altitude), sendo que ambos os sistemas são reservatórios formados pelo represamento de sistemas lóticos e estão situados no

município de Belo Horizonte, Brasil. Estas amostras, com volume de 5 L cada, foram coletadas nestes reservatórios em fevereiro de 2021. A utilização de uma mistura das amostras dos dois ambientes foi estabelecida para ampliar a diversidade taxonômica e morfológica de organismos fitoplanctônicos usados no estudo. A Lagoa da Pampulha é um corpo d'água que possui área superficial de 197 ha e uma profundidade média de 5 m, encontrando-se inserido em uma bacia hidrográfica urbanizada. A bacia desempenha a função de amortecimento de cheias, evitando enchentes a jusante de seu exutório, gerando intensa degradação da qualidade de suas águas e proliferações de cianobactérias (Figueredo & Giani, 2001). A Lagoa do Nado, localizada dentro de um Parque Municipal, possui área superficial de 1,5 ha, com uma profundidade média de 2,7 m. 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 (Bezerra-Neto & Pinto-Coelho, 2001). O clima da região é tropical e caracterizado por duas estações bem definidas: uma seca e fria (de maio a agosto) e uma estação chuvosa e quente (de setembro a abril) (Bezerra-Neto & Pinto-Coelho, 2001). Assim, as amostragens destes reservatórios foram realizadas no período chuvoso.

Depois de coletadas, as amostras foram transportadas para o laboratório, onde foram filtradas em uma malha de nylon de 45 μ m para eliminar organismos zooplantônicos e evitar a influência da herbivoria no experimento.

3. 2 Procedimento experimental: SETCOL

As taxas de sedimentação foram determinadas com base na distribuição vertical das células, após determinado intervalo de tempo, ao longo de colunas de sedimentação (SETCOLs) (Bienfang, 1981). Cada SETCOL utilizada neste estudo correspondia a um reservatório cilíndrico de polipropileno com 42,50 cm de altura, 6,17 cm de diâmetro, 1.270 mL de capacidade (Chindia & Figueredo, 2018). As SETCOLs possuíam três orifícios distribuídos em uma linha vertical ao longo de cada coluna. Cada um dos orifícios possuía um tubo de esvaziamento, permitindo recolher separadamente três amostras de água, uma da camada mais superficial, denominada volume flutuante ($V_f = 150$ mL), outra da camada intermediária, denominada volume remanescente ($V_r = 970$ mL), e a terceira da camada mais profunda, denominada volume sedimentado ($V_s = 150$ mL) para os cálculos de sedimentação (ver Chindia & Figueredo, 2018).

Cada SETCOL foi completamente preenchida com 1.270 mL da amostra de água da Lagoa do Nado e, em seguida, uma tampa foi colocada em contato com a água para evitar a

formação de bolhas e minimizar a convecção. Antes de encher cada SETCOL, a amostra de água era agitada suavemente para obter homogeneidade na distribuição do fitoplâncton e evitando danos às células. Para a avaliação das características prévias da comunidade estudada, necessárias ao cálculo de sedimentação, uma amostra inicial (100 mL) foi obtida imediatamente antes do enchimento das SETCOLs e fixada com lugol acético.

Para avaliar a influência da luz na velocidade de sedimentação dos organismos fitoplanctônicos, os tratamentos foram montados em triplicata, designadas: a) ambiente Sem Iluminação (SI), no qual as SETCOLs foram completamente envolvidas por papel alumínio e plástico opaco preto; b) ambiente com Iluminação Somente Superior (ISS), no qual cada SETCOL foi envolvida lateralmente com papel alumínio e plástico opaco preto, mantendo apenas sua extremidade superior exposta à luz; e c) ambiente com Iluminação Total (IT), no qual as SETCOLs foram expostas à luz sem qualquer barreira e, sendo translúcidas, a incidência da luz ocorria tanto pela superfície, quanto lateralmente. Para que as demais condições fossem as mesmas em todos os tratamentos, as 9 SETCOLs foram mantidas em uma mesma câmara incubadora, sob temperatura de $22(\pm 1)$ °C. A iluminação da câmara, importante em dois dos tratamentos, foi de $18 \mu\text{mol}$ de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de luz branca fornecida por lâmpadas fluorescentes (OSRAM L30 W/765). As SETCOLs foram submetidas à esta condição por um período de 4 h, correspondendo à duração do experimento (Chindia & Figueredo, 2018). Após 4 h de sedimentação, foram coletadas as amostras correspondentes às frações Vf, Vr e Vs, a partir de cada um dos orifícios localizados nas diferentes posições verticais. A fração Vf foi coletada primeiramente, seguida pela fração Vr e, por último, a fração Vs. Estas frações foram imediatamente fixadas com lugol acético, após a coleta, e acondicionadas em local escuro até o momento da quantificação.

3. 3 Quantificação de células fitoplanctônicas e da taxa de sedimentação

As espécies mais abundantes, escolhidas para as avaliações após observações prévias do material usado nos experimentos, foram quantificadas. As espécies fitoplanctônicas foram selecionadas considerando possíveis diferenças quanto a algumas variáveis morfológicas que poderiam influenciar nas 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). As amostras foram quantificadas utilizando-se uma Câmara de Utermöhl e um microscópio invertido Zeiss Winkel. Após a

quantificação do número de células por mililitro em cada amostra, os dados foram utilizados para o cálculo da taxa de sedimentação de cada espécie sob cada condição experimental, segundo a equação 1 (Bienfang, 1981).

$$\psi = (B_s/B_t) l/t = (V_s b_s - V_s (b_{o,o} + b_{o,t})/2) / V_t (b_{o,o} + b_{o,t})/2 (l/t) \quad [\text{Equação 1}]$$

Onde:

ψ = 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).

3. 4 Análises estatísticas

Para comparar estatisticamente os ritmos de sedimentação entre os três tratamentos, foram realizadas Análises de Variância de uma via (One-way ANOVA), seguidas por teste de Tukey quando era detectada uma diferença significativa. As análises foram realizadas usando o *software R* (*R Development Core Team* 2013). Embora os dados sejam apresentados como valores absolutos das taxas de sedimentação, as 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.

4 RESULTADOS

Considerando todo o conjunto de valores obtidos, foi observado que as menores taxas de sedimentação ocorreram em algumas espécies no tratamento ISS. Por outro lado, as maiores taxas foram observadas em algumas espécies no tratamento SI. Entretanto, isso não caracterizou um padrão e houve grandes diferenças no comportamento das espécies em relação aos tratamentos, verificando-se respostas espécie-específicas. O valor médio da taxa de sedimentação variou de $-0,280 \text{ mdia}^{-1}$ (*Cosmarium* sp.) a $0,469 \text{ mdia}^{-1}$ (*Phacus* sp.) no tratamento SI, de $-0,282 \text{ mdia}^{-1}$ (*Cosmarium* sp.) a $0,343 \text{ mdia}^{-1}$ (*Phacus* sp.) em ISS e de $-0,136 \text{ mdia}^{-1}$ (*Phormidium* sp.) a $0,363 \text{ mdia}^{-1}$ (*Phacus* sp.) no tratamento IT. É possível observar que *Phacus* sp. registou as maiores taxas de sedimentação em todos os ambientes. Por outro lado, *Cosmarium* sp. obteve as taxas de sedimentação mais baixas em dois ambientes.

Na figura 1 estão representadas as taxas de sedimentação observadas em espécies que não mostraram respostas diferentes a nenhum dos tratamentos. Não foram observadas diferenças significativas de sedimentação entre os diferentes tratamentos em *Dinobryon* sp. ($F = 0,426$; $p = 0,671$), *Fragilaria* sp. ($F = 0,232$; $p = 0,8$), *Merismopedia* sp. ($F = 2,872$; $p = 0,133$), *Microcystis* sp. ($F = 0,069$; $p = 0,934$), *Monoraphidium* sp. ($F = 1,525$; $p = 0,291$), *Pediastrum* sp. ($F = 0,279$; $p = 0,766$), *Peridinium* sp. ($F = 2,013$; $p = 0,214$), *Phacus* sp. ($F = 0,693$; $p = 0,536$), *Phormidium* sp. ($F = 0,693$; $p = 0,536$), *Scenedesmus* sp. ($F = 0,497$; $p = 0,631$), *Synedra* sp. ($F = 3,543$; $p = 0,096$) e *Trachelomonas* sp. ($F = 0,587$; $p = 0,585$). Apesar da ausência de resposta aos tratamentos com diferentes disponibilidades e tipos de incidência de luz, as espécies diferiram entre si, em relação aos valores de suas taxas de sedimentação, por serem frequentemente caracterizadas por sedimentação sempre positiva ou sempre negativa. Como observado para *Phacus* sp. (Fig. 1a), outras duas espécies flageladas (*Trachelomonas* sp. e *Peridinium* sp.) (Fig. 1 b, c, respectivamente), assim como uma que não possui estrutura de mobilidade (*Fragilaria* sp.) (Fig. 1 d), apresentaram valores de sedimentação positivos em todos os três tratamentos. Algumas espécies coloniais ou filamentosas (*Dinobryon* sp. (Fig. 1 e), *Phormidium* sp. (Fig. 1 f), *Scenedesmus* sp. (Fig. 1 g) e *Pediastrum* sp. (Fig. 1 h) apresentaram valores de sedimentação negativos em todos os tratamentos. Foram observadas espécies que exibiram tanto sedimentação positiva, quanto negativa, mas com valores próximos de sedimentação nula, resultando em ausência de diferenças significativas entre os tratamentos. Isso ocorreu até mesmo em algumas espécies que apresentam mecanismos de regulação da sua distribuição vertical, como aerótopos. *Microcystis* sp. e *Monoraphidium* sp. apresentaram valores de sedimentação positivos no tratamento SI e negativos nos tratamentos ISS e IT (Fig.

1 i, l). *Synedra* sp. apresentou valores de sedimentação positivos nos tratamentos SI e ISS e negativos no tratamento IT (Fig. 1 j). *Merismopedia* sp. apresentou valores de sedimentação positivos no tratamento ISS e negativos nos tratamentos SI e IT (Fig. 1 k).

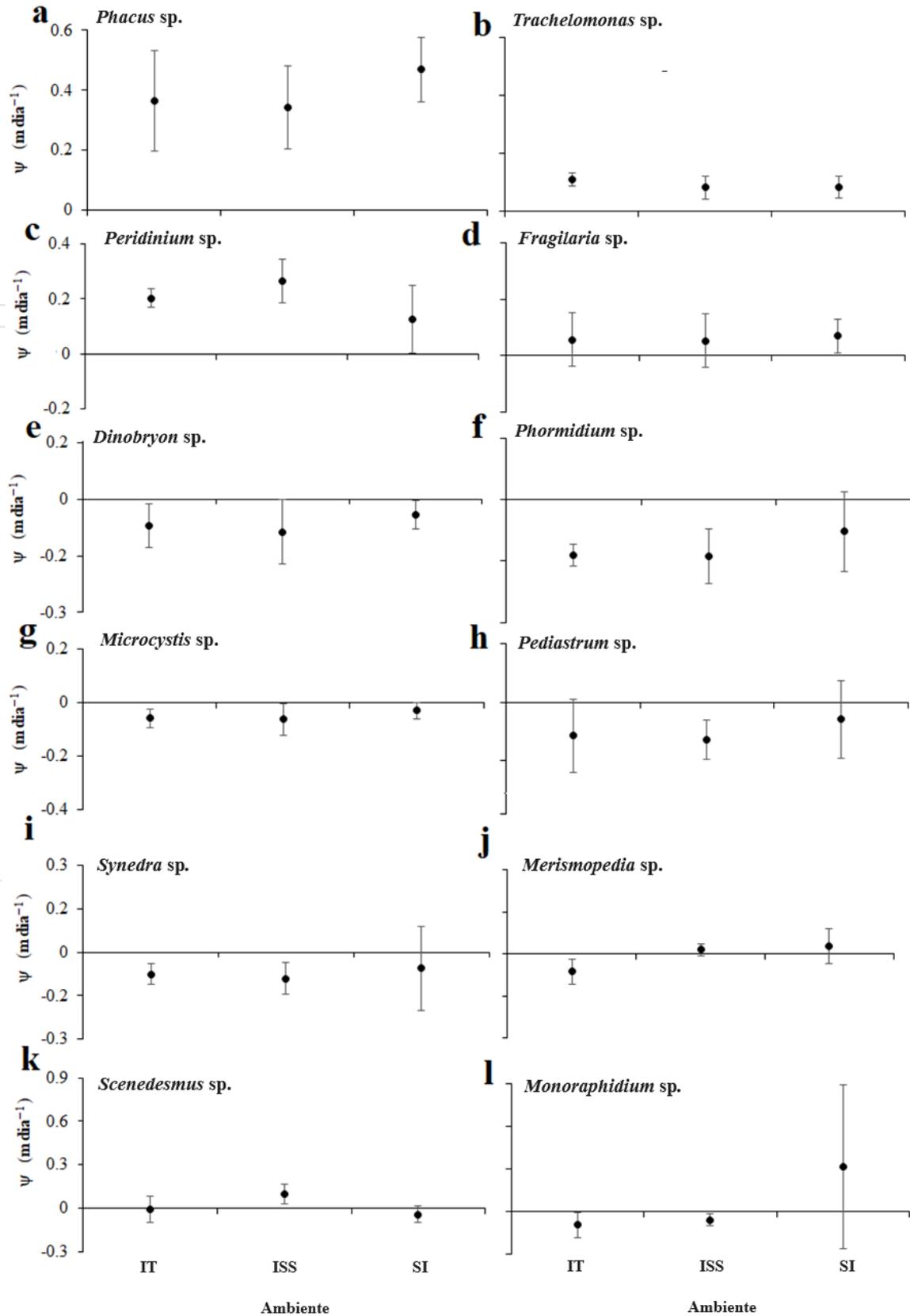


Figura 1: Valores médios de taxa de sedimentação das espécies fitoplancônicas submetidas aos tratamentos Com Iluminação Total (IT), Iluminação Somente Superior (ISS) e Sem Iluminação (SI). As barras indicam o desvio-padrão. Para todas estas espécies não foram observadas

diferenças significativas nas taxas de sedimentação entre os tratamentos com exposição diferenciada à luz.

Foram observadas diferenças significativas nos ritmos de sedimentação entre tratamentos em duas espécies flageladas, *Cryptomonas* sp. ($F = 13,55$; $p = 0,005$) e *Chlamydomonas* sp. ($F = 12,68$; $p = 0,005$) (Fig. 2 b, respectivamente). O teste post-hoc Tukey HSD indicou que ambas mostraram diferenças significativas entre SI, com valores negativos, e IT, com valores positivos, sendo que ISS não diferiu destes dois tratamentos. Valores de sedimentação positivos observados exclusivamente no tratamento IT foram registrados para *Cosmarium* sp. ($F = 12,68$; $p = 0,005$), (Fig. 2 c). *Aulacoseira* sp. exibiu valor de sedimentação positivo e significativamente diferente apenas no ISS ($F = 11,22$; $p = 0,009$), (Fig. 2 d). Apesar de não haver um padrão totalmente uniforme entre *Cosmarium* sp. e *Aulacoseira* sp., trata-se de um grupo cuja sedimentação claramente diminui em condições de maior carência de luz.

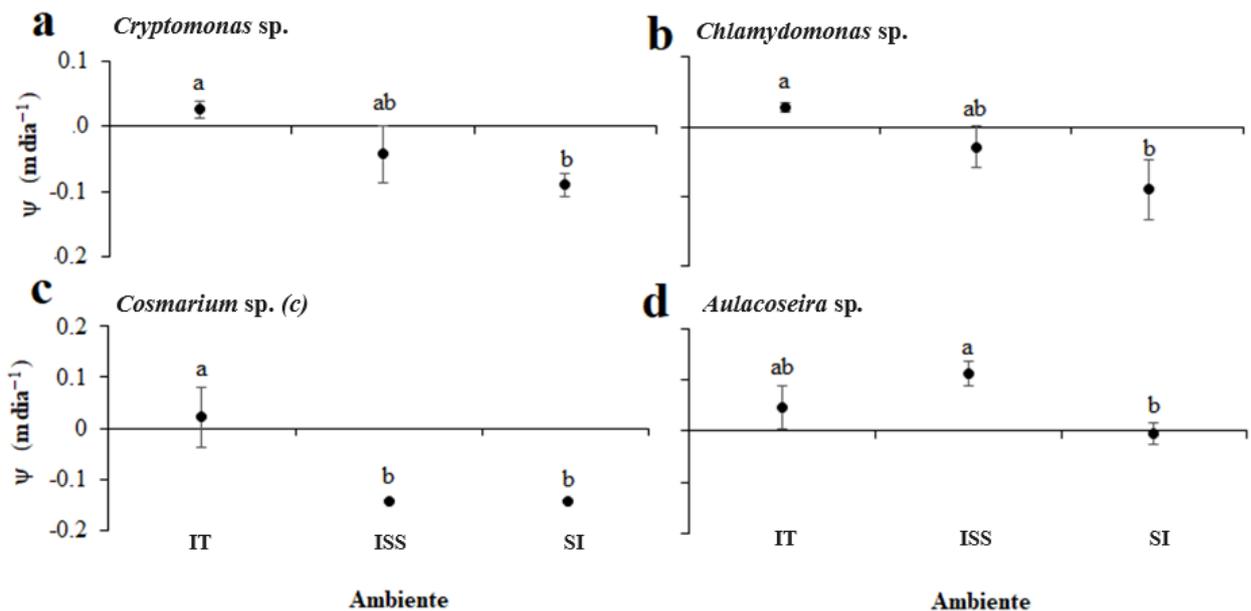


Figura 2: Valores médios de taxa de sedimentação das espécies fitoplanctônicas submetidas aos tratamentos Com Iluminação Total (IT), Iluminação Somente Superior (ISS) e Sem Iluminação (SI). As barras indicam o desvio-padrão. As letras acima das barras indicam diferenças entre os tratamentos, de acordo com o post-hoc Tukey HSD.

Diferenças significativas nas velocidades de sedimentação entre tratamentos foram também observadas em *Ankistrodesmus* sp. ($F = 43,67$; $p = 0,0002$), *Staurastrum* sp. ($F = 39,37$; $p = 0,0003$), *Romeria* sp. ($F = 10,65$; $p = 0,0106$), *Crucigenia* sp. ($F = 6,617$; $p = 0,0304$) e *Actinastrum* sp. ($F = 17,11$; $p = 0,003$). De maneira diferente dos padrões descritos

anteriormente, estas espécies apresentaram taxas de sedimentação significativamente maiores quando submetidas aos tratamentos sem iluminação (SI). Nos tratamentos IT, independentemente do nível de exposição à luz, a sedimentação foi significativamente menor, frequentemente apresentando valores negativos (Fig. 3).

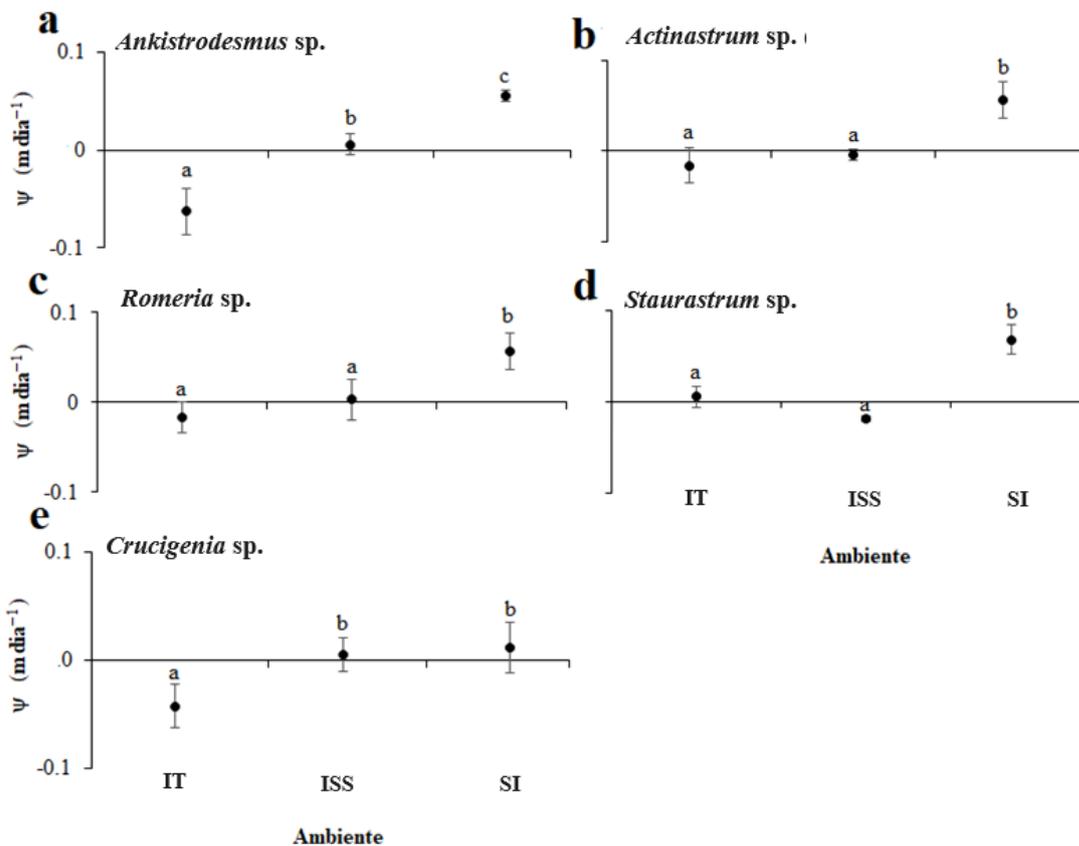


Figura 3: Valores médios de taxa de sedimentação das espécies fitoplanctônicas submetidas aos tratamentos Com Iluminação Total (IT), Iluminação Somente Superior (ISS) e Sem Iluminação (SI). As barras indicam o desvio-padrão. As letras acima das barras indicam diferenças entre os tratamentos, de acordo com o post-hoc Tukey HSD.

5 DISCUSSÃO

É comum que sejam observadas diferenças nas taxas de sedimentação de espécies fitoplanctônicas (Padisák *et al.*, 2003; Chindia & Figueredo, 2018), como o que foi registrado também no presente estudo. Entretanto, a literatura é muito limitada quanto à existência de

padrões relacionados a aspectos intrínsecos ou extrínsecos que podem afetar estas taxas. Os resultados mostraram que o ritmo de sedimentação da maioria dos organismos fitoplanctônicos foi independente de aspectos taxonômicos, com comportamento muito distintos entre espécies de uma mesma classe e comportamentos similares entre espécies de classes diferentes. Das classes avaliadas, Trebouxiophyceae foi a única que apresentou comportamento similar entre as espécies. Nesta classe, *Actinastrum* sp. e *Crucigenia* sp. apresentaram o mesmo comportamento em resposta aos ambientes SI e IT. Culver & Smith (1989), trabalhando com uma variedade de classes de organismos fitoplanctônicos, observaram que a mobilidade das espécies fitoplanctônicas não seguia um padrão taxonômico, com o estímulo de luz resultando em diferentes respostas de deslocamento entre espécies de um mesmo grupo taxonômico e também gerando comportamentos similares entre espécies de diferentes grupos.

Baseando na distribuição vertical da clorofila de uma população de diatomáceas, Steele & Yentsch (1960) foram os primeiros pesquisadores a propor que a taxa de sedimentação diminui em resposta à baixa disponibilidade de luz. Estudos posteriores reforçam a influência da luz sobre a sedimentação e, ainda, incluem a influência do tamanho e da forma das células na sedimentação (Culver & Smith, 1989; O'Farrell *et al.*, 2007). Um destes estudos sugere que as baixas taxas de sedimentação em ambientes com baixa irradiância resultaram das baixas taxas de crescimento do organismo (Culver & Smith, 1989), enquanto outro mostra que locais com restrições agudas de luz condicionam a prevalência principalmente de organismos unicelulares não flagelados, de filamentos finos ou de colônias tabulares (O'Farrell *et al.*, 2007). Essas características morfológicas sugerem um arranjo mais eficiente para absorção de luz de modo diferente pelas espécies de algas e cianobactérias, desde que a superfície/volume permaneça alta para otimizar a absorção de luz por unidade de biomassa (Kirk, 1994; O'Farrell *et al.*, 2007).

As maiores taxas de sedimentação de *Cryptomonas* sp., *Chlamydomonas* sp., *Cosmarium* sp. e *Aulacoseira* sp. sob condições de IT sugerem que estas espécies talvez apresentem algum mecanismo para diminuir a sedimentação quando ocorre carência de luz, o que evitaria a chegada dos indivíduos a camadas mais profundas e mal iluminadas. Tratando-se de microalgas com flagelos, como *Cryptomonas* sp. e *Chlamydomonas* sp., estudos mostram que as estratégias foto-adaptativas, diante de variações no nível de irradiância, são importantes na sua ecologia, permitindo que explorem vários nichos (Smayda, 2002). As estruturas de mobilidade facilitam a manutenção da célula fitoplanctônica em locais ou camadas com nível de luminosidade adequado, minimizando suas perdas para o fundo (Guo *et al.*, 2010).

Entretanto, tais estruturas frequentemente não geram efeitos substanciais sob determinadas condições às quais as células podem estar expostas, como na presença de turbulência (Margalef, 1978). O nível de luminosidade adequado é alcançado por células fitoplanctônicas com estruturas de mobilidade quando se encontram em ambientes relativamente estáveis, como àqueles encontrados em SETCOLs. Entretanto, não há um padrão quanto aos resultados geralmente obtidos em diferentes estudos. Enquanto Huisman *et al.* (1999) afirmam que ambientes com luz favorecem as perdas de vacúolos de gás, O'Farrell *et al.* (2007) ressaltam que as minimizações das perdas por sedimentação estão associadas à presença de vacúolos gasosos. Efeitos distintos foram também observados no presente estudo, principalmente entre as cianobactérias, com a sedimentação na maior parte dos organismos deste grupo não respondendo às diferentes condições de luminosidade.

As maiores taxas de sedimentação de espécies sem estrutura de mobilidades no ambiente iluminado, tais como *Cosmarium* sp. e *Aulacoseira* sp., têm sido associadas à morfologia destas. Entre a morfologia importante na determinação da sedimentação, tem se principalmente a filamentosa (Culver & Smith, 1989; O'Farrell *et al.*, 2007). Entretanto, enquanto *Aulacoseira* sp. é caracterizada por células com frústulas cêntricas ligadas entre si por espinhos para formar filamentos, *Cosmarium* sp. corresponde a uma célula solitária, com vista apical elíptica e semi-célula esférica. A taxa de sedimentação positiva no ambiente iluminado de uma espécie não filamentosa, como *Cosmarium* sp, mostra que outras especificidades morfológicas podem influenciar no aumento da taxa de sedimentação nestes ambientes.

As altas taxas de sedimentação em ambiente SI foram observadas em espécies com morfologias distintas, tais como coloniais (*Actinastrum* sp. e *Crucigenia* sp.), filamentosas (*Romeria* sp.) e células isoladas com paredes cobertas de espinhos (*Staurastrum* sp.). Muitas destas formas são caracterizadas por se apresentarem mais longas do que o seu diâmetro, reduzindo assim sua superfície/volume. As células de dimensões inferiores, sendo esta variável quantificada não apenas como menor biovolume, mas também menor área superficial ou maior razão S:V têm baixas taxas de sedimentação (Chindia & Figueredo, 2018). Como tal, um ambiente SI não condicionou a necessidade de flutuabilidade. Há ainda certas relações entre o ambiente com pouca luz e a diminuição da concentração de certos compostos dentro do organismo, podendo alterar o ritmo de sedimentação das células. Su *et al.* (2018), por exemplo, trabalhando com espécies de diatomáceas, verificaram que a baixa irradiância resulta em menor taxa de sedimentação, por causa das diminuições do acúmulo de silício.

As paredes celulares proteicas impregnadas com óxido de silício, típicas de Bacillariophyceae (Winder *et al.*, 2008; Gonçalves & Figueredo, 2020), apresentam alta densidade e tendem a influenciar positivamente nas taxas de sedimentação destes organismos (Lee, 2008). Contudo, os resultados dos experimentos mostraram que alguns organismos desta classe, *Aulacoseira* sp. e *Nitzschia* sp., não apresentaram elevadas taxas de sedimentação, o que também foi observado por Chindia & Figueredo (2018). O ritmo de sedimentação de Bacillariophyceae pode ser atenuado por mecanismos associados à flutuabilidade, como a formação de filamentos alongados (Rühland *et al.*, 2015). Além dos aspectos relacionados à resistência à sedimentação, as diatomáceas filamentosas, como *Aulacoseira*, são conhecidas como bem adaptadas às condições de baixa disponibilidade de luz (Reynolds, 2006), caso venham a sedimentar, pois o arranjo de cloroplastos ao longo da superfície da célula otimiza a captação de luz (O'Farrell *et al.*, 2007).

A taxa de sedimentação de organismos fitoplanctônicos expostos a ambientes com diferente disponibilidade de luz, denominados Sem Iluminação, com Iluminação Somente Superior e com Iluminação Total é espécie-específica, não sendo observada um padrão. Os organismos fitoplanctônicos altamente diversificados em termos de características morfológicas têm as taxas de sedimentação de suas espécies afetadas de forma diferente pela disponibilidade de luz. A taxa de sedimentação dos organismos com estruturas de mobilidade (aerótopos e flagelos) nem sempre é negativa em ambientes com iluminação incidente na parte superior da coluna d'água. Pois, tais estruturas frequentemente não determinam efeitos substanciais sob determinadas condições como àquelas encontradas em SETCOLs.

6 CONCLUSÕES

O levantamento bibliográfico apresentado neste estudo permitiu concluir que existe uma importante relação ecológica entre a estrutura da comunidade fitoplanctônica e a biogeoquímica dos ecossistemas aquáticos. Esta relação é fortemente influenciada pelos ritmos de sedimentação. Um fator de realce nesta relação é a diversidade morfológica dos organismos fitoplanctônicos e sua composição química. Através da sua composição elementar e velocidade de sedimentação, o fitoplâncton determina o padrão de distribuição de nutrientes e perda de matéria orgânica dissolvida na coluna d'água e no fundo. A sedimentação mais rápida e a decomposição mais lenta de organismos fitoplanctônicos de maiores dimensões conduzem a uma exportação proporcionalmente maior de nutrientes para o fundo da coluna d'água. 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. A velocidade de sedimentação do organismo fitoplanctônico na coluna d'água é espécie-específica. Por conseguinte, a influência de fatores externos não pode ser generalizada. A luminosidade não foi um fator circunscrito ao padrão de sedimentação do fitoplâncton, em todas as suas espécies ou mesmo grupos taxonômicos maiores. O conteúdo de pigmentos e a percepção de luz são algumas dessas particularidades intrínsecas ao organismo. À essas particularidades, podem-se adicionar a utilização de espécies de campo para experimentos em laboratório. Vale ressaltar que as possibilidades de influência destes fatores foram observadas com a realização deste estudo e podem ser comprovadas em futuras pesquisas.

REFERÊNCIAS

- AGUSTÍ, S. Allometric Scaling of Light Absorption and Scattering by Phytoplankton Cells. *Can. Fish. Aquat. Sci.*, 4: 763-767. 1998.
- ALLDREDGE AL, GOTSCHALK CC. In situ settling behavior of marine snow. *Limnology and Oceanography* 33(3): 339-351. 1988.
- ALLDREDGE AL, SILVER MW. Characteristics, dynamics and significance of marine snow. *Progress in Oceanography* 20: 41-82. 1988.
- ALLDREDGE AL, GOTSCHALK CC. The relative contribution of marine snow of different origins to biological processes in coastal waters. *Continental Shelf Research* 10(1): 41-58. 1989.
- ALLDREDGE AL, GOTSCHALK CC. The relative contribution of marine snow of different origins to biological processes in coastal waters. *Continental Shelf Research* 10: 41-58. 1990.
- ANDERSON DM, COATS DW, TYLER MA. Encystment of the dinoflagellate *Gyrodinium uncatenum*: temperature and nutrient effects! *Journal of Phycology* 21: 200-206.
- ARMBRUST EV. 2009. The life of diatoms in the world's oceans. *Nature* 459: 185–192. 1985.
- AZAM F, FENCHEL T, FIELD JG, GRAY JS, MEYER-REIL LA, THINGSTAD F. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series* 10: 257–263. 1983.
- AZETSU-SCOTT K, PASSOW U. Ascending marine particles: significance of transparent exopolymer particles (TEP) in the upper ocean. *Limnology and Oceanography* 49: 741-748. 2004.
- BACH LT, RIEBESELL U, SETT S, FEBIRI S, RZEPKA P, SCHULZ KG. An approach for particle sinking velocity measurements in the 3–400 µm size range and considerations on the effect of temperature on sinking rates. *Marine Biology* 159:1853–1864. 2012.
- BACH LT, BOXHAMMER T, LARSEN A, HILDEBRANDT N, SCHULZ KG, RIEBESELL U. Influence of plankton community structure on the sinking velocity of marine aggregates. *Global Biogeochemical Cycles* 30: 1145–1165. 2016.
- BARTON AD, LOZIER MS, WILLIAMS RG. Physical controls of variability in North Atlantic phytoplankton communities. *Limnology and Oceanography* 60(1): 181–197. 2014.
- BEARDALL, J, IHNKEN, S & QUIGG, A. Gross and net primary production: closing the gap between concepts and measurements. doi:10.3354/ame01305. 2009.
- BECQUEVORT S, SMITH JR. WO. Aggregation, sedimentation and biodegradability of phytoplankton-derived material during spring in the Ross Sea, Antarctica. *Deep-Sea Research II* 48: 4155–4178. 2001.
- BECKER KW, COLLINS JR, DURHAM BP, GROUSSMAN RD, WHITE AE, FREDRICKS HF, OSSOLINSKI JE, REPETA DJ, CARINI P, ARMBRUST EV, VAN MOOY BAS. Daily changes in phytoplankton lipidomes reveal mechanisms of energy storage in the open ocean. *Nature Communications* 9:5179. 2018.
- BERG GM, BALODE M, PURINA I, BEKERE S, CHRISTIAN B, SERGE M.. Plankton community composition in relation to availability and uptake of oxidized and reduced nitrogen. *Aquatic Microbial Ecology* 30: 263–274. 2003.
- BEZERRA-NETO, J.F. & PINTO-COELHO, R.M. O déficit de oxigênio em um reservatório urbano: Lagoa do Nado, Belo Horizonte – MG. *Acta Limnol. Bras.*, 13(1): 107-116. 2001.
- BIDDANDA B, BENNER R. Carbon, nitrogen, and carbohydrate fluxes during the production of particulate and dissolved organic matter by marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography* 42(3): 506-518. 1997.

- BIENFANG PK. A new phytoplankton sinking rate method suitable for field use. *Deep-Sea Research*, 26/6A: 719-729. 1979.
- BIENFANG PK. SETCOL - A technologically simple and reliable method for measuring phytoplankton sinking rates. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38:1289-1294. 1981.
- BIENFANG PK, HARRISON PJ, QUARMBY LM. Sinking Rate Response to Depletion of Nitrate, Phosphate and Silicate in Four Marine Diatoms. *Marine Biology* 67: 295-302. 1982.
- BIENFANG PK, HARRISON PJ. Co-variation of sinking rate and cell quota among nutrient replete marine phytoplankton. *Marine Ecology - Progress Series* 14: 297-300. 1984.
- BOPP L, AUMONT O, CADULE P, ALVAIN S, GEHLEN M. Response of diatoms distribution to global warming and potential implications: A global model study. *Geophysical Research Letters* 32(19): L19606. 2005.
- BOPP L, RESPLANDY L, ORR JC, *et al.*. Multiple stressors of ocean ecosystems in the 21st century: Projections with CMIP5 models. *Biogeosciences* 10(10): 6225–6245. 2013.
- BOURDIN G, GAZEAU F, KERROS ME, MARRO S, PEDROTTI ML. Dynamics of transparent exopolymeric particles and their precursors during a mesocosm experiment: impact of ocean acidification. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 186: 112–124. 2017.
- BRINKMANN BW, VONK JA, VAN BEUSEKOM SAM. *et al.* Benthic hotspots in the pelagic zone: Light and phosphate availability alter aggregates of microalgae and suspended particles in a shallow turbid lake. *Limnology Oceanography* 64: 585–596. 2019.
- BRZEZINSKI MA. Mining the diatom genome for the mechanism of biosilicification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 5 (105(5)): 1391–1392. 2008.
- CAMARENA-GÓMEZ MT, LIPSEWERS T, PIIPARINEN J, ERONEN-RASIMUS E. *et al.* Shifts in phytoplankton community structure modify bacterial production, abundance and community composition. *Aquatic Microbial Ecology* 81: 149–170. 2018.
- CAPONE DG, SUBRAMANIAM A, MONTOYA JP, VOSS M, HUMBORG C, JOHANSEN AM, SIEFERT RL, CARPENTER EJ. An extensive bloom of the N₂-fixing cyanobacterium *Trichodesmium erythraeum* in the central Arabian Sea. *Marine Ecology Progress Series* 172: 281–292. 1998.
- CAREY CC, IBELINGS BW, HOFFMANN EP, HAMILTON DP, BROOKES JD. Eco physiological adaptations that favour freshwater cyanobacteria in a changing climate. *Water Research* 46: 1394 -1407. 2012.
- CHINDIA, J.A. & FIGUEREDO C.C. Phytoplankton settling depends on cell morphological traits, but what is the best predictor? *Hydrobiologia*, 813:51–61. 2018.
- COLLIER R, EDMOND J. The Trace Element Geochemistry of Marine Biogenic Particulate Matter. *Progress in Oceanography* 13: 113-199. 1984.
- CONLEY DJ, KILHAM SS, THERIOT E. Differences in silica content between marine and freshwater diatoms. *Limnology and Oceanography* 34: 205–212. 1989.
- CULVER, M.E. & SMITH, W.O. The effects of environmental variation on the sinking rates of marine phytoplankton. *J. Phycol.* 25: 262-270. 1989.
- DE LA ROCHA CL, PASSOW U. Factors influencing the sinking of POC and the efficiency of the biological carbon pump. *Deep-Sea Research II*, 54: 639–658. 2006.
- DIERCKS AR, ASPER VL. *In situ* settling speeds of marine snow aggregates below the mixed layer-Black Sea and Gulf of Mexico. *Deep-Sea Research I* 44(3): 385-398. 1997.
- DONEY SC, RUCKELSHAUS M, DUFFY JE, BARRY JP, CHAN F, ENGLISH CA, GALINDO HM, GREBMEIER JM. Climate Change Impacts on Marine Ecosystems. *Annual Review of Marine Science* 4: 11–37. 2012

- DURHAM WM, CLIMENT E, BARRY M, DE LILLO F, BOFFETTA G, CENCINI M, STOCKER R. Turbulence drives microscale patches of motile phytoplankton. *Nature Communications* 4: 2148. 2013.
- DURKIN, CA, ESTAPA, ML, BUESSELER KO. Observations of carbon export by small sinking particles in the upper mesopelagic. *Marine Chemistry* 175: 72–81. 2015.
- ENGEL A, SCHARTAU M. Influence of transparent exopolymer particles (TEP) on sinking velocity of *Nitzschia closterium* aggregates. *Marine Ecology Progress Series* 182: 69-76. 1999.
- EPPLEY RW, HOLMES RW, STRICKLAND JDH. Sinking rates of marine phytoplankton measured with a fluorometer. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* I 191-208. 1967.
- EPPLEY RW. An incubation method for estimating the carbon content of phytoplankton in natural samples. 19395590. 1968.
- FALKOWSKI PG. The role of phytoplankton photosynthesis in global biogeochemical cycles. *Photosynthesis Research* 39: 235-258. 1994.
- FALKOWSKI PG. Rationalizing elemental ratios in unicellular algae. *Journal of Phycology* 36: 3–6. 2000.
- FALKOWSKI PG, KATZ ME, KNOLL AH, QUIGG A, RAVEN JA, SCHOFIELD O, TAYLOR FJR. The Evolution of modern eukaryotic phytoplankton. *Science* 305: 354. 2004.
- FALKOWSKI PG, OLIVER MJ. Mix and match: how climate selects phytoplankton. *Nature Reviews: Microbiology* 5: 813-819. 2007.
- FALKOWSKI, P. The power of plankton: Do tiny floating microorganisms in the ocean's surface waters play a massive role in controlling the global climate? *Nature*, 483: S17. 2012.
- FIGUEREDO, C.C. & GIANI, A. Seasonal variation in the diversity and species richness of phytoplankton in a tropical eutrophic reservoir. *Hydrobiologia*, 445: 165–174. 2001.
- FIGUEREDO, C.C. & GIANI, A. Ecological Interactions between Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*, L.) and the Phytoplanktonic Community of the Furnas Reservoir (Brazil). *Freshwater Biology*, 50: 1391-1403. 2005.
- FINKEL, Z.V. Light absorption and size scaling of light limited metabolism in marine diatoms. *Limnol. Oceanogr.* 46: 86–94. 2001.
- FINKEL ZV, BEARDALL J, FLYNN KJ, QUIGG A, REES TAV, RAVEN JA. Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry. *Journal of Plankton Research*. 32: 119–137. 2010.
- FISCHER G, KARAKAŞ G. Sinking rates and ballast composition of particles in the Atlantic Ocean: implications for the organic carbon fluxes to the deep ocean. *Biogeosciences* 6: 85–102. 2009.
- FOWLER S, KNAUER G. Role of large particles in the transport of elements and organic compounds through the oceanic water column. *Progress in Oceanography* 16: 147–194. 1986.
- GEIDER, R.J., PLATT, T. & RAVEN, J.A. Size dependence of growth and photosynthesis in diatoms: a synthesis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 30: 93–104. 1986.
- GEIDER, R.J & LA ROCHE J. Redfield revisited: variability of C:N:P in marine microalgae and its biochemical basis. *European Journal of Phycology* 37: 1–17. 2002.
- GONÇALVES, C. de A. & FIGUEREDO, C.C. What we really know about the composition and function of microalgae cell coverings? - an overview. *Acta Bot. Bras.* 34 (4). 2020.
- GRANUM E, KIRKVOLD S, MYKLESTAD SM. Cellular and extracellular production of carbohydrates and amino acids by the marine diatom *Skeletonema costatum*: diel variations and effects of N depletion. *Marine Ecology Progress Series* 242: 83–94. 2002.
- GROSSART HP, SIMON M. Limnetic macroscopic organic aggregates (lake snow): abundance, characteristics, and bacterial dynamics in Lake Constance. *Limnology and Oceanography* 38: 532–546. 1993.

- GROSSART HP, SIMON M, LOGAN BE. Formation of macroscopic organic aggregates (lake snow) in a large lake: the significance of transparent exopolymer particles, phytoplankton, and zooplankton. *Limnology and Oceanography* 42: 1651–1659. 1997.
- GROSSART HP, SIMON M.. Significance of limnetic organic aggregates (lake snow) for the sinking flux of particulate organic matter in a large lake. *Aquatic Microbial Ecology* 15: 115–125. 1998a.
- GROSSART HP, SIMON M.. Bacterial colonization and microbial decomposition of limnetic organic aggregates (lake snow). *Aquatic Microbial Ecology* 15: 127–140. 1998b.
- GUO, Q., MA K., YANG L., CAI, Q. & HE, K. A comparative study of the impact of species composition on a freshwater phytoplankton community using two contrasting biotic indices. *Ecol. Indic.*, 10: 296-302. 2010.
- HEISKANEN A-S, KECK, A. Distribution and sinking rates of phytoplankton, detritus, and particulate biogenic silica in the Laptev Sea and Lena River (Arctic Siberia). *Marine Chemistry* 53: 229-245. 1996.
- HOLLAND DP. Sinking rates of phytoplankton filaments orientated at different angles: theory and physical model. *Journal of Plankton Research* 32 (9): 1327–1336. 2010.
- HIGGINS H.W. & MACKEY D.J. Algal class abundances, estimated from chlorophyll and carotenoid pigments, in the western Equatorial Pacific under El Niño and non-El Niño conditions. *Deep-Sea Research I*, 47: 1461-1483. 2000.
- HUISMAN, J., van OOSTVEEN, P. & WEISSING, F.J. Species dynamics in phytoplankton blooms: incomplete mixing and competition for light. *Am. Nat.* 154:46–68. 1999.
- HUISMAN, J., ARRAYÁS, M., EBERT, U. & SOMMEIJER, B. How do sinking phytoplankton species manage to persist? *Am. Nat.*, 159: 245-254. 2002.
- HUISMAN J, SOMMEIJER B. Population dynamics of sinking phytoplankton in light-limited environments: simulation techniques and critical parameters. *Journal of Sea Research* 48: 83–96. 2003.
- IBELINGS B, MUR LR, WALSBY AE. Diurnal changes in buoyancy and vertical distribution in populations of *Microcystis* in two shallow lakes. *Journal of Plankton Research* 13(2): 419-436. 1991.
- IVERSEN MH, PLOUG H. Ballast minerals and the sinking carbon flux in the ocean: carbon-specific respiration rates and sinking velocities of macroscopic organic aggregates (marine snow). *Biogeosciences Discussion* 7: 3335–3364. 2010.
- IVERSEN MH, LAMPITT RS. Size does not matter after all: No evidence for a size-sinking relationship for marine snow. *Progress in Oceanography* 189: 102-445. 2020.
- KAMYKOWSKI D, ZENTARA J. Changes in world ocean nitrate availability through the 20th century. *Deep Sea Research I*, 52: 1719–1744. 2005.
- KARAKAŞ G, NOWALD N, SCHÄFER-NETH C. IVERSEN M, BARKMANN W, FISCHER G, MARCHESIELLO P, SCHLITZER R. Impact of particle aggregation on vertical fluxes of organic matter. *Progress in Oceanography* 83: 331–341. 2009.
- KEY, T., MCCARTHY, A., CAMPBELL, D.A., SIX, C., ROY, S. & FINKEL, Z.V. Cell size trade-offs govern light exploitation strategies in marine phytoplankton. *Environ. Microbiol.*, 12: 95–104. 2010.
- KIØRBOE T, LUNDSGAARD C, OLESEN M, HANSEN JLS. Aggregation and sedimentation processes during a spring phytoplankton bloom: A field experiment to test coagulation theory. *Journal of Marine Research* 52: 297–323. 1994.
- KIØRBOE T, HANSEN JLS, ALLDREDGE AL, JACKSON GA, PASSOW U, DAMS HG, DRAPEAUS DT, WAITE A, GARCIA CM. Sedimentation of phytoplankton during a diatom bloom: Rates and mechanisms. *Journal of Marine Research* 54: 1123-1148. 1996.
- KIRK, J.T.O. A theoretical analysis of the contribution of algal cells to the attenuation of light within natural waters. *New Phytologist*, 77: 341-358. 1976.

- KLAUSMEIER, C.A. & LITCHMAN, E. Algal games: The vertical distribution of phytoplankton in poorly mixed water columns. *Limnol. Oceanogr.*, 46(8): 1998–2007. 2001.
- KONOPKA A. Metalimnetic cyanobacteria in hard-water lakes: Buoyancy regulation and physiological state. *Limnology and Oceanography* 34(7): 1174-1184. 1989.
- KRIEST I. Different parameterizations of marine snow in a 1D-model and their influence on representation of marine snow, nitrogen budget and sedimentation. *Deep-Sea Research I* 49: 2133–2162. 2002.
- KROMKAMP J, KONOPKA A, MUR LR. Buoyancy regulation in light limited continuous cultures of *Microcystis aeruginosa*. *Journal of Plankton Research* 10: 171–183. 1988.
- LATASA M., GUTIÉRREZ-RODRÍGUEZ A., CABELLO A.M., SCHAREK R. Influence of light and nutrients on the vertical distribution of marine phytoplankton groups in the deep chlorophyll maximum. *Sci. Mar.* 80S1: 57-62. 2016.
- LAURENCEAU-CORNEC EC, TRULL TW, DAVIES DM, DE LA ROCHA CL, BLAIN S. Phytoplankton morphology controls on marine snow sinking velocity. *Marine Ecology Progress Series* 520: 35–56. 2015.
- LEBLANC K, QUÉGUINER B, DIAZ F, *et al.* Nanoplanktonic diatoms are globally overlooked but play a role in spring blooms and carbon export. *Nature Communications* 9: 953. 2018.
- LEE BG, FISHER N. Release rate of trace elements and protein from decomposing debris 1. Phytoplankton debris. *Journal of Marine Research* 51: 391–421. 1993.
- LEE, R. E. *Phycology*. 4th edition. Cambridge University Press Ed. New York - USA. 547pp. 2008.
- LEWIS NI, XU W, JERICHO SK, KREUZER HJ, JERICHO MH, CEMBELLA AD. Swimming speed of three species of *Alexandrium* (Dinophyceae) as determined by digital in-line holography. *Phycologia* 45 (1), 61–70. 2006.
- LITCHMAN, E. Growth rates of phytoplankton under fluctuating light. *Freshw. Biol.* 44: 223–235. 2000.
- LLEWELLYN, C.A. & GIBB, S.W. Intra-class variability in the carbon, pigment and biomineral content of prymnesiophytes and diatoms. *Mar Ecol Prog Ser*, 193: 33-44. 2000.
- LOBUS NV, KULIKOVSKIY MS. The Co-Evolution Aspects of the Biogeochemical Role of Phytoplankton in Aquatic Ecosystems: A Review. *Biology* 12, 92. 2023.
- LUIMSTRA VM, VERSPAGEN JMH, XU T, SCHUURMANS JM, HUISMAN J. Changes in water color shift competition between phytoplankton species with contrasting light-harvesting strategies. *Ecology* 10 (3): e02951. 2020.
- MARGALEF R. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta* 1(4): 493–509. 1978.
- MARI X. Does ocean acidification induce an upward flux of marine aggregates? *Biogeosciences* 5: 1023–1031. 2008.
- MARSAY CM, SANDERS RJ, HENSON SA, PABORTSAVA K, ACHTERBERG EP, LAMPITTA RS. Attenuation of sinking particulate organic carbon flux through the mesopelagic ocean *PNAS* 112(4): 1089–1094. 2015.
- MCDONNELL AM, BUESSELER KO. A new method for the estimation of sinking particle fluxes from measurements of the particle size distribution, average sinking velocity, and carbon content. *Limnology and Oceanography* 10: 329–346. 2012.
- MIKLASZ KA, DENNY MW. Diatom sinking speeds: Improved predictions and insight from a modified Stokes' law. *Limnology and Oceanography* 55(6): 2513–2525. 2010.
- MOREL, A. & BRICAUD, A. Theoretical results concerning light absorption in a discrete medium, and application to specific absorption of phytoplankton. *Deep Sea Res* 1: 28A: 1375–1393. 1981.

- MOREL FMM, PRICE NM. The Biogeochemical Cycles of Trace Metals in the Oceans. *Science* 300: 944. 2003.
- MUGGLI DL, LECOURT M, HARRISON PJ., Effects of iron and nitrogen source on the sinking rate, physiology and metal composition of an oceanic diatom from the subarctic Pacific. *Marine Ecology Progress Series* 132: 215–227. 1996.
- MÜLLER MN, LEBRATO M, RIEBESELL U, et al. Influence of temperature and CO₂ on the strontium and magnesium composition of coccolithophore calcite. *Biogeosciences* 11: 1065–1075. 2014.
- NASELLI-FLORES L, PADISÁK J, ALBAY M.. Shape and size in phytoplankton ecology: do they matter? *Hydrobiologia* 578:157–161. 2007
- NASELLI-FLORES L, BARONE R. Fight on plankton! Or, phytoplankton shape and size as adaptative tools to get ahead in the struggle for life. *Cryptogamie Algologie* 32 (2): 157-204. 2011.
- NASELLI-FLORES L, ZOHARY T, PADISÁK J. Life in suspension and its impact on phytoplankton morphology: an homage to Colin S. Reynolds. *Hydrobiologia*. 2020.
- NEUN, S., HINTZ N.H., SCHRÖDER, M. & STRIEBEL, M. Phytoplankton Response to Different Light Colors and Fluctuation Frequencies. *Front. Mar. Sci.*, 9:824624. 2022.
- MARGALEF, R. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol. Acta.*, 4: 493-509. 1978.
- O'BRIEN KR, WAITE AM, ALEXANDER BL, PERRY KA, NEUMANN, LE. Particle tracking in a salinity gradient: A method for measuring sinking rate of individual phytoplankton in the laboratory. *Limnology and Oceanography* 4: 329-335. 2006.
- O'FARRELL, I., DE TEZANOS PINTO, P. & IZAGUIRRE, I. Phytoplankton morphological response to the underwater light conditions in a vegetated wetland. *Hydrobiologia*, 578: 65–77. 2007.
- OHNEMUS DC, KRAUSE JW, BRZEZINSKI MA, COLLIER JL, BAINES SB. Twining, B.S. The chemical form of silicon in marine *Synechococcus*. *Marine Chemistry*. 206: 44–51. 2018.
- O'REILLY CM, SHARMA S, GRAY DK. *et al.* Rapid and highly variable warming of lake surface waters around the globe. *Geophysical Research Letters* 42: 10773-10781. 2015
- PADISÁK, J., SORÓCZKI-PINTÉR E. & REZNER, Z. Sinking properties of some phytoplankton shapes and the relation of form resistance to morphological diversity of plankton – an experimental study. *Hydrobiologia*. 500, 243-257. 2003.
- PASSOW U. Vertical migration of *Gonyaulax catenata* and *Mesodinium rubrum*. *Marine Biology* 110: 455-463. 1991.
- PASSOW U, ALLDREDGE AL, LOGAN BE.. The role of particulate carbohydrate exudates in the flocculation of diatom blooms. *Deep Sea Research I* 41: 335–357. 1994
- PEPERZAK L, COLIJN F, KOEMAN R, GIESKES WWC, JOORDENS JCA. Phytoplankton sinking rates in the Rhine region of freshwater influence. *Journal of Plankton Research* 25 (4): 365–383. 2003.
- PLOUG H, GROSSART H-P, AZAM F, JØRGENSEN BB. Photosynthesis, respiration, and carbon turnover in sinking marine snow from surface waters of Southern California Bight: implications for the carbon cycle in the ocean. *Marine Ecology Progress Series* 179: 1-11. 1999.
- PLOUG H, IVERSEN MH, FISCHER G. Ballast, sinking velocity, and apparent diffusivity within marine snow and zooplankton fecal pellets: Implications for substrate turnover by attached bacteria. *Limnology and Oceanography* 53(5): 1878–1886. 2008.
- PRAIRIE JC, ZIERVOGEL K, ARNOSTI C, CAMASSA R, FALCON C, KHATRI S, MCLAUGHLIN RM, WHITE BL, YU S. Delayed settling of marine snow at sharp density transitions driven by fluid entrainment and diffusion-limited retention. *Marine Ecology Progress Series* 487: 185–200. 2013.

- PRAIRIE JC, MONTGOMERY QW, PROCTOR KW, GHIORSO KS. Effects of Phytoplankton Growth Phase on Settling Properties of Marine Aggregates. *Journal of Marine Science and Engineering* 7: 265. 2019.
- PRÉZELIN BB, ALLDREDGE AL. Primary production of marine snow during and after an upwelling event. *Limnology and Oceanography* 28: 1156-1167. 1983.
- PRÉZELIN BB., TILZER, SCHOFIELD, M.M & HAESE C.. The control of the production process of phytoplankton by the physical structure of the aquatic environment with special reference to its optical properties. *Aquatic Sci.* 53: 1015-1621. 1991.
- PTACNIK R, DIEHL S, BERGER S. Performance of sinking and nonsinking phytoplankton taxa in a gradient of mixing depths. *Limnology and Oceanography* 48(5): 1903–1912. 2003.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. R: a language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria. ISBN3-900051-07-0, 2013; <http://www.R-project.org>
- REYNOLDS C S.. Phytoplankton periodicity: the interactions of form, function and environmental variability. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1984.tb00027.x>. 1984
- REYNOLDS, C.S. *Ecology of Phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge. 2006.
- RICHARDSON AJ. In hot water: zooplankton and climate change. – *ICES Journal of Marine Science* 65: 279–295. 2008.
- RIEBESELL U. Comparison of sinking and sedimentation rate measurements in a diatom winter/spring bloom. *Marine Ecology Progress Series* 54: 09-119. 1989.
- RIEBESELL U. The formation of large marine snow and its sustained residence in surface waters. *Limnology and Oceanography* 37: 63–76. 1992.
- RIEBESELL U. Effects of CO₂ Enrichment on Marine Phytoplankton. *Journal of Oceanography* 60: 719-729. 2004.
- RÜHLAND, K.M., PATERSON, A.M. & SMOL, J.P. Lake diatom responses to warming: reviewing the evidence. *J Paleolimnol*, 54:1–35. 2015.
- SARMIENTO JL, GRUBER N, BRZEZINSKI MA, DUNNE JP. High-latitude controls of thermocline nutrients and low latitude biological productivity. *Nature* 427: 56–60. 2004.
- SHANKS AL. The abundance, vertical flux, and still-water and apparent sinking rates of marine snow in a shallow coastal water column. *Continental Shelf Research* 22: 2045–2064. 2002.
- SHI P, WANG H, FENG M, CHENG H, YANG Q, YAN Y, XU J, ZHANG M. The Coupling Response between Different Bacterial Metabolic Functions in Water and Sediment Improve the Ability to Mitigate Climate Change. *Water* 14: 1203. 2022.
- SILVA, L. J DA. & FIGUEREDO, C.C. Algae as biosorption agents for recovering environments contaminated by trace metals: an overview of a potentially useful tool for mine disasters in Brazil. *Biologia*, 78:1–14. 2023.
- SIMON M, ALLDREDGE AL, AZAM F. Bacterial carbon dynamics on marine snow. *Marine Ecology Progress Series* 65: 205–211. 1990.
- SIMON M, HANS- GROSSART P, SCHWEITZER B, PLOUG H. Microbial ecology of organic aggregates in aquatic ecosystems. *Aquatic Microbial Ecology* 28: 175–211. 2002.
- SMAYDA TJ, BOLEYN BJ. Experimental observations on the flotation of marine diatoms. I. *Thalassiosira cf. nana*, *Thalassiosira rotula*, and *Nitzschia seriata*. *Limnology and Oceanography* 10: 499-509. 1965.
- SMAYDA TJ. The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. *Oceanography and Marine Biology An annual review* 8: 353–414. 1970.
- SMITH DC, STEWARD GF, LONG RA AZAM F. Bacterial mediation of carbon fluxes during a diatom bloom in a mesocosm. *Deep-Sea Research II* 42(1): 75-97. 1995.
- SMETACEK VS. Role of sinking in diatom life-history cycles: ecological, evolutionary and geological significance *Marine Biology* 84: 239-251. 1985.

- STAL LJ, STAAL M, VILLBRANDT M. Nutrient control of cyanobacterial blooms in the Baltic Sea. *Aquatic Microbial Ecology* 18(2): 165-173. 1999.
- STANCA E, CELLAMARE M, BASSET A. Geometric shape as a trait to study phytoplankton distributions in aquatic ecosystems. *Hydrobiologia* 701: 99-116. 2013.
- STEELE JH, YENTSCH CS. The vertical distribution of chlorophyll. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 39: 217 – 226. 1960.
- STEMMANN L, JACKSON GA IANSON D. A vertical model of particle size distributions and fluxes in the midwater column that includes biological and physical processes— part I: Model formulation. *Deep-Sea Research I* 51: 865–884. 2004.
- STEMMANN L, BOSS E. Plankton and Particle Size and Packaging: From Determining Optical Properties to Driving the Biological Pump. *Annual Review of Marine Science* 4: 263–90. 2012.
- STEINACHER M, JOOS F, FRÖLICHER TL, et al. Projected 21st century decrease in marine productivity: A multi-model analysis. *Biogeosciences* 7(3): 979–1005. 2010.
- SUNDA WG. Feedback interactions between trace metal nutrients and phytoplankton in the ocean. *Frontiers in Microbiology* 3: 204. 2012.
- SUZUKI N, KATO K. Studies on suspended materials. Marine snow in the sea. I. Sources of marine snow. *Bulletin Faculty of Fish Hokkaido University* 4: 132–135. 1953.
- TAKABAYASHI M, LEW K., JOHNSON A, MARCHI A, DUGDALE R, WILKERSON FP. The effect of nutrient availability and temperature on chain length of the diatom, *Skeletonema costatum*. *Journal of Phytoplankton Research* 28(9): 831-840. 2006.
- THORNTON DCO, THAKE B. Effect of temperature on the aggregation of *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae) and the implication for carbon flux in coastal waters. *Marine Ecology Progress Series* 174: 223–231. 1998.
- THORNTON DCO. Dissolved organic matter (DOM) release by phytoplankton in the contemporary and future ocean. *European Journal of Phycology* 49: 20–46. 2014.
- THIELE S, FUCHS BM, AMANN R, IVERSEN MH. Colonization in the photic zone and subsequent changes during sinking determine bacterial community composition in marine snow. *Applied and Environmental Microbiology* 81: 1463–1471. 2015.
- TILZER, M.M., GOLDMAN, C.R. & DE AMEZAGA, E. The efficiency of photosynthetic light energy utilization by lake phytoplankton. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 19: 800-807. 1975.
- TRÉGUER PJ, SUTTON JN, BRZEZINSKI M, CHARETTE MA, DEVRIES T, DUTKIEWICZ S, EHLERT C, HAWKINGS J, LEYNAERT A, LIU SM. *et al.* Reviews and syntheses: The biogeochemical cycle of silicon in the modern ocean. *Biogeosciences* 18: 1269–1289. 2021.
- van DER JAGT H, FRIESE C, STUUT J-BW, FISCHER G, IVERSEN MH. The ballasting effect of Saharan dust deposition on aggregate dynamics and carbon export: Aggregation, settling, and scavenging potential of marine snow. *Limnology and Oceanography* 63: 1386–1394. 2018.
- VISSER PM, MASSAULT L, HUISMAN J & MUR LR. Sedimentation losses of *Scenedesmus* in relation to mixing depth. *Archiv für Hydrobiologie* 136: 289-308. 1996.
- WALSBY AE & XYPOLYTA A. The form resistance of chitan fibres attached to the cells of *Thalassiosira fluviatilis* Hustedt, *British Phycological Journal* 12(3): 215-223. 1977.
- WALSBY AE, HOLLAND DP. Sinking velocities of phytoplankton measured on a stable density gradient by laser scanning. *Journal of The Royal Society Interface* 3: 429–439. 2006.
- WEITHOFF G. The concepts of “plant functional types” and “functional diversity” in lake phytoplankton—a new understanding of phytoplankton ecology? *Freshwater Biology* 48: 1669–1675. 2003.
- WETZ MS & WHEELER PA. Release of organic matter by coastal diatoms, *Limnology and Oceanography* 52: 798–807. 2007.

- WINDER, M. & HUNTER D.A.. Temporal organization of phytoplankton communities linked to physical forcing. *Oecologia*, 156: 179-192. 2008
- XING P, GUO L, TIAN W, WU QL. Novel Clostridium populations involved in the anaerobic degradation of *Microcystis* blooms. *ISME Journal* 5(5): 792–800. 2011.
- YACOBI YZ, OSTROVSKY I. Downward flux of organic matter and pigments in Lake Kinneret (Israel): relationships between phytoplankton and the material collected in sediment traps. *Journal of Plankton Research* 30: 1189–1202. 2008.
- YACOBI YZ, OSTROVSKY I. Sedimentation of phytoplankton: role of ambient conditions and life strategies of algae. *Hydrobiologia* 698: 111–120. 2012.
- ZIRBEL MJ, VERON F, LATZ MI. The reversible effect of flow on the morphology of *Ceratocorys horrida* (*Peridinales*, Dinophyta). *Journal of Phycology* 36: 46–58. 2000.
- ZOHARY T, FLAIM G, SOMMER U. Temperature and the size of freshwater phytoplankton. *Hydrobiologia*. doi.org/10.1007/s10750-020-04246. 2020.