



Universidade Federal do Rio Grande
Instituto de Ciências Biológicas
Pós-graduação em Biologia de
Ambientes Aquáticos Continentais



**Decomposição em ecossistemas aquáticos
subtropicais: considerações sobre o estado da arte e
influência microbiana**

Pâmela Rodrigues Gayer

Orientador: Luiz Ubiratan Hepp
Coorientadora: Edélti Faria Albertoni

Rio Grande
2020



Universidade Federal do Rio Grande
Instituto de Ciências Biológicas
Pós-graduação em Biologia de Ambientes
Aquáticos Continentais



**Decomposição em ecossistemas aquáticos subtropicais:
considerações sobre o estado da arte e influência microbiana**

Aluno: Pâmela Rodrigues Gayer

Orientadores: Luiz Ubiratan Hepp

Edélti Faria Albertoni

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

Rio Grande
2020

Aos ecossistemas aquáticos e todas as vidas que habitam neles

Dedico

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal do Rio Grande pela luta ao ensino público e de qualidade;

À CAPES pela bolsa concedida;

Ao meu orientador, Dr. Luiz Hepp, o qual, mesmo distante, me ajudou na execução deste trabalho. Obrigada por ser um exemplo de dedicação e competência;

À minha coorientadora, Dra. Edélti Albertoni, por ser uma mulher incrível e inteligente. Obrigada pela disposição em ajudar, pelos conselhos e “puxões de orelha” que me permitiram crescer;

Aos meus pais, Pedro e Mariza, por sempre me incentivarem a estudar e a ser uma mulher livre e independente;

Ao meu amor, companheiro e amigo Rodrigo Carvalho. Obrigada por me incentivar e apoiar tudo o que faço;

À minha irmã Paula e sobrinho Leonel, pelo apoio, carinho e amor ao longo de toda a minha caminhada;

À minha ex-orientadora da iniciação científica, Dra. Lilian Winckler, por abrir as portas da minha trajetória acadêmica e pela amizade;

Às minhas amigas e aos familiares que me incentivaram a fazer o mestrado. Em especial a Verônica Carvalho, Luis Almeida, Tatiane Carvalho, Vanessa Carvalho, Natasha Santos e Karolaine Santos;

Às minhas colegas e amigas do PPGBAC por toda a força e companhia. Em especial a Liane Naetzold, Mavi Frantz, Andréa Moraes, Karoline Martins, Maiby Glorize, Adreani Conceição e Tauana Mores;

Ao amigo e técnico do laboratório de microalgas da FURG, Dr. Pablo Guimarães, que tanto me ajudou na execução deste trabalho desde o início do mestrado;

À técnica do laboratório de limnologia da FURG, Clara Lima, por toda a ajuda nas análises químicas e por ser uma pessoa maravilhosa;

À professora, Dra. Fabiana Barbosa, pela ajuda no manuscrito cienciométrico e pela amizade;

Aos professores, Dr. Cleber Palma Silva e Dra. Cristiane Biasi, pelas contribuições no meu projeto inicial e por fazer parte do meu crescimento acadêmico;

Aos membros da banca, pela disponibilidade em avaliar e contribuir para melhoria deste trabalho;

A todas as pessoas que me ajudaram direta ou indiretamente;

Muito Obrigada!

Atenciosamente,

Pâmela Gayer

RESUMO

A decomposição dos detritos orgânicos nos ecossistemas aquáticos é fundamental para a ciclagem de nutrientes, fluxo de energia e estruturação das comunidades. Os detritos passam por processos de lixiviação, condicionamento microbiano e fragmentação biótica e abiótica até a decomposição completa da matéria. Em lagos rasos os detritos podem ter origem autóctone (*e.g.* macrófitas) e alóctone (*i.e.* vegetação ripária). No entanto, pouco se sabe como os detritos alóctones se decompõem nesses ecossistemas. Assim, esta dissertação teve como objetivos (1) analisar a situação geral dos estudos sobre a decomposição da matéria orgânica em ambientes aquáticos continentais na região subtropical da América do Sul e (2) avaliar a decomposição de *Erythrina crista-galli* L. mediada por bactérias em lagos rasos subtropicais com diferentes níveis de cobertura por macrófitas aquáticas. Para isso foram realizados um estudo cienciométrico e outro estudo com abordagem experimental. No estudo cienciométrico, utilizamos bancos de dados e compilamos publicações até 2018. Foram utilizadas combinações de palavras referentes à decomposição, aos detritos, ambientes aquáticos e países da América do Sul com clima subtropical. As características das publicações foram analisadas temporalmente e pode-se observar que a produção científica sobre a decomposição aquática em clima subtropical é recente (<30 anos). Embora a pesquisa ainda seja incipiente para todos os ecossistemas aquáticos em clima subtropical, percebe-se uma deficiência ainda maior em relação aos ecossistemas lênticos. No estudo experimental, foram incubados litter bags com folhas senescentes de *E. crista-galli* em 6 lagos rasos subtropicais, sendo 3 deles com alta cobertura de macrófitas e 3 com baixa cobertura de macrófitas. Após 2, 7, 15 e 35 dias de incubação, um conjunto de litter bags foi removido de cada lago. Em laboratório, foram retirados discos do material vegetal para as análises das bactérias, e os detritos foram lavados e secos para a determinação das taxas de decomposição. Foi observado que a cobertura de macrófitas aquáticas influenciou a colonização bacteriana nos detritos alóctones e retardou as taxas de decomposição nesses ecossistemas. Além disso, os resultados indicaram que as bactérias possam ser um dos principais decompositores da matéria orgânica em lagos rasos subtropicais. Por fim, as variações climáticas e características peculiares das regiões subtropicais fazem com que os ambientes aquáticos apresentem padrões e processos ecológicos particulares. Nosso estudo é pioneiro no que diz respeito a investigar a participação bacteriana, através da densidade de morfotipos, no processo de decomposição de material orgânico alóctone em lagos rasos subtropicais. No entanto, esse processo está longe de ser claro, direcionando a necessidade de mais investigações.

Palavras - chave: Lagos rasos; detritos alóctones; *Erythrina crista-galli*; densidade bacteriana.

ABSTRACT

The decomposition of organic waste in aquatic ecosystems is essential for nutrient cycling, energy flow and community structuring. Debris undergoes leaching processes, microbial conditioning and biotic and abiotic fragmentation until complete decomposition of matter. In shallow lakes the debris may be of autochthonous origin (e.g. macrophytes) and allochthonous (i.e. riparian vegetation). However, little is known how the allochthonous debris decomposes in these ecosystems. Thus, this dissertation aimed to (1) evaluate a general situation of studies on the decomposition of organic materials in continental aquatic environments in the subtropical region of South America and (2) to evaluate bacteria-mediated decomposition of *Erythrina crista-galli* L. in shallow lakes subtropical with different levels of coverage by aquatic macrophytes. For this, a scientometric study and another study with an experimental approach were carried out. In the scientometric study, we used databases and compiled publications until 2018. Combinations of words related to decomposition, debris, aquatic environments and South American countries with subtropical climate were used. The characteristics of the publications have been analyzed over time and can observe the scientific production on aquatic decomposition in the recent subtropical climate. Although research is still incipient for all aquatic ecosystems in the subtropical climate, there is an even greater deficiency in relation to lentic ecosystems. In the experimental study, we incubated litter bags with senescent leaves of *E. crista-galli* in 6 shallow lakes subtropical, 3 with high macrophyte coverage and 3 with low macrophyte coverage. After 2, 7, 15 and 35 days of incubation, a set of sandbags was removed from each lake. In the laboratory, discs of plant material were removed for analysis of bacteria, and the debris was washed and dried to determine decomposition rates. It was observed that the coverage of aquatic macrophytes may be affecting bacterial colonization in the allochthonous debris and slowing the decomposition rates in these ecosystems. In addition, the results indicate that bacteria may be one of the main decomposers of organic materials in subtropical lakes. Finally, the climatic variations and peculiar characteristics of the subtropical regions cause the aquatic environments to present particular ecological patterns and processes. Our study is a pioneer in terms of investigating bacterial, through the density of morphotypes, participation in the decomposition process of allogenic organic material in subtropical shallow lakes. However, this process is far from clear, addressing the need for further investigation.

Keywords: Subtropical shallow lakes; allochthonous debris; *Erythrina crista-galli*; bacterial density

APRESENTAÇÃO

Esta dissertação contempla informações sobre o processo de decomposição do material orgânico de origem alóctone, mediado por bactérias, em lagos rasos da planície costeira do Rio Grande do Sul. A dissertação está estruturada em uma introdução geral, dois manuscritos científicos, considerações finais e perspectivas. Na introdução geral são apresentadas bases conceituais sobre o processo de decomposição de detritos orgânicos em ecossistemas aquáticos, bem como suas etapas, dando ênfase à comunidade microbiana nesse processo. Além disso, são abordados aspectos morfológicos e ecológicos dos lagos rasos e a influência da vegetação ripária como fonte de detritos alóctones nesses ecossistemas. O primeiro manuscrito refere-se a um estudo cienciométrico sobre a decomposição em ecossistemas aquáticos em clima subtropical da América do Sul. Este manuscrito será enviado ao periódico *Acta Limnologica Brasiliensia* (Qualis B3) em uma seção temática sobre Limnologia de Ambientes Aquáticos Subtropicais. Com ele, conseguimos obter uma visão geral da produção científica e verificar as principais lacunas do conhecimento sobre o tema. O segundo manuscrito consiste em um estudo experimental realizado em lagos rasos da planície costeira do Rio Grande do Sul. Este manuscrito será submetido ao periódico *Microbial Ecology* (Qualis A1). Nesse trabalho, incubamos folhas *Erythrina crista-galli* L. em seis lagos rasos e analisamos o processo de decomposição, especificamente as perdas de massa e a comunidade bacteriana associada aos detritos ao longo do tempo. Por fim, são apresentadas as considerações finais, retomando os objetivos gerais desta dissertação, além de apresentar perspectivas futuras de estudos que dariam continuação e responderiam novas perguntas geradas neste trabalho.

SUMÁRIO

RESUMO.....	vi
ABSTRACT.....	vii
APRESENTAÇÃO.....	viii
LISTA DE FIGURAS	x
LISTA DE TABELAS.....	xii
INTRODUÇÃO GERAL.....	13
Decomposição dos detritos orgânicos em ecossistemas aquáticos	13
Microbiota colonizadora dos detritos nos ecossistemas aquáticos.....	16
Lagos rasos e a contribuição de detritos foliares da vegetação ripária.....	18
Objetivo Geral	24
Objetivos Específicos.....	24
REFERÊNCIAS	25
CAPÍTULO 1	32
Decomposição de detritos orgânicos em ambientes aquáticos continentais em clima subtropical da América do Sul: uma revisão cienciométrica	32
CAPÍTULO 2	50
Decomposição foliar de detritos alóctones mediada por bactérias em lagos rasos subtropicais	50
CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS	81

LISTA DE FIGURAS

Introdução Geral

Figura 1: Lagos rasos situados na Planície Costeira do Rio Grande do Sul, onde o experimento de decomposição foi conduzido. Lagos com baixa (a,b,c) e alta cobertura de macrófitas aquáticas (d,e,f).....**20**

Figura 2: Espécie arbórea *Erythrina crista-galli* L. (a) Flores; (b) Período de floração; (c) Período de senescência (Fonte das imagens: (a, c) autoral; (b) Flora Pelotensis, Dr. Gustavo Gomes).....**21**

Capítulo 1

Figura 1: Mapa da região com clima subtropical na América do Sul, baseado na classificação climática de Köppen-Trewartha.....**34**

Figura 2: Número de publicações sobre decomposição em ambientes aquáticos continentais em clima subtropical da América do Sul (1990-2018).....**35**

Capítulo 2

Figura 1: (a) Massa foliar remanescente (%) a cada dia de amostragem, obtida para *Erythrina crista-galli* em seis lagos rasos da planície costeira do Rio Grande do Sul, Brasil. Lagos com baixa cobertura de macrófitas (LML1 a LML3) e lagos com alta cobertura de macrófitas (HML1 a HML3). (b) Média das taxas de decomposição foliar para os lagos com baixa (LML) e alta cobertura de macrófitas (HML).....**59**

Figura 2: Densidade, biovolume e biomassa bacteriana nas folhas de *E. crista-galli* em decomposição nos lagos rasos subtropicais com baixa (LML) e alta (HML) cobertura de macrófitas. (a, d, g) Interações entre tempo e cobertura para a densidade, biovolume e biomassa bacteriana nos lagos (LML e HML). (b, e, h) Densidade, biovolume e biomassa bacteriana nos lagos (LML e HML). (c, f, i) Densidade, biovolume e biomassa bacteriana ao longo do tempo de decomposição, respectivamente.....**60**

Figura 3: Proporção dos morfotipos das bactérias nas folhas de *E. crista-galli* em decomposição ao longo do tempo, nos lagos rasos com baixa (LML) e alta (HML) cobertura de macrófitas.....**61**

Figura 4: Análises de redundância (RDA) da densidade bacteriana. As cores se referem a: vermelho (dados bióticos), variáveis resposta; azul (dados abióticos), variáveis explicativas; preto, unidades amostrais. Abreviações: (HML1, HML2, HML3) Lagos com alta cobertura de macrófitas, (LML1, LML2, LML3) lagos com baixa cobertura de macrófitas, (BF) Branched

Filament, (Cl) Club, (Co) Coccus, (Cr) Curved Rod, (El) Ellipsoid, (Pr) Prosthecate, (RR) Regular Rod, (RB) Rudimentary Branched Rod, (Sp) Spiral, (UF) Unbranched Filament, (Us) U-shaped Rod, (T) temperatura da água, (Pt) Fósforo total, (Nt) Nitrogênio total.....66

Considerações finais e Perspectivas

Figura 1 Modelo conceitual proposto descrevendo a influência da cobertura de macrófitas em lagos rasos subtropicais sobre variáveis bióticas e abióticas relacionadas à taxa de decomposição de material alóctone. As linhas e box pontilhados refere-se a fatores não mensurados neste trabalho, mas que podem estar influenciando na comunidade bacteriana.....84

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1

Tabela 1: Revistas que publicaram mais de uma publicação sobre decomposição em ambientes aquáticos continentais em clima subtropical da América do Sul durante o período de 1990 a 2018, utilizando os bancos de dados Scopus e Web of Science.....**36**

Tabela 2: Países que publicaram sobre a decomposição em ambientes aquáticos continentais em clima subtropical da América do Sul durante o período de 1990 a 2018. (TP) Total de publicações; (SCP) Publicações com autores de um único país; (MCP) Publicações com autores de vários países.....**37**

Tabela 3: Sistemas e ecossistemas onde foram realizados os estudos de decomposição em clima subtropical na América do Sul.....**38**

Capítulo 2

Tabela 1: *Two way* ANOVA para cada morfotipo bacteriano em relação à cobertura dos lagos por macrófitas e tempo de decomposição nos lagos rasos estudados.....**63**

Tabela 2: Valores médios (\pm desvio padrão) das variáveis limnológicas da água dos lagos rasos subtropicais com baixa (LML) e alta (HML) cobertura de macrófitas ao longo do período de incubação das folhas de *Erythrina crista-galli* nos lagos rasos estudados. (*) dados não obtidos.**65**

INTRODUÇÃO GERAL

Decomposição dos detritos orgânicos em ecossistemas aquáticos

A decomposição dos detritos orgânicos é um processo fundamental para a ciclagem de nutrientes e fluxo de energia em todos os ecossistemas (Webster & Benfield, 1986; Gessner et al., 2010). Nos ecossistemas aquáticos, os detritos podem ter origem autóctone, quando gerados dentro do próprio sistema, ou alóctone, quando produzidos fora do ecossistema (Webster & Benfield, 1986). Dentre as fontes autóctones, as macrófitas aquáticas representam um dos principais componentes de detritos orgânicos em lagos rasos, podendo também ser significativo em rios de ordens maiores (Gimenes et al., 2010). O incremento de detritos alóctones é ocasionado principalmente pela vegetação ripária, em geral, folhas de árvores que atingem o corpo d'água por queda direta, transportada pelo vento, ou por escoamento superficial (Elosegi & Pozo, 2005). Os detritos alóctones constituem a principal fonte de energia para os ecossistemas lóticos (i.e. porções mais altas da bacia hidrográfica) (Gessner et al., 2010; Casas et al., 2013), podendo também subsidiar a cadeia de detritos em pequenos lagos rasos (Pieczyńska, 1986; Esteves, 2011).

A decomposição desses detritos de origem vegetal nos ecossistemas aquáticos completa os ciclos biogeoquímicos iniciados pela fotossíntese (Cunha-Santino & Bianchini Jr., 2006). Além disso, pode ser tratada como um processo onde ocorre a transformação de compostos de alto peso molecular em substâncias mais simples, com baixo peso molecular (Cunha-Santino et al., 2008). Essa transformação pode ser quantificada pelas taxas de perda de massa, e sua intensidade de decomposição é caracterizada para cada espécie, devido a fatores intrínsecos e extrínsecos (Graça et al., 2005). Dentre os fatores intrínsecos, destaca-se o tamanho, a estrutura morfológica e a composição química inicial do detrito. Para fatores extrínsecos destaca-se a temperatura, concentração de nutrientes do meio aquático, atividades microbiológicas e a fragmentação (Cunha-Santino & Bianchini Jr., 2006).

Fatores intrínsecos podem retardar as taxas de decomposição (Graça, 2001). Por exemplo, a dureza da folha está diretamente relacionada à quantidade de compostos estruturais, como lignina e celulose. Esses compostos agem como uma barreira física para microrganismos e fragmentadores, portanto, quanto maior a dureza mais difícil

será atividade dos organismos para degradar a matéria (Graça, 2001; Gonçalves et al., 2014). Altas concentrações de compostos, como os polifenóis, também retardam a decomposição, pois são considerados os principais inibidores químicos das enzimas digestivas, dificultando o consumo das folhas devido a sua toxicidade e baixa palatabilidade (Monteiro et al., 2005). Por outro lado, alguns fatores tendem a aumentar a velocidade de decomposição, como folhas com alta concentração de nutrientes, particularmente nitrogênio (Biasi et al., 2017). Assim, folhas ricas em nutrientes (e.g. nitrogênio, proteínas, ácidos nucléicos), macias e com baixa concentração de polifenóis tendem a ser rapidamente decompostas nos sistemas aquáticos, uma vez que os organismos preferem consumir e se desenvolver mais rápido em folhas nutritivas (Friberg & Jacobsen, 1999; Moretti et al., 2007).

Fatores extrínsecos também podem influenciar no processamento da matéria orgânica (Cunha-Santino & Bianchini Jr., 2006). Maiores concentrações de oxigênio, nutrientes e a elevada temperatura na água, tendem a aumentar a biomassa e o metabolismo dos organismos que acabam aumentando as taxas de decomposição (Webster & Benfield, 1986; Grattan & Suberkropp, 2001; Abelho, 2001; Moretti et al., 2007). Por outro lado, água com baixos valores de pH, inibem a atividade microbiana e conseqüentemente diminuem as taxas de decomposição (Mulholland et al., 1987). Além disso, fatores extrínsecos como a incidência luminosa nos detritos e a fotodegradação também são significativos na decomposição das moléculas orgânicas, sendo um dos principais responsáveis pela remoção da matéria orgânica dissolvida (MOD) em ecossistemas aquáticos (Farjalla et al., 2009; Amaral, 2010). De modo geral, a energia solar decompõe as moléculas de MOD, podendo produzir carbono inorgânico dissolvido, compostos orgânicos labéis de baixo peso molecular, entre outras substâncias (Amado et al., 2006).

Nos ecossistemas aquáticos a decomposição da matéria orgânica é mediada por processos que ocorrem simultaneamente, como à lixiviação, o condicionamento microbiano e a fragmentação (Webster & Benfield, 1986). A lixiviação ocorre logo após a imersão do detrito em água e é caracterizado por uma rápida liberação dos constituintes hidrossolúveis, como compostos orgânicos (e.g. carboidratos, proteínas, compostos fenólicos) e inorgânicos (e.g. K, Mn, Ca, entre outros) (Webster & Benfield, 1986; Gimenes et al., 2010). A liberação desses compostos não é apenas influenciada, como também influencia o meio onde ocorre, por exemplo, elevando ou diminuindo a condutividade elétrica e o pH (Park & Cho, 2003; Siefert & Mutz, 2001; Stenert et al.,

2012). As liberações de compostos solúveis, dessa forma, são de extrema importância para os ecossistemas aquáticos, uma vez que as substâncias são rapidamente agregadas à matéria orgânica dissolvida, podendo modificar as características físicas e químicas da água, e o potencial de utilização pelo metabolismo dos organismos (Polunin, 1984; Wetzel, 1995).

O condicionamento é caracterizado como a colonização do detrito pela microbiota que realiza modificações químicas e estruturais, através de enzimas hidrolíticas (Gessner et al., 1999), transformando os substratos orgânicos em biomassa microbiana (Cunha-Santino et al., 2008). Essas modificações aceleram a decomposição diretamente através da maceração (i.e fúngica) e incorporação das folhas para a produção secundária, e indiretamente aumentando a palatabilidade e valor nutricional dos detritos para os invertebrados detritívoros (Abelho, 2001). Os fungos e bactérias estão entre os microrganismos mais representativos dessa fase (Gonçalves et al., 2006). Esses microrganismos produzem enzimas hidrolíticas que despolimerizam polímeros de difícil degradação nas plantas (e.g lignina e celulose) em compostos menores, tornando-os mais facilmente assimiláveis a outros organismos (Benfield, 2007; Cunha-Santino et al., 2008). Dessa forma, os microrganismos são capazes de reduzir a quantidade de compostos estruturais das folhas, aumentando o valor nutricional dos detritos, uma vez que apresentam maiores concentrações de nitrogênio do que as folhas senescentes, sendo, portanto, uma melhor fonte de alimento para invertebrados (Graça, 2001).

A fragmentação ocorre tanto pela abrasão física ocasionada pela movimentação ou fluxo da água (Abelho, 2001), quanto por fatores bióticos como a maceração fúngica e alimentação dos invertebrados (Gessner et al., 1999; Abelho, 2001; Graça, 2001), que apresentam aparelho bucal adaptado para macerar e retalhar partículas grandes de matéria orgânica (Cobo, 2005). Os invertebrados reduzem folhas inteiras a pequenas partículas, seja pela produção de pedaços fragmentados não ingeridos ou pela produção de fezes, que, por sua vez, servirão como fonte de energia para outros organismos (Graça, 2001). Os invertebrados, principalmente os raspadores e coletores, obtêm energia não somente da folha em si, mas também dos microrganismos, tendo uma grande fração de carbono oriundo das bactérias (Hall & Meyer, 1988; Gimenes et al., 2010).

Microbiota colonizadora dos detritos nos ecossistemas aquáticos

Os ecossistemas aquáticos são habitados por um conjunto diversificado de organismos que utilizam os detritos orgânicos como fonte de energia (Graça et al., 2016). Dentre eles, destacam-se os decompositores microbianos, que auxiliam de maneira significativa na mineralização da matéria orgânica, na produção secundária e na transferência de energia para os níveis tróficos superiores (Hieber & Gessner, 2002; Gonçalves et al., 2014; Graça et al., 2016). A decomposição microbiana da matéria orgânica é um processo enzimático onde os organismos capazes de degradá-la produzem um conjunto de enzimas envolvidas na hidrólise dos compostos orgânicos (Cunha-Santino et al., 2008). Esse processo depende em termos quantitativos e qualitativos da disponibilidade de nutrientes da matéria, das condições ambientais e interações entre os organismos (Cunha-Santino et al., 2008).

Dentre os microrganismos, os fungos e as bactérias são considerados os principais decompositores dos detritos, e são responsáveis pelas primeiras lises do material vegetal, podendo atuar em conjunto ou alternadamente (Hieber & Gessner, 2002; Gonçalves et al., 2014). Um grupo particular de fungos denominados hifomicetos aquáticos, são considerados dominantes na decomposição de detritos foliares de origem terrestre (Suberkropp, 1995; Schlickeisen et al., 2003). Nas regiões temperadas, são considerados os mais importantes decompositores de detritos em ecossistemas lóticos, como riachos (Suberkropp & Klug, 1976). Os hifomicetos são anamorfos e apresentam conídios que permitem uma rápida flutuação e fixação em novos substratos (Schoenlein-Crusius & Grandi 2003; Moreira & Schoenlein-Crusius, 2010). Além disso, possuem hifas que são filamentos de células capazes de penetrar sobre a superfície das folhas e produzir enzimas que degradam polissacarídeos e compostos de carbono (Suberkropp, 1995; Wong et al., 1998; Schlickeisen et al., 2003). A ocorrência e distribuição desses fungos podem ser influenciadas por algumas condições hidrológicas, como teor de oxigênio, temperatura e turbulência da água (Moreira & Schoenlein-Crusius, 2010).

As bactérias estão entre os principais organismos heterotróficos de ambientes aquáticos, tendo como principal papel a decomposição da biomassa orgânica e a reciclagem de vários elementos-chave (e.g. nitrogênio, fósforo, enxofre) presentes nos compostos orgânicos e inorgânicos. A maioria das células bacterianas possui uma dimensão na faixa de picoplâncton (0,2–2 µm), a nanoplâncton (2–20 µm), variando seu

tamanho de acordo com estado nutritivo. Esses organismos podem ser facilmente observados em amostras de água por plaqueamento e microscopia de epifluorescência (Sigee, 2005). As bactérias podem ser convenientemente agrupadas em várias assembléias naturais, com base em características como formato da célula, capacidade de formação de esporos e se são aeróbicas/anaeróbicas ou Gram-positivas/Gram-negativas. A motilidade fornece outra característica distintiva, com algumas bactérias sendo completamente imóveis, enquanto outras são móveis via flagelos que pode ocorrer em toda a superfície da célula ou nas extremidades (Sigee, 2005).

As bactérias podem apresentar várias formas, as quais incluem haste, helicoidal, vibríode (curva) e formas cocóides (esféricas) (Sigee, 2005). Para Liu et al., (2001) um grande desafio na ecologia microbiana é o desenvolvimento de métodos confiáveis e fáceis de microscopia capazes de analisar imagens digitais de comunidades microbianas complexas. Esses autores descreveram um sistema interativo auxiliado por computador para analisar os altos graus de diversidade morfológica em comunidades microbianas. Esse sistema categoriza automaticamente cada célula em um dos 11 morfotipos bacterianos predominantes, incluindo cocos, espirais, hastes curvas, hastes em forma de U, hastes retas regulares, filamentos não ramificados, elipsóides, clubes, hastes com prótese estendida, hastes ramificadas rudimentares, e filamentos ramificados (Liu et al., 2001). Em parte, a análise dos morfotipos bacterianos é relativamente mais barata do que outras análises, e pode fornecer respostas interessantes dessa comunidade, frente às condições ambientais. De acordo com Young (2006), poucos pesquisadores se preocupam com a morfologia das bactérias. No entanto, esse autor relata que a forma é um atributo importante, podendo indicar a mobilidade da célula e a facilidade ao acesso a nutrientes.

As diferenças no estilo de vida também são uma característica de destaque das bactérias de água doce. A maioria das bactérias é de vida livre, obtendo suprimentos de nutrientes a partir de substratos presentes no meio aquático (Sigee, 2005). No entanto, os ecossistemas aquáticos que recebem grande quantidade de detritos alóctones (i.e. proveniente da queda das folhas) são os principais sistemas nos quais as bactérias fixas a detritos são favorecidas (Meyer, 1994). Nesses sistemas ricos em detritos alóctones, Hall & Meyer (1998) observaram que as bactérias são um componente importante nas teias alimentares detritícas, onde carbono bacteriano foi transferido para coletores, como copépodes e quironomídeos, raspadores como efemerópteros, até serem detectáveis em

invertebrados predadores. Nesse sentido, as bactérias podem representar um componente fundamental na cadeia de detritos e no processo de decomposição.

A biomassa bacteriana pode ser considerada, por vezes, baixa nos detritos por não apresentar uma capacidade invasiva como a dos fungos, e depender em parte da lixiviação de alguns compostos (Komínková et al., 2000; Schlickeisen et al., 2003). Suberkropp & Klug (1976) explicam que a biomassa bacteriana aumenta posterior ao “condicionamento” fúngico da matriz foliar, visto que a ação desses organismos resulta em uma liberação de compostos lábeis que favorecem a colonização das bactérias. No entanto, a contribuição relativa dos microrganismos variam entre os tipos de matéria orgânica, uma vez que o padrão de sucessão microbiológica não ocorre sempre da mesma maneira (Gonçalves et al., 2014). Alguns estudos relatam que a biomassa fúngica tende a ser mais alta nos primeiros estágios de decomposição, enquanto as bactérias tendem a aumentar posteriormente quando as partículas são menores (Abelho, 2001; Schlickeisen et al., 2003; Romani et al., 2006). No entanto, em riachos tropicais, as bactérias se mostraram mais importantes nos estágios iniciais da decomposição, devido à capacidade delas em metabolizar proteínas e carboidratos, sendo somente substituídos por fungos na decomposição de polímeros complexos presentes na parede celular (Gonçalves et al., 2006).

Em resumo, os fungos envolvem principalmente a decomposição da matéria orgânica particulada grossa em matéria orgânica particulada fina (Tant et al., 2015), enquanto as bactérias podem utilizar vários tipos de matéria orgânica particulada e dissolvida no ambiente aquático (Siuda & Chróst, 2002). Além disso, a densidade das bactérias aumenta ao longo do estágio de decomposição à medida que a massa foliar diminuiu gradualmente, indicando que esses microrganismos também contribuem para a decomposição dos detritos nos ecossistemas aquáticos (Zhang et al., 2018).

Lagos rasos e a contribuição de detritos foliares da vegetação ripária

Os lagos rasos cobrem uma extensa área da superfície da terra e muitas vezes têm maior atividade biológica por unidade de área do que os lagos profundos (Downing et al., 2013). Os lagos rasos fazem parte de um complexo sistema de áreas úmidas, que são importantes para o armazenamento de água doce, consumo humano, agricultura, dessedentação animal, pesca, além de auxiliar na manutenção da biodiversidade e ser o

habitat para inúmeras espécies (Junk, 1980; Piedade et al., 2012). Apesar disso, a maioria dos estudos publicados em todo o mundo destaca a importância de lagos profundos, subestimando os pequenos ecossistemas aquáticos (Downing et al., 2013). Esses ecossistemas apresentam características peculiares, não possuem conexão com mar e não são elementos permanentes na paisagem. O seu desaparecimento está ligado a vários fenômenos, dentre eles o próprio metabolismo, como o acúmulo de matéria orgânica e a deposição de sedimentos alóctones (Esteves, 2011).

Em lagos rasos, a luz solar é capaz de atingir o sedimento e favorecer o desenvolvimento de macrófitas aquáticas. As macrófitas constituem uma das principais comunidades dos ecossistemas límnicos por contribuírem para a biodiversidade e por apresentarem elevada biomassa e produtividade (Wetzel, 1992; Maltchik, 2003). Essa comunidade também é capaz de influenciar as características físicas e químicas da água, alterando a turbulência, temperatura, penetração da luz solar, concentração de oxigênio dissolvido e nutrientes no ecossistema (Dahroug et al., 2016). A comunidade de macrófitas pode variar suas taxas de crescimento, riqueza, distribuição e abundância de acordo com as condições climáticas, composição dos sedimentos, disponibilidade de nutrientes e ação de herbívoros (Thomaz & Cunha, 2010). Essa comunidade é classificada em biótopos, refletindo o grau de adaptação ao meio aquático, e podem estar distribuídas de maneira organizada e paralela à margem, formando um gradiente de distribuição em direção ao interior do lago (Trindade et al., 2010; Esteves, 2011). A região litorânea dos lagos apresenta, em geral, densa colonização de macrófitas aquáticas, complexidade trófica e uma elevada biodiversidade (Pieczyńska, 1986). A biomassa vegetal morta, de origem autóctone, é o principal responsável pelo fluxo de energia nesse compartimento, mas por ser uma região de contato direto com o ecossistema terrestre, também acaba sendo influenciado pela entrada de material alóctone (Esteves & Caliman, 2011). A grande variedade de espécies de macrófitas, bem como galhos e folhas de origem alóctone configuram a complexidade estrutural dos lagos (Tundisi & Matsumura-Tundisi, 2008; Esteves & Caliman, 2011).

As zonas ripárias desempenham importante papel na conservação dos ecossistemas aquáticos, agindo como um filtro na entrada de sedimentos e nutrientes (Lima & Zakia, 2000; Weissteiner et al., 2013). Além disso, as folhas oriundas da vegetação ripária constituem uma importante fonte de energia para os ecossistemas aquáticos, em especial para sistemas lóticos de menor ordem (Gessner et al., 2010;

Casas et al., 2013), podendo também subsidiar os detritos em pequenos lagos rasos onde a vegetação ripária é bem desenvolvida (Pieczyiqska, 1986; Esteves, 2011).

Na Planície Costeira do Rio Grande do Sul, o processo de formação geológica esculpiu uma paisagem de pouca altitude, caracterizada por um complexo mosaicos de dunas, campos, matas ciliares e lagoas costeiras com grande interação com o meio terrestre (Becker et al., 2007; Albertoni & Palma-Silva, 2010). A hidrografia dessa planície constitui um processo altamente dinâmico, complexo e de modificações rápidas, onde é possível encontrar lagos, lagoas periféricas, estuários, arroios, canais de interligação, banhados e inúmeros corpos d'água de diferentes tamanhos (Vieira & Rangel, 1988; Becker et al., 2007). Na figura 1 são apresentados lagos característicos dessa região, onde foi realizado nosso estudo experimental. Nesses sistemas predominam as reduzidas profundidades, o que os tornam mais suscetíveis ao desenvolvimento de macrófitas e à influência de material alóctone (Pieczyiqska, 1986; Vieira & Rangel, 1988).



Figura 1: Lagos rasos situados na Planície Costeira do Rio Grande do Sul, onde o experimento de decomposição foi conduzido. Lagos com baixa (a,b,c) e alta cobertura de macrófitas aquáticas (d,e,f).

Em áreas úmidas e nas margens dos lagos no sul do Brasil, comumente são encontradas espécies arbóreas. Dentre elas, espécies nativas da região como a *Erythrina crista-galli* L. (Corrêa, 1984) (Figura 2). No Brasil, essa espécie ocorre desde o nordeste até o sul (Lorenzi, 2008), sendo no sul do país, comumente conhecida como Corticeira do Banhado. A *E. crista-galli* é uma espécie nativa de suma importância na restauração da vegetação ripária, e na contribuição para a manutenção da fauna e flora silvestre, devido a devastação de seu habitat natural (Larré et al., 2016). A corticeira é uma espécie hidrófila, caducifólia (Corrêa, 1984) e apresenta um porte médio, medindo de 3 a 8 metros de altura (Lorenzi, 2008). No Rio Grande do Sul produz flores vermelhas, constituindo uma raça geográfica (Lorenzi, 2008) (Figura 2.a.d). A senescência e queda das folhas são influenciadas por fatores externos como a diminuição da temperatura e luminosidade do dia, ocorrendo dessa forma nos meses mais frios do ano (Lim et al., 2007) (Figura 2.c). Porém, mesmo ocorrendo à perda das folhas em certa época, as espécies caducifólias apresentam contribuições relativamente contínuas durante o ano, caindo estas em função de ventos e precipitação (Schumacher et al., 2011). Dessa forma, por serem caducifólias e habitarem áreas próximas aos ecossistemas aquáticos (Corrêa, 1984), também contribuem com a queda de suas folhas como fonte de energia para esses ecossistemas (Ramseyer & Marchese, 2009). Estudos com a espécie estão voltados principalmente à fisiologia vegetal, bioquímica e farmacologia, devido ao seu importante uso para fins medicinais, pois apresenta uma variedade de propriedades farmacológicas como sedativos, antidepressivos e anticonvulsivos (Dalcol et al., 2018). No entanto, estudos com processos ecossistêmicos, por exemplo, a contribuição e decomposição de seus detritos foliares nos ecossistemas aquáticos são raros (Ramseyer & Marchese, 2009).



Figura 2: Espécie arbórea *Erythrina crista-galli* L. (a) Flores; (b) Visitas de beija-flores (c) Período de senescência; (d) Período de floração.

A decomposição pode variar conforme o regime térmico da região, já que a temperatura da água tem sido citada como uma variável importante para os processos ecossistêmicos, ecologia de insetos aquáticos e dinâmica microbiana (Suberkropp & Klug, 1976; Ward & Stanford, 1982; Irons et al., 1994; Song et al., 2013; Krevš et al., 2017; Silva et al., 2018). Em ambientes temperados, por exemplo, a decomposição tende a ser influenciada principalmente pela presença de invertebrados fragmentadores (Graça, 2001; Hieber & Gessner, 2002; Boyero et al., 2011), uma vez que esses organismos são adaptados a ambientes frios (Cowan et al., 1983). Enquanto que em clima tropical, a elevada temperatura tende a favorecer o metabolismo de microrganismos decompositores da matéria orgânica (Irons et al., 1994).

Ao sul da América do Sul, o clima subtropical é predominantemente, regiões com esse clima apresentam de 8 a 12 meses uma temperatura média mensal do ar superior a 10°C e a temperatura do mês mais frio inferior a 18°C (Belda et al., 2014). Especificamente, na América do Sul, abaixo e acima do Trópico de Capricórnio, há um domínio de climas subtropicais e tropicais, respectivamente (Alvares et al., 2014). No Brasil, o clima subtropical abrange aproximadamente 14% do território, ocorrendo

principalmente na região sul, em seus planaltos e montanhas (Alvares et al., 2014). Nesse sentido, a região subtropical apresenta em certa época do ano temperaturas mais baixas, e em outro período, temperatura mais altas. Essa variação do clima pode influenciar nos processos de decomposição, diferenciando essa região climática quando comparado aos climas tropical e temperado.

Até o momento, estudos avaliaram a decomposição de detritos alóctones em riachos subtropicais da América do Sul e observaram a influencia tanto de fragmentadores quanto de fungos no processo (Hepp et al., 2016; Biasi et al., 2020). Em ecossistemas lênticos, estudos de decomposição com detritos autóctones e alóctones (Telöken et al., 2014; Carvalho et al., 2015; Albertoni et al., 2018) não observaram uma influencia significativa de fragmentadores e fungos no processo, sendo ainda necessárias mais investigações nesses ecossistemas. Nesse sentido, é necessária uma avaliação crítica do desenvolvimento científico realizado até o momento, a fim de identificar tendências e as principais lacunas no conhecimento para o clima subtropical. Além de, investigar a decomposição *in situ*, especificamente em sistemas lênticos (e.g. lagos rasos) até então pouco estudados.

Objetivo Geral

Analisar a decomposição de detritos orgânicos em ecossistemas aquáticos continentais da região subtropical da América do Sul, com ênfase na participação microbiana.

Objetivos Específicos

- Analisar o estado da arte sobre os estudos de decomposição em ambientes aquáticos subtropicais da América do Sul identificando as principais lacunas do conhecimento;
- Avaliar a decomposição de detritos alóctones em lagos rasos subtropicais mediada pela microbiota.

REFERÊNCIAS

- Abelho, M. (2001). From litterfall to breakdown in streams: a review. *The Scientific World Journal*, 1: 656-680.
- Albertoni, E. F., & Silva, C. P. (2010). Caracterização e importância dos invertebrados de águas continentais com ênfase nos ambientes de Rio Grande. *Cadernos de Ecologia Aquática* 5(1): 9-27.
- Albertoni EF, Hepp LU, Carvalho C, Palma-Silva C (2018) Invertebrate composition in submerged macrophyte debris: habitat and degradation time effects. *Ecologia Austral*, 28(1): 093-103. <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.1.0.462>
- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Moraes G, Leonardo J, Sparovek G (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol Z* 22(6): 711-728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- Amado, A. M.; Farjalla, V. F.; Esteves, F. A.; Bozelli, R. L.; Roland, F.; Enrich-Prast, A. (2006). Complementary pathways of dissolved organic carbon removal pathways in clear-water Amazonian ecosystems: photochemical degradation and bacterial uptake. *Microbial Ecology* 56(1), 8-17.
- Amaral, J. H. F. (2010). *Fotodegradação e degradação microbiana da matéria orgânica dissolvida no baixo Rio Negro, Amazônia Central*. Dissertação de Mestrado. Programa de Pós-Graduação em Biologia de Água Doce e Pesca interior. Manaus p64.
- Becker, F. G., Ramos, R. A., & de Azevedo Moura, L. (2007). *Biodiversidade: regiões da Lagoa do Casamento e dos Butiazais de Tapes, planície costeira do Rio Grande do Sul*. Brasil: Ministério do Meio Ambiente. 388 p.
- Belda, M., Holtanová, E., Halenka, T., and Kalvová, J. Climate classification revisited: from Köppento Trewartha. *Climate Research*, 2014, 59(1), 1-13.
- Benfield, E. F. (2007). Decomposition of leaf material. In: Graça MA, Bärlocher F, Gessner MO (Ed) *Methods to study litter decomposition: a practical guide*, Springer Science & Business Media, Dordrecht, pp. 711-720.
- Biasi, C., Graça, M. A., Santos, S., & Ferreira, V. (2017). Nutrient enrichment in water more than in leaves affects aquatic microbial litter processing. *Oecologia*, 184(2):555-568.
- Biasi, C., Fontana, L.E., Restello, R. M., Hepp, L. U. (2020) Effect of invasive *Hovenia dulcis* on microbial decomposition and diversity of hyphomycetes in Atlantic forest streams. *Fungal Ecology*, 44, 100890.
- Boyero L., Pearson R.G., Gessner M.O., Barmuta L.A., Ferreira V., Grac a M.A.S. et al., (2011) A global experiment suggests climate warming will not accelerate litter decomposition in streams but might reduce carbon sequestration. *Ecology Letters*, 14, 289–294.

Carvalho C, Hepp LU, Palma-Silva C, Albertoni EF (2015) Decomposition of macrophytes in a shallow subtropical lake. *Limnologica* 53: 1-9. <http://dx.doi.org/doi:10.1016/j.limno.2015.04.003>

Casas, J. J., Larrañaga, A., Menéndez, M., Pozo, J., Basaguren, A., Martínez, A., Gonzales, J. M., Mollá, S., Casado, C., Descals, E., Roblas, N., López-González, A., Descals, E. (2013). Leaf litter decomposition of native and introduced tree species of contrasting quality in headwater streams: How does the regional setting matter?. *Science of the Total Environment*, 458: 197-208.

Cobo, F. (2005). Maintenance of shredders in the laboratory. In: Graça MA, Bärlocher F, Gessner MO (Ed) *Methods to study litter decomposition: a practical guide*, Springer Science & Business Media, Dordrecht, pp. 291-295.

Corrêa, M. P. (1984). *Dicionário de Plantas Úteis do Brasil*, Ministério da Agricultura. Brasil: Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal.

Cowan C.A., Oswood M.W., Buttimore C.A. & Flanagan P.W. (1983) Processing and macroinvertebrate colonization of detritus in an Alaskan subarctic stream. *Holarctic Ecology*. 6, 340-348.

Cunha-Santino, M. B., & Bianchini Jr, I. (2006). The aerobic and anaerobic decomposition of *Typha domingensis* Pers. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 18(3): 321-334.

Cunha-Santino, M. B., Sciesere, L., Júnior, I. B. (2008). As atividades das enzimas na decomposição da matéria orgânica particulada em ambientes aquáticos continentais. *Oecologia Brasiliensis*, 12(1): 30-41.

Dalcol, I. I., Pereira, A. O., Santos, E. W., Ferraz, A., Santos, M. Z., Mostardeiro, M. A., & Morel, A. F. (2018). Antimicrobial Evaluation of Erythrinan Alkaloids from *Erythrina cristagalli* L. *Medicinal Chemistry*, 14(8): 784-790.

Dahroug, Z., Santana, N. F., Pagioro, T. A. (2016). *Eichhornia azurea* decomposition and the bacterial dynamic: an experimental research. *Brazilian Journal of Microbiology*, 47(2): 279-286.

Downing, J. A., Prairie, Y. T., Cole, J. J., et al (2006). The global abundance and size distribution of lakes, ponds, and impoundments. *Limnology and Oceanography*, 51(5): 2388-2397.

Elosegi, A., & Pozo, J. (2005). Litter input. In: Graça MA, Bärlocher F, Gessner MO (Ed) *Methods to study litter decomposition: a practical guide*, Springer Science & Business Media, Dordrecht, pp. 3-11.

Esteves, F. D. A. (2011). Gênese dos ecossistemas lacustres. In: Esteves, F.D.A (Ed) *Fundamentos de Limnologia*. Rio de Janeiro: *Interciência*, 3° Ed. pp83-112.

- Esteves, F. D. A., & Caliman, A. (2011). Águas continentais: características do meio, compartimentos e suas comunidades. In: Esteves, F.D.A (Ed) Fundamentos de Limnologia. Rio de Janeiro: *Interciência*, 3° Ed. pp.113-118.
- Farjalla, V. F., Amado, A. M., Suhett, A. L., & Meirelles-Pereira, F. (2009). DOC removal paradigms in highly humic aquatic ecosystems. *Environmental Science and Pollution Research*, 16(5), 531-538.
- Friberg, N., Jacobsen, D. (1999). Variation in growth of the detritivore-shredder *Sericostoma personatum* (Trichoptera). *Freshwater Biology*, 42(4): 625-635.
- Gessner, M. O., Chauvet, E., & Dobson, M. (1999). A perspective on leaf litter breakdown in streams. *Oikos*, 85:377-384.
- Gessner, M. O., Swan, C. M., Dang, C. K., McKie, B. G., Bardgett, R. D., Wall, D. H., & Hättenschwiler, S. (2010). Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(6): 372-380.
- Gimenes, K. Z., da Cunha-Santino, M. B., & Bianchini Jr, I. (2010). Decomposição de matéria orgânica alóctone e autóctone em ecossistemas aquáticos. *Oecologia Australis*, 14(4): 1036-1073.
- Gonçalves Júnior, J. F., Martins, R. T., Ottoni, B. M. P., & Couceiro, S. R. M. (2014). Uma visão sobre a decomposição foliar em sistemas aquáticos brasileiros. In: Hamanda N, Nessimian JL, Querino RB (Ed) Insetos Aquáticos: Biologia, Ecologia e Taxonomia, Manaus, Brasil, pp 89-116.
- Gonçalves, J. F., França, J. S., Medeiros, A. O., Rosa, C. A., & Callisto, M. (2006). Leaf breakdown in a tropical stream. *International Review of Hydrobiology*, 91(2): 164-177.
- Graça, M. A. (2001). The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams—a review. *International Review of Hydrobiology*, 86(4-5): 383-393.
- Graça, M. A., Bärlocher, F., & Gessner, M. O. (Eds.). (2005). Methods to study litter decomposition: a practical guide. *Springer Science & Business Media*. 313p.
- Graça, M. A., Hyde, K., & Chauvet, E. (2016). Aquatic hyphomycetes and litter decomposition in tropical–subtropical low order streams. *Fungal Ecology*, 19: 182-189.
- Grattan, R. M., Suberkropp, K. (2001). Effects of nutrient enrichment on yellow poplar leaf decomposition and fungal activity in streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 20(1): 33-43.
- Hall Jr, R. O., & Meyer, J. L. (1998). The trophic significance of bacteria in a detritus-based stream food web. *Ecology*, 79(6): 1995-2012.
- Hepp, L. U., Urbim, F.M., Tonello, G., Loureiro, R., Sausen, T. L., Fornel, R. and Restello, R. M. (2016) Influence of land-use on structural and functional

macroinvertebrate composition communities associated on detritus in Subtropical Atlantic Forest streams. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 2016, 28, 1-10.

Hieber, M., & Gessner, M. O. (2002). Contribution of stream detritivores, fungi, and bacteria to leaf breakdown based on biomass estimates. *Ecology*, 83(4): 1026-1038.

Junk, W. J. (1980). Áreas inundáveis - Um desafio para limnologia. *Acta Amazonica*, 10(4): 775-795.

Irons III, J. G., Oswood, M. W., Stout, R. J., & Pringle, C. M. (1994). Latitudinal patterns in leaf litter breakdown: is temperature really important?. *Freshwater biology*, 32(2), 401-411.

Kominkova, D., Kuehn, K. A., Büsing, N., Steiner, D., & Gessner, M. O. (2000). Microbial biomass, growth, and respiration associated with submerged litter of *Phragmites australis* decomposing in a littoral reed stand of a large lake. *Aquatic Microbial Ecology*, 22(3): 271-282.

Krevš A, Kučinskiene A (2017) Influence of invasive *Acer negundo* leaf litter on benthic microbial abundance and activity in the littoral zone of a temperate river in Lithuania. *Knowl Manag Aquat Ecosyst* 418: 26. <http://dx.doi.org/10.1051/kmae/2017015>

Larré, C. F., Fernando, J. A., Marini, P., Bacarin, M. A., Peters, J. A. (2013). Growth and chlorophyll a fluorescence in *Erythrina crista-galli* L. plants under flooding conditions. *Acta Physiologia e Plantarum*, 35(5): 1463-1471.

Lim, P. O., Kim, H. J., & Gil Nam, H. (2007). Leaf senescence. *Annual Review of Plant Biology*. 58: 115-136.

Lima, W. P., & Zakia, M. J. B. (2000). Hidrologia de matas ciliares. *Matas Ciliares: conservação e recuperação*. Edusp, Sao Paulo, 33-44.

Liu, J., Dazzo, F.B., Glagoleva, O., Yu, B. Jain, A.K. (2001) CMEIAS: A computer-aided system for the image analysis of bacterial morphotypes in microbial communities. *Microbial Ecology*, 41(3): 173-194.

Lorenzi, H. (2008). Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. 5.ed. *Instituto Plantarum de Estudos da Flora*, v. 1. 384 p.

Maltchik, L. (2003). *Biodiversidade e conservação de áreas úmidas da bacia do Rio dos Sinos*. Editora Unisinos. 80p.

Meyer, J. L. (1994). The microbial loop in flowing waters. *Microbial Ecology*, 28(2): 195-199.

Monteiro, J. M., de Albuquerque, U. P., de L Araujo, E., Amorim, E. L. C. (2005). Taninos: uma abordagem da química à ecologia. *Química Nova*, 28(5): 892.

- Moreira, C. G. & Schoenlein-Crusius, I. H. (2010). Fungos em ambientes aquáticos continentais. Disponível: <http://www.biodiversidade.pgibt.ibot.sp.gov.br/Web/pdf/Fungos_em_ambientes_aqu%C3%A1ticos_Carolina_Gasch_Moreira.pdf>. Acesso em 11 de junho de 2018.
- Moretti, M. S., Gonçalves, J. F., Ligeiro, R., Callisto, M. (2007). Invertebrates colonization on native tree leaves in a neotropical stream (Brazil). *International Review of Hydrobiology*, 92(2): 199-210.
- Mulholland, P. J., Palumbo, A. V., Elwood, J. W., Rosemond, A. D. (1987). Effects of acidification on leaf decomposition in streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 6(3): 147-158.
- Park, S., & Cho, K. H. (2003). Nutrient leaching from leaf litter of emergent macrophyte (*Zizania latifolia*) and the effects of water temperature on the leaching process. *Korean Journal of Biological Sciences*, 7(4): 289-294.
- Pieczynska, E. (1986). Sources and fate of detritus in the shore zone of lakes. *Aquatic Botany*, 25: 153-166.
- Piedade, M. T. F., Junk, W. J., Sousa Jr, P. T., et al., (2012). As áreas úmidas no âmbito do Código Florestal brasileiro. *Código Florestal e a Ciência: O que nossos legisladores ainda precisam saber*. 9-17.
- Polunin, N. V. (1984). The decomposition of emergent macrophytes in fresh water. *In Advances in ecological research*, 14: 115-166.
- Ramseyer, Ú., & Marchese, M. (2009). Leaf litter of *Erythrina crista-galli* L. (ceibo): trophic and substratum resources for benthic invertebrates in a secondary channel of the Middle Paraná River. *Limnetica*, 28(1): 1-10.
- Rio Grande Do Sul. Lei Estadual nº 9.519, de 21 de janeiro de 1992. Institui o Código Florestal do Estado de Rio Grande do Sul e dá providências.
- Romaní, A. M., Fischer, H., Mille-Lindblom, C., & Tranvik, L. J. (2006). Interactions of bacteria and fungi on decomposing litter: differential extracellular enzyme activities. *Ecology*, 87(10): 2559-2569.
- Schlickeisen, E., Tietjen, T. E., Arsuffi, T. L., Groeger, A. W. (2003). Detritus processing and microbial dynamics of an aquatic macrophyte and terrestrial leaf in a thermally constant, spring-fed stream. *Microbial Ecology*, 45(4): 411-418.
- Schoenlein-Crusius, I. H., Grandi, R. A. P. (2003). The diversity of aquatic hyphomycetes in South America. *Brazilian Journal of Microbiology*, 34(3): 183-193.
- Schumacher, M. V., Trüby, P., Marafija, J. M., Viera, M., Szymczak, D. A. (2011). Espécies predominantes na deposição de serapilheira em fragmento de Floresta Estacional Decidual no Rio Grande do Sul. *Ciência Florestal*, 21(3): 479-486.

Siefert, J., & Mutz, M. (2001). Processing of leaf litter in acid waters of the post-mining landscape in Lusatia, Germany. *Ecological Engineering*, 17(2-3): 297-306.

Sigee, D. (2005). *Freshwater microbiology: biodiversity and dynamic interactions of microorganisms in the aquatic environment*. John Wiley & Sons. 537p.

Silva DJ, Valduga AT, Molozzi J, Fornel R, Restello RM, Hepp LU (2018). Leaching of carbon from native and non-native leaf litter of subtropical riparian forests. *Journal of Limnology*, 77(2). <http://dx.doi.org/10.4081/jlimnol.2018.1662>

Siuda, W., & Chróst, R. J. (2002). Decomposition and utilization of particulate organic matter by bacteria in lakes of different trophic status. *Polish Journal of Environmental Studies*, 11(1): 53-66.

Song N, Yan ZS, Cai HY, Jiang HL (2013) Effect of temperature on submerged macrophyte litter decomposition within sediments from a large shallow and subtropical freshwater lake. *Hydrobiologia* 714(1), 131-144. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-013-1529-2>

Stenert, C., Bacca, R. C., Moraes, A. B., de Ávila, A. C., Maltchik, L. (2012). Negative effects of exotic pine invasion on macroinvertebrate communities in southern Brazil coastal ponds. *Marine and Freshwater Research*, 63(4): 283-292.

Suberkropp, K. (1995). The influence of nutrients on fungal growth, productivity, and sporulation during leaf breakdown in streams. *Canadian Journal of Botany*, 73(1): 1361-1369.

Suberkropp, K., & Klug, M. J. (1976). Fungi and bacteria associated with leaves during processing in a woodland stream. *Ecology*, 57(4): 707-719.

Suberkropp K., Codshalk G.L. & Klug M,J. (1976) Changes in the chemical composition of leaves during processing in a woodland stream. *Ecology*, 57, 720-727.

Tant, C. J., Rosemond, A. D., Mehring, A. S., Kuehn, K. A., Davis, J. M. (2015). The role of aquatic fungi in transformations of organic matter mediated by nutrients. *Freshwater Biology*, 60(7): 1354-1363.

Telöken F, Albertoni EF, Hepp LU, Palma-Silva C (2014) Aquatic invertebrates associated with *Salix humboldtiana* litter in a subtropical stream. *Ecología Austral* 24(02), 220-228.

Thomaz, S. M., & Cunha, E. R. D. (2010). The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 22(2): 218-236.

Trindade, C. R. T., Pereira, S. A., Albertoni, E. F., Silva, C. P. (2010). Caracterização e importância das macrófitas aquáticas com ênfase nos ambientes límnicos do Campus Carreiros-FURG, Rio Grande, RS. *Cadernos de Ecologia Aquática* 5 (2):1-22

- Tundisi, T. M., & Tundisi, J. G. (2008). *Limnologia*: Editora Oficina de Textos: São Paulo–SP, 631p.
- Vieira, E. F., & Rangel, S. R. S. (1988). Planície costeira do Rio Grande do Sul: geografia física, vegetação e dinâmica sócio-demográfica. Sagra. 256p.
- Ward J.V. & Stanford J.A. (1982) Thermal responses in the evolutionary ecology of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*, 27, 97-117.
- Webster, J. R., & Benfield, E. F. (1986). Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17(1): 567-594.
- Weissteiner, C. J., Bouraoui, F., Aloe, A. (2013). Reduction of nitrogen and phosphorus loads to European rivers by riparian buffer zones. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, (408), 08.
- Wetzel, R. G. (1992). Gradient-dominated ecosystems: sources and regulatory functions of dissolved organic matter in freshwater ecosystems. *Hydrobiologia*, 229: 181-198.
- Wetzel, R. G. (1995). Death, detritus, and energy flow in aquatic ecosystems. *Freshwater Biology*, 33(1): 83-89.
- Wong, M. K., Goh, T. K., Hodgkiss, I. J., Hyde, K. D., Ranghoo, V. M., Tsui, C. K., Ho, W-H., Wong, W.S.W., Yuen, T. K. (1998). Role of fungi in freshwater ecosystems. *Biodiversity & Conservation*, 7(9): 1187-1206.
- Young, K. D. (2006). The selective value of bacterial shape. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 70(3): 660-703.
- Zhang, L., Zhang, S., Lv, X., Qiu, Z., Zhang, Z., Yan, L. (2018). Dissolved organic matter release in overlying water and bacterial community shifts in biofilm during the decomposition of *Myriophyllum verticillatum*. *Science of The Total Environment*, 633: 929-937.

CAPÍTULO 1

Decomposição de detritos orgânicos em ambientes aquáticos continentais em clima subtropical da América do Sul: uma revisão cienciométrica

Pâmela Rodrigues Gayer; Andréa L. de Mattos de Moraes; Pablo Santos Guimarães;
Fabiana Gonçalves Barbosa; Edélti Faria Albertoni; Luiz Ubiratan Hepp

Manuscrito a ser submetido à revista “Acta Limnologica Brasiliensia”

Decomposição de detritos orgânicos em ambientes aquáticos continentais em clima subtropical da América do Sul: uma revisão cienciométrica

Pâmela Rodrigues Gayer^{1*}; Andréa L. de Mattos de Moraes¹; Pablo Santos Guimarães²; Fabiana Gonçalves Barbosa¹; Edélti Faria Albertoni¹; Luiz Ubiratan Hepp^{1,3}

1 Programa de Pós-graduação em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais, Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande, RS, Brazil

2 Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande, RS, Brazil

3 Programa de Pós-graduação em Ecologia, Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões, Erechim, RS, Brazil

*e-mail: pamrgayer@hotmail.com

Resumo: Objetivo: Avaliar a situação geral dos estudos sobre a decomposição da matéria orgânica vegetal em ambientes aquáticos continentais da região subtropical da América do Sul. **Métodos:** Utilizamos bancos de dados e compilamos publicações até o ano de 2018, com combinação de palavras referentes à decomposição, aos detritos, ambientes aquáticos e países da América do Sul com clima subtropical. As características das publicações foram analisadas ao longo do tempo. **Resultados:** Um total de 1.040 publicações foram encontradas, dessas apenas 106 tratavam especificamente do objetivo deste estudo. A partir disso, pode-se observar que a produção científica sobre a decomposição aquática em clima subtropical teve início na década de 1990. Em clima subtropical na América do Sul esta abordagem de pesquisa é incipiente, particularmente com deficiência de dados ainda maior em relação aos ecossistemas lênticos. **Conclusão:** Os estudos sobre a decomposição de detritos orgânicos em ecossistemas aquáticos na região subtropical da América do Sul são emergentes, no entanto, as lacunas devem ser preenchidas a fim de ampliar seu estado de conhecimento.

Palavras-chave: degradação foliar; detritos orgânicos; processos ecológicos; produção científica; metabolismo aquático.

1. Introdução

A decomposição da matéria orgânica é um processo fundamental para a ciclagem de nutrientes e fluxo de energia nos ecossistemas (Hoorens et al., 2003; Gessner et al., 2010). Basicamente, no processo de decomposição ocorre a conversão de compostos orgânicos em inorgânicos (Moorhead et al., 1996). Essa transformação da matéria orgânica é influenciada por fatores físicos, químicos e biológicos, constituindo-se em um processo chave para o metabolismo dos ecossistemas (Farjalla et al., 1999; Gimenes et al., 2010). Nos ecossistemas aquáticos, a decomposição dos detritos orgânicos é mediada por processos que ocorrem simultaneamente como a lixiviação, o condicionamento microbiano e a fragmentação (Gessner et al., 1999). A lixiviação ocorre logo quando detrito entra em contato com água, e representa a liberação de compostos hidrossolúveis como carboidratos, fenóis, e aminoácidos (Bärlocher, 2005). O condicionamento microbiano consiste na colonização dos detritos por microrganismos, principalmente fungos e bactérias, que são responsáveis pela mineralização da matéria orgânica (Gonçalves et al., 2006b). Essa colonização acelera diretamente a decomposição a partir da maceração e metabolismo, e indiretamente, a partir do aumento da palatabilidade e valor nutricional dos detritos para os invertebrados. A fragmentação ocorre tanto pela abrasão física da água, quanto pela ação de organismos fragmentadores (Gessner et al., 1999).

Nos ecossistemas aquáticos os detritos orgânicos podem ter origem alóctone ou autóctone (Webster & Benfield, 1986). As fontes autóctones são basicamente as algas e outros organismos fotossintetizantes (Neres-Lima et al., 2016). Porém, esta fonte de material orgânico é mais comum em ambientes onde há facilidade na incidência de luz (Neres-Lima et al., 2017). Embora as algas sejam comuns em ambientes lênticos, as macrófitas aquáticas são as principais fontes autóctones nesses ecossistemas aquáticos (Cunha-Santinho et al., 2008). Em ambientes lóticos de menor ordem (i.e. porções mais altas da bacia hidrográfica), a vegetação ripária é a principal responsável pela matéria orgânica alóctone (Vannote et al., 1980), composta principalmente de folhas das árvores (cerca de 70%; Gonçalves et al., 2006a; Gonçalves & Callisto, 2013). Dessa forma, o material alóctone é a principal fonte de energia em riachos com densa vegetação ripária (Trevisan & Hepp, 2007; Tonin et al., 2018), podendo ser importante ainda em pequenos lagos, devido sua constante interação com o ambiente terrestre (Webster & Benfield, 1986; Pieczyńska, 1986). Ainda, em rios de ordens maiores, as macrófitas

aquáticas podem apresentar elevada produtividade caracterizando-se por ser uma fonte autóctone de energia a esses ambientes (Gimenes et al., 2010).

Nos últimos anos, diversos estudos têm avaliado o aporte de matéria orgânica, padrões de retenção, acúmulo e decomposição de detritos nos ambientes aquáticos continentais. No entanto, esses estudos se concentram em regiões de clima temperado e tropical. Na região tropical, embora ainda existam lacunas no conhecimento sobre a decomposição da matéria orgânica em ambientes aquáticos, esse cenário tem melhorado especificamente para América do Sul (Gonçalves et al., 2014). Mas, apesar desse conhecimento crescente acerca desse processo ecossistêmico, pouco se sabe sobre a decomposição em ambientes aquáticos continentais da porção subtropical da América do Sul.

Neste estudo, utilizamos uma abordagem cienciométrica para avaliar a situação geral dos estudos sobre a decomposição da matéria orgânica em ambientes aquáticos continentais na região subtropical da América do Sul. Assim, buscamos avaliar os padrões temporais da produção científica, a contribuição relativa dos países da América do Sul, a existência de cooperações científicas nacionais e internacionais, além de identificar quais são os focos principais dos estudos sobre decomposição de matéria orgânica na região em estudo.

2. Material e Métodos

2.1 Seleção das publicações

Realizamos a pesquisa através das bases de dados Web of Science (base de dados da Clarivate Analytics) e Scopus (base de dados da Elsevier) em junho de 2019. Pesquisamos as publicações que continham, no título, resumo ou palavras-chave, a seguinte combinação dos termos: (decomposition or degradation or decomposing) and (leaf* or macrophyte* or “aquatic plant*” or litter or “leaf breakdown” or “allochthonous material” or “autochthonous material” or “riparian vegetation”) and (river* or lake* or stream* or lentic* or lotic* or wetland* or reservoir* or pond* or floodplain or lagoon* or mangrove or estuary or estuarine or freshwater) and (subtropical or Brazil* or Paraguay* or Uruguay* or Argentina* or Chile* or Venezuela or Colombia or Ecuador or Peru or Bolivia). Além disso, utilizamos o rótulo do campo CU na Web of Science e AFFILCOUNTRY na Scopus para definir a afiliação dos autores e indicar os países (Brazil or Paraguay or Uruguay or Argentina or Chile or Venezuela or Colombia or

Ecuador or Peru or Bolivia) da América do Sul, e foram consideradas publicações realizadas até o ano de 2018.

Revisamos os títulos, resumos e área de estudo para verificar se as publicações correspondiam ao tema em análise. Artigos de revisão não foram considerados nesta análise. Para definirmos a área de estudo das publicações e considerarmos apenas países com clima subtropical, utilizamos o grupo C da classificação climática de Köppen-Trewartha (Belda et al., 2014; Figura 1). Adicionalmente, coletamos as coordenadas geográficas das áreas de estudo das publicações e realizamos uma sobreposição ao mapa da classificação climática através do software ArcGIS®. A partir dessa sobreposição, selecionamos as publicações que foram utilizadas neste estudo cientiométrico.

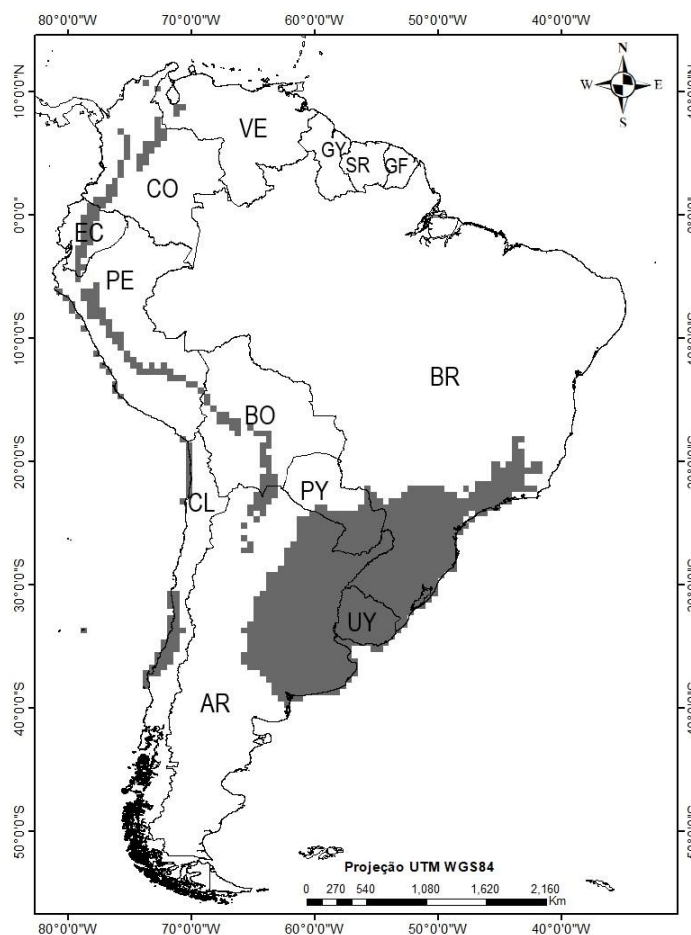


Figura 1: Mapa da região com clima subtropical na América do Sul, baseado na classificação climática de Köppen-Trewartha.

Em cada uma das publicações selecionadas extraímos informações gerais e específicas, como (i) ano de publicação, (ii) revista científica onde o estudo foi

publicado, (iii) nacionalidade dos autores, (iv) país onde foi realizado o estudo, (v) tipo de ambiente (i.e. rio, lago) , (vi) detrito utilizado (e.g. autóctone ou alóctone) e (vii) foco do estudo (e.g. microrganismos, invertebrados, perda de massa). Para estudar as tendências temporais da publicação durante o período de interesse, plotamos o número de artigos publicados ao longo dos anos e examinamos a tendência por meio de um modelo de regressão linear. O Fator de Impacto das revistas científicas foi obtido no *Journal Citation Reports* (JCR), referente ao ano de 2018. Para as revistas indexadas apenas na base de dados Scopus, utilizamos *Scimago Journal & Country Rank* (SJR). O tipo de colaboração científica entre países foi determinado com base no país do autor correspondente de cada publicação. O termo *Single Country Publications* = SCP, foi atribuído a publicações com autor correspondente e coautores pertencentes ao mesmo país e *Multiple Country Publications* = MCP, foi atribuído a publicações com o autor correspondente e coautores pertencentes a distintos países. Os dados foram analisados com o auxílio do ambiente R (R Core Team, 2019) com o pacote „bibliometrix“ (Aria & Cuccurullo, 2017).

3. Resultados

Foi encontrado um total de 1040 publicações. Após a primeira triagem (seleção por países com clima subtropical) restaram 129 publicações (12,4%), e por fim, após a sobreposição cartográfica nas regiões com classificação de clima subtropical, restaram 106 publicações para análise cienciométrica (10,1% do total). Observamos um crescimento exponencial no número de publicações nos últimos 28 anos, principalmente a partir de 2006 (Figura 2).

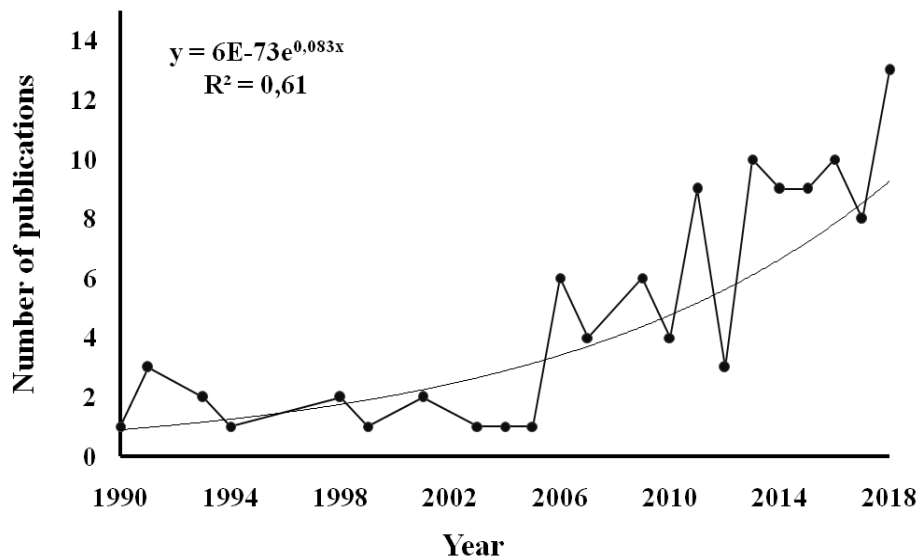


Figura 2: Número de publicações sobre decomposição em ambientes aquáticos continentais em clima subtropical da América do Sul (1990-2018).

Os estudos foram publicados em um total de 61 revistas científicas, resultando em uma relação revista/número de artigos de 0,57. A revista científica *Brazilian Journal of Biology* (inicialmente Revista Brasileira de Biologia) foi o meio científico com maior número de publicações (9,4%; Tabela 1). Dentre as revistas científicas que realizaram publicações na região de estudo, apenas 29% são dos seus países de origem.

Tabela 1: Revistas que mais publicaram (>1) sobre decomposição em ambientes aquáticos continentais em clima subtropical da América do Sul durante o período de 1990 a 2018, utilizando os bancos de dados Scopus e Web of Science. (JIF) *Journal impact factor*.

Revistas	JIF	Número de publicações	País
Brazilian Journal of Biology	0.98	10	Brasil
Limnologica	2.05	5	Holanda
Hidrobiológica	0.23	4	México
Marine and Freshwater Research	1.85	4	Austrália
Acta Limnologica Brasiliensia	0.35*	4	Brasil
Hydrobiologia	2.32	4	Holanda
International Review of Hydrobiology	2.53	4	Reino Unido
Aquatic Botany	2.14	3	Holanda

Ecologia Austral	0.20*	3	Argentina
Journal of Limnology	1.60	3	Itália
Wetlands	1.85	3	Holanda
Annales de Limnologie – Int. Journal of Limnology	0.82	2	França
Brazilian Journal of Microbiology	2.85	2	Brasil
Ecological Indicators	4.49	2	Holanda
Freshwater Biology	3.40	2	Reino Unido
Fundamental and Applied Limnology	0.98	2	Alemanha
Interciencia	0.26	2	Venezuela
Journal of Insect Science	1.44	2	EUA
Limnetica	0.57	2	Espanha
River Research and Applications	1.95	2	EUA
Other journals (apenas uma publicação)		41	

*Scimago Journal & Country Rank

Dentre os 10 países da América do Sul que apresentam regiões com clima subtropical, observamos trabalhos realizados no Brasil (72,6% das publicações), Argentina (21,5%), Equador (3,7%), Uruguai (3,7%), Chile (1,9%) e Colômbia (1,9%). Considerando cooperações científicas (autores e coautores de diferentes países) o número de publicações que observamos foi de apenas 16%, sendo que desse percentual, 47% envolvem autores brasileiros (Tabela 2).

Tabela 2: Países que publicaram sobre a decomposição em ambientes aquáticos continentais em clima subtropical da América do Sul durante o período de 1990 a 2018. (TP) Total de publicações; (SCP= *Single Country Publications*) Publicações com autores de um único país; (MCP= *Multiple Country Publications*) Publicações com autores de vários países.

País	TP	SCP	MCP
Brasil	74	66	8
Argentina	22	20	2
Equador	2	1	1
Portugal	2	0	2

Uruguai	2	1	1
EUA	1	0	1
Canadá	1	0	1
Colômbia	1	1	0
Espanha	1	0	1
Total	106	89	17

Os estudos foram realizados, principalmente, com sistemas lóticos (50,9% das publicações) (Tabela 3). No entanto, observamos estudos realizados em sistemas lênticos (29,2%), experimentos em laboratório (16,9%) e experimentos em fitotelmatas (2,8%). No sistema lótico, os riachos foram os ecossistemas mais estudados (77,7%). Dentre os ecossistemas lênticos, as áreas úmidas, lagos e reservatórios foram responsáveis por 93,5% do total de publicações nesse sistema. A origem da matéria orgânica utilizada foi alóctone para os estudos em ambientes lóticos e autóctone para os ambientes lênticos. Folhas de macrófitas aquáticas foram à fonte de matéria orgânica para os estudos em laboratório e ambientes lênticos. Nos estudos em fitotelmatas foram utilizados detritos foliares de espécies arbóreas.

Tabela 3: Sistemas e ecossistemas onde foram realizados os estudos de decomposição em clima subtropical na América do Sul.

Sistema	Ecossistema	Número de publicações
Lótico	Riacho	42
	Rio	9
	Estuário	3
Lêntico	Área úmida	10
	Lago	10
	Reservatório	9
	Lagoa	1
	Mangue	1
Laboratório	Mesocosmo	18
Fitotelmata	Bromélia	3
Total		106

Observamos que a maioria das publicações analisadas (68,8%) avaliou a participação do componente biológico no processo (i.e. microrganismos e/ou invertebrados). Desses, 45,2% das publicações consideraram apenas invertebrados, 9,4% avaliaram apenas a participação de microrganismos no processo e outros 14,1% avaliaram a participação de ambos os componentes. Dentre as publicações que avaliaram a participação dos invertebrados, 81% consideram todos os grupos e 19% avaliaram apenas um grupo específico no processo de decomposição (e.g. Chironomidae, Aeglidae, Plecoptera, Trichoptera). Dentre as publicações que avaliaram o componente microbiano, 48% avaliaram a biomassa total microbiana, 40% avaliaram exclusivamente os fungos e 12% avaliaram exclusivamente as bactérias. As publicações que não avaliaram o componente biológico (31,1%) concentraram-se em estudar o processo de lixiviação, taxas de decaimento de massa e o efeito da composição química do detrito e/ou da água sobre o processo de decomposição.

4. Discussão

Nosso estudo demonstrou que o número de publicações sobre decomposição em ecossistemas aquáticos em clima subtropical tem aumentado exponencialmente, sobretudo nos últimos 13 anos. Desde o início do século XX, vários países da América do Sul criaram laboratórios e instituições científicas, onde quadros de cientistas locais começaram a realizar trabalhos experimentais originais, reconhecidos pela comunidade científica internacional com importantes contribuições para o conhecimento (Canizares-Esguerra & Cueto, 2002). O aumento das publicações também está associado aos maiores investimentos em educação, ciência e tecnologia na América Latina nos últimos anos. O Brasil, desde o início do século XXI, tem liderado a ascensão das publicações da América Latina (Huggett, 2012). Essa expansão está ligada a formação de redes de cooperações científicas no Brasil. A constituição de grupos de pesquisa interinstitucionais tem impulsionado fortemente a formação de novos grupos em diferentes regiões do país. O mesmo pode ser afirmado para cooperações internacionais, pois o contato entre pesquisadores tem facilitado a aproximação entre instituições de diferentes países, inclusive de diferentes continentes (Meneghini, 1996). No Brasil, a região sul, que compreende os estados do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul,

foi uma das pioneiras em ações de cooperações interinstitucionais. Em 2008, foi organizado na Universidade Federal do Rio Grande, o Iº Seminário de Estudos Limnológicos em Clima Subtropical. Este evento contou com a participação de pesquisadores e estudantes dos três estados do sul do Brasil e teve, entre outros objetivos, promover uma aproximação entre os grupos de pesquisa interessados em conhecer mais sobre a Limnologia Subtropical. O aumento exponencial de publicações nos últimos anos coincide com a realização destes encontros científicos bianuais, o qual vem fomentando a formação de inúmeros grupos de pesquisas que tem contribuído com a geração de conhecimento sobre a limnologia subtropical da América do Sul, especialmente a brasileira.

O Brasil tem sido o país com maior contribuição científica relacionada ao tema. Além da expansão na formação de grupos de pesquisa interinstitucionais, este incremento na produção científica brasileira tem relação com as políticas de incentivo estabelecidas nesta última década (Regalado, 2010). Os órgãos de fomento científico do governo (e.g. CAPES, CNPq, FAPs) investiram quantias representativas no desenvolvimento científico e tecnológico, bem como na qualificação de pessoal, nos mais diferentes níveis acadêmicos. Isso reflete no aumento da produção científica brasileira em diferentes áreas, dentre elas, na Limnologia (Melo et al., 2006; Walz, 2010). Embora nossa pesquisa tenha dado foco a publicações sul-americanas, verificamos que as publicações não se restringiram a revistas científicas oriundas de países da América do Sul. Existem artigos publicados em revistas de alto fator de impacto da América do Norte e Europa, demonstrando o interesse da comunidade científica mundial pelos conhecimentos gerados na América do Sul. De certa forma, as publicações estão relativamente bem distribuídos nas revistas científicas (relação revista/publicação $\sim 0,6$), reforçando o amplo interesse pela Limnologia Sul-Americana.

Neste estudo, dentre os países sul-americanos, apenas Brasil, Argentina, Equador e Uruguai publicaram trabalhos em colaboração com pesquisadores de outros países sobre o tema em estudo. O percentual baixo de cooperações (16%) sugere que as comunidades acadêmicas de pesquisa ainda estão pouco conectadas internacionalmente.

No entanto, essa lacuna em trabalhos desenvolvidos em colaboração internacional já é mencionada por outros autores que realizaram estudos ciencimétricos sobre a limnologia brasileira (Melo et al., 2006), macrófitas aquáticas (Padial et al., 2008) e espécies invasoras (Barbosa, 2014).

Os ecossistemas lóticos (especialmente riachos) apresentaram o maior número de publicações referente ao tema na região de interesse. Isso é justificado pela relevância do material alóctone para os riachos como fonte de energia (Vannote et al., 1980; Trevisan & Hepp, 2007; Tonin et al., 2018). Outro ponto que pode estar colaborando com o grande número de estudos em riachos é o elevado nível de alteração que estes sistemas estão sofrendo, especialmente pela degradação da vegetação ripária (Hepp et al., 2016; Biasi et al., 2020). Os ambientes lênticos são objeto de estudo de cerca de 30% do total de publicações analisadas. Esse percentual está relacionado às características hidrológicas da região subtropical na América do Sul. Embora a região possua uma extensa região costeira, que contribui para a existência de inúmeros ambientes lênticos (Becker et al., 2006), o foco de estudos nesses ambientes tem sido os processos de produção primária, comunidades fitoplanctônica e ícticas (Quiros, 1990; Pereira et al., 2012; Guimarães et al., 2013; Albertoni et al., 2014).

Dentre as publicações analisadas, foi possível observar que os estudos dos invertebrados associados ao processo foram maioria. O uso de detritos como recurso alimentar ou substrato pelos invertebrados é amplamente discutido na literatura (Graça, 2001; Telöken et al., 2014; Albertoni et al., 2018). No entanto, em geral, há um baixo percentual da comunidade de invertebrados que estão relacionados ao processo de transformação da matéria orgânica (Ligeiro et al., 2010; Telöken et al., 2011; Carvalho et al., 2015; Albertoni et al., 2018). Larvas do gênero *Phylloicus* (Calamoceratidae, Trichoptera) são os invertebrados fragmentadores que ocorrem amplamente nos ambientes aquáticos da região subtropical da América do Sul (Holzenthal et al., 2007). Embora haja uma vasta diversidade de invertebrados aquáticos, sobretudo fragmentadores, os *Phylloicus* são os fragmentadores típicos que são mais facilmente encontrados nos ambientes aquáticos da região em estudo (Tonello et al., 2016). Desta forma, é o grupo mais estudado ou citado nos trabalhos publicados. Embora, o processo de decomposição seja constituído por diferentes etapas (i.e. lixiviação, condicionamento, fragmentação) (Gessner et al., 1999), são raros os estudos que consideram todas essas etapas em suas abordagens. O estudo sobre o processo de decomposição mediado por microrganismos é incipiente na região desta análise. Cerca de 9% dos trabalhos consideram este grupo biológico em seus experimentos e cerca de 14% consideram microrganismos e invertebrados nos trabalhos. O baixo número de pesquisadores especializados na identificação dos fungos, bem como a complexidade

analítica para estudos bacterianos, pode ser um fator que contribui para este baixo percentual de trabalhos.

Neste estudo cienciométrico, observamos o interesse crescente da comunidade científica pelo conhecimento gerado a partir de estudos sobre a limnologia subtropical da América do Sul. Porém, ficou nítida a incipiência de informações sobre o processo de decomposição em ambientes aquáticos subtropicais. O número de trabalhos publicados tem relações diretas com a amplitude da região subtropical, grupos de pesquisa e cooperações científicas. Além disso, nossa análise evidenciou algumas lacunas importantes para futuros estudos, como por exemplo: ampliação de cooperações internacionais, aprofundamento dos estudos com os componentes biológicos (em especial os microrganismos) e estudos em ecossistemas lênticos.

Mais especificamente, se houver ampliação nas cooperações científicas, o crescimento no número de publicações será consolidado. No que diz respeito aos estudos com os diferentes componentes biológicos, o desconhecimento sobre a diversidade de invertebrados detritívoros na região é elevado. Ainda, neste sentido, estudos que foquem a análise alimentar destes detritívoros (e.g. análise de conteúdo estomacal, análises isotópicas) poderá contribuir para uma definição mais clara sobre o papel desses organismos. Em termos de microrganismos, os trabalhos com fungos aquáticos são incipientes, devido à recente formação de grupos de pesquisa interessados neste grupo. Em relação ao componente bacteriano envolvido no processo de decomposição, o desconhecimento é total. Seriam muito importantes estudos que avaliassem o real papel de cada componente biológico no processamento de matéria orgânica em ambientes aquáticos subtropicais.

Agradecimentos

Agradecemos a Dra. Aline Barbosa da Silva pelo auxílio na sobreposição das coordenadas dos estudos ao mapa da classificação climática. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001. LUH recebe apoio financeiro do CNPq (proc#421632/2016-0) e bolsa produtividade (proc#305203/2017-7).

Referências

ALBERTONI, E. F., PALMA-SILVA, C., TRINDADE, C. R. T. and FURLANETTO, L. M. Field evidence of the influence of aquatic macrophytes on water quality in a

shallow eutrophic lake over a 13-year period. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 2014, 26(2), 176-185.

ALBERTONI, E. F., HEPP, L. U., CARVALHO, C. and PALMA-SILVA, C. Invertebrate composition in submerged macrophyte debris: habitat and degradation time effects. *Ecologia Austral*, 2018, 28, 93-103.

ARIA, M. and CUCCURULLO, C. Bibliometrix: An R-tool for comprehensive science mapping analysis. *Journal of Informetrics*, 2017, 11 (4), 959-975.

BARBOSA, F. G. The scientific literature on *Limnoperna fortunei* (Dunker 1857) from 1982 to 2012. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 2014, 86(3), 1373-1384.

BÄRLOCHER, F., GRAÇA, M.A.S. and GESSNER, M. O. Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide. Dordrecht, The Netherlands. Springer, 2005,329.

BECKER, F. G., RAMOS, R. A., and DE AZEVEDO MOURA, L. Biodiversidade: regiões da Lagoa do Casamento e dos Butiazais de Tapes, planície costeira do Rio Grande do Sul. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2007, 19.

BELDA, M., HOLTANOVÁ, E., HALENKA, T., and KALVOVÁ, J. Climate classification revisited: from Köppento Trewartha. *Climate Research*, 2014, 59(1), 1-13.

BIASI, C., FONTANA, L.E., RESTELLO, R. M. and HEPP, L. U. Effect of invasive *Hovenia dulcis* on microbial decomposition and diversity of hyphomycetes in Atlantic forest streams. *Fungal Ecology*, 2020, 44, 100890.

CANIZARES-ESGUERRA, J. and CUETO, M. Latin American science: The long view. *NACLA Report on the Americas*, 2002, 35(5), 18-22.

CARVALHO, C., HEPP, L. U., PALMA-SILVA, C. and ALBERTONI, E. F. Decomposition of macrophytes in a shallow subtropical lake. *Limnologica*, 2015, 53, 1-9.

CUNHA-SANTINO, M. B., SCIESSERE, L., and JÚNIOR, I. B. As atividades das enzimas na decomposição da matéria orgânica particulada em ambientes aquáticos continentais. *Oecologia Brasiliensis*, 2008, 12(1), 4.

FARJALLA, V. F., MARINHO, C. C. and ESTEVES, F.A. Uptake of oxygen in the initial stages of decomposition of aquatic macrophytes and detritus from terrestrial vegetation in a tropical coastal lagoon. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 1999, 11, 185-193.

GESSNER, M. O., CHAUVET, E. and DOBSON, M. A perspective on leaf litter breakdown in streams. *Oikos*, 1999, 377-384.

GESSNER, M. O., SWAN, C. M., DANG, C. K., MCKIE, B. G., BARDGETT, R. D., WALL, D. H. and HATTENSCHWILER, S. Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology and Evolution*, 2010, 25 (6), 372-380.

GIMENES, K. Z., DA CUNHA-SANTINO, M. B., and BIANCHINI JR, I. Decomposição de matéria orgânica alóctone e autóctone em ecossistemas aquáticos. *Oecologia Australis*, 2010, 14(4), 1036-1073.

GONÇALVES JÚNIOR, J. F., FRANÇA, J. S. and CALLISTO, M. Dynamics of allochthonous organic matter in a tropical Brazilian headstream. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 2006a, 49(6), 967-973.

GONÇALVES JÚNIOR, J. F., FRANÇA, J. S., MEDEIROS, A. O., ROSA, C. A. and CALLISTO, M. Leaf breakdown in a tropical stream. *International Review of Hydrobiology*, 2006b, 91(2), 164-177.

GONÇALVES JÚNIOR, J. F., MARTINS, R. T., OTTONI, B. M. P. and COUCEIRO, S. R. M. Uma visão sobre a decomposição foliar em sistemas aquáticos brasileiros. *Insetos Aquáticos: Biologia, Ecologia e Taxonomia*, Manaus, INPA, 2013, 1-41.

GUIMARÃES, P. S., ZIGIOTTO, L., GARCIA, M., DELLAMANO-OLIVEIRA, M. J., VIEIRA, A. A., and GIROLDO, D. Phytoplankton relationship with

bacterioplankton, dissolved carbohydrates and water characteristics in a subtropical coastal lagoon. *Journal of Limnology*, 2013, 72(3), 543-554.

GRAÇA, M. A. S. The role of invertebrates on leaf decomposition in streams: a review. *International Review of Hydrobiology*, 2001, 86, 383-393.

HEPP, L. U., URBIM, F.M., Tonello, G., LOUREIRO, R., SAUSEN, T. L., FORNEL, R. and RESTELLO, R. M. Influence of land-use on structural and functional macroinvertebrate composition communities associated on detritus in Subtropical Atlantic Forest streams. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 2016, 28, 1-10.

HOORENS, B., AERTS, R. and STROETENGA, M. Does initial litter chemistry explain litter mixture effects on decomposition? *Oecologia*, 2003, 137 (4), 578-586.

HOLZENTHAL, R. W., BLAHNIK, R. J., PRATHER, A. L. and KJER, K. M. Order Trichoptera Kirby, 1813 (Insecta), Caddisflies. *Zootaxa*, 2007, 1668, 639-698.

HUGGETT, S. The rise of Latin American science. *Research Trends*, 2012, 31, 15-18.

LIGEIRO, R., MORETTI, M. S., GONÇALVES, J. F. and CALLISTO, M. What is more important/ for invertebrate colonization in a stream with lowquality litter inputs: exposure time or leaf species? *Hydrobiologia*, 2010, 654, 125-136.

MELO, A. S., BINI, L. M. and CARVALHO, P. Brazilian articles in international journals on Limnology. *Scientometrics*, 2006, 67(2), 187-199.

MENEGHINI, R. The key role of collaborative work in the growth of Brazilian science in the last ten years. *Scientometrics*, 1996, 35 (3), 367-373.

MOORHEAD, D. L., SINSABAUGH, R. L., LINKINS, A. E. and REYNOLDS, J. F. Decomposition processes: modelling approaches and applications. *Science of the Total Environment*, 1996, 183(1-2), 137-149.

NERES-LIMA, V., BRITO, E. F., KRSULOVIC, F. A., DETWEILER, A. M., HERSHEY, A. E. and MOULTON, T. P. High importance of autochthonous basal food source for the food web of a Brazilian tropical stream regardless of shading. *International Review of Hydrobiology*, 2016, 101(3-4), 132-142.

NERES-LIMA, V., MACHADO-SILVA, F., BAPTISTA, D. F., OLIVEIRA, R. B., ANDRADE, P. M., OLIVEIRA, A. F., SASADA-SATO, C. Y., SILVA-JÚNIOR, E. F., FEIJÓ-LIMA, R., ANGELINI, R., CAMARGO, P. B. and MOULTON, T. P. Allochthonous and autochthonous carbon flows in food webs of tropical forest streams. *Freshwater Biology*, 2017, 62(6), 1012-1023.

PADIAL, A. A., BINI, L. M. and THOMAZ, S. M. The study of aquatic macrophytes in Neotropics: a scientometrical view of the main trends and gaps. *Brazilian Journal of Biology*, 2008, 68(4), 1051-1059.

PEREIRA, S. A., TRINDADE, C. R. T., ALBERTONI, E. F., and PALMA-SILVA, C. Aquatic macrophytes as indicators of water quality in subtropical shallow lakes, Southern Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 2012, 24(1), 52-63.

PIECZYŃSKA, E. Sources and fate of detritus in the shore zone of lakes. *Aquatic Botany*, 1986, 25, 153-166.

QUIROS, R. Predictors of relative fish biomass in lakes and reservoirs of Argentina. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1990, 47(5), 928-939.

REGALADO, A. Brazilian science: Riding a gusher. *Science*, 2010, 330, 1306-1312

TELÖKEN, F., ALBERTONI, E. F. and PALMA-SILVA, C. Leaf degradation of *Salix humboldtiana* Willd. (Salicaceae) and invertebrate colonization in a subtropical lake (Brazil). *Acta Limnologica Brasiliensia*, 2011, 23, 30-41.

TELÖKEN, F., ALBERTONI, E. F., HEPP, L.U. and PALMA-SILVA, C. Aquatic invertebrates associated with *Salix humboldtiana* litter in a subtropical stream. *Ecología Austral*, 2014, 24, 220-228.

TONELLO, G., NAZILOSKI, L. A., TONIN, A. M., RESTELLO, R. M. and HEPP, L. U. Effect of *Phylloicus* on leaf breakdown in a subtropical stream. *Limnetica*, 2016, 35(1), 243-252.

TONIN, A. M., HEPP, L. U., and GONÇALVES, J. F. Spatial variability of plant litter decomposition in stream networks: from litter bags to watersheds. *Ecosystems*, 2018, 21(3), 567-581.

TREVISAN, A. and HEPP, L. U. Dinâmica de componentes químicos vegetais e fauna associada ao processo de decomposição de espécies arbóreas em um riacho do norte do Rio Grande do Sul, Brasil. *Neotropical Biology and Conservation*, 2007, 2(1), 55-60.

VANNOTE, R. L., MINSHALL, G. W., CUMMINS, K. W., SEDELL, J. R. and CUSHING, C. E. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1980, 37(1), 130-137.

WALZ, N. Publications of BRIC- and Outreach Countries in International Journals on Limnology. *International Review of Hydrobiology*, 2010, 95, 298-312.

WEBSTER, J. R., and BENFIELD, E. F. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1986, 17(1), 567-594.

CAPÍTULO 2

Decomposição foliar de detritos alóctones mediada por bactérias em lagos rasos subtropicais

Pâmela R. Gayer, Pablo S. Guimarães, Edélti F. Albertoni, Luiz U. Hepp

Manuscrito a ser submetido à revista “Microbial Ecology”

Decomposição foliar de *Erythrina crista-galli* L. mediada por bactérias em lagos rasos subtropicais

Pâmela R. Gayer¹, Pablo S. Guimarães², Edélti F. Albertoni¹, Luiz U. Hepp^{1,3}

1 Programa de Pós-graduação em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais, Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande, (RS), Brasil

2 Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande, (RS), Brasil

3 Programa de Pós-graduação em Ecologia, Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões, Erechim, (RS), Brasil

Resumo: A decomposição dos detritos orgânicos é uma etapa importante do metabolismo nos ecossistemas aquáticos. Dentre os microrganismos decompositores, as bactérias podem ser importantes no processamento dos detritos quando a abundância de fungos e invertebrados é escassa. Neste estudo avaliamos os efeitos da cobertura de macrófitas aquáticas sobre a decomposição foliar de detritos alóctones em lagos rasos subtropicais. Incubamos 72 *litter bags* com folhas senescentes de *Erythrina crista-galli* em 6 lagos, sendo 3 deles com alta cobertura (HML) e 3 com baixa cobertura de macrófitas (LML). Após 2, 7, 15 e 35 dias de incubação, um conjunto de 3 *litter bags* foi removido de cada lago para análises bacterianas e determinação das taxas de decomposição. A porcentagem média da massa remanescente das folhas nos lagos LML foi de 37% ($k=0,017\pm 0,003/\text{dia}$) e nos lagos HML foi de 60% ($k=0,010\pm 0,002/\text{dia}$). A densidade e biomassa bacteriana foram maiores nos lagos L e no final do experimento. A cobertura de macrófitas aquáticas pode estar influenciando a colonização bacteriana nos detritos e retardando a decomposição nesses ecossistemas. Nossos resultados indicam que as bactérias possuem um papel importante na decomposição da matéria orgânica em lagos rasos subtropicais.

Palavras-chave: Vegetação ripária, *Erythrina crista-galli*, microbiota, ecossistema lântico, cobertura de macrófitas

INTRODUÇÃO

A decomposição dos detritos vegetais é um importante componente para a ciclagem de nutrientes e fluxo de energia, sendo fundamental para o funcionamento dos ecossistemas aquáticos (Hoorens et al., 2003; Gessner et al., 2010). Em geral, a biomassa vegetal de origem autóctone é a principal responsável pela formação de detritos nos lagos (Bianchini Jr. & Cunha-Santino, 2008; Gimenes et al., 2010). No entanto, em lagos rasos, além do subsídio autóctone, a forte interação com os sistemas terrestres favorece a entrada de material alóctone derivado da vegetação ripária (Pieczyńska, 1986). O aporte de material alóctone oriundo da vegetação ripária é composta principalmente por folhas que podem entrar nesses ecossistemas de forma direta ou indireta (Elosegi & Pozo, 2005).

A decomposição dos detritos nos ecossistemas aquáticos é um processo complexo influenciado por fatores intrínsecos e extrínsecos ao detrito (Cunha-Santino & Bianchini Jr. 2006). Durante a fase inicial de decomposição, ocorre a lixiviação de substâncias solúveis em água de forma imediata (Gessner et al., 1999). Concomitante, ocorre a colonização de fungos e bactérias responsáveis pela degradação de compostos estruturais do material vegetal (e.g. lignina e celulose). Por fim, a fragmentação é ocasionada tanto pela abrasão física da água quanto pela ação de invertebrados aquáticos que possuem um aparato bucal adaptado para fragmentar grandes partículas orgânicas (Gessner et al., 1999; Graça, 2001; Cobo, 2005). Embora essas etapas sejam descritas e estudadas separadamente, ocorrem de maneira conjunta nos ecossistemas aquáticos.

Os estudos de decomposição em ecossistemas lênticos em clima subtropical na América do Sul correspondem a cerca de 30% do total de estudos em ambientes aquáticos continentais nessa região (Gayer et al., em elaboração). De acordo com Gayer et al. (em elaboração), desses estudos, apenas 6,5% avaliaram a participação de microrganismos no processo de decomposição. Em complemento, em lagos rasos subtropicais a densidade e riqueza de invertebrados fragmentadores é relativamente baixa ou ausente, refletindo uma menor influência dessa comunidade no processamento de detritos orgânicos (Telöken et al., 2011; Carvalho et al., 2015; Albertoni et al., 2018; Albertoni et al., 2020). Além disso, os fungos aquáticos que dominam no processamento da matéria orgânica em riachos (Graça et al., 2016), também foram relatados com baixa biomassa na decomposição em lagos, sugerindo que as bactérias

possam ser os principais organismos envolvidos no processo de decomposição de matéria orgânica em lagos rasos subtropicais (Anesio et al., 2003; Carvalho et al., 2015).

A atividade metabólica das bactérias heterotróficas tem importantes implicações para o funcionamento dos ecossistemas (Lennon & Pfaff, 2005). A entrada de matéria orgânica alóctone no lago estimula o crescimento de microrganismos heterotróficos e aumenta a atividade enzimática hidrolítica bacteriana (Siuda & Chróst, 2002; Stefanidis & Dimitriou, 2019). A matéria orgânica com alto conteúdo de proteínas e polissacarídeos faz com que seja rapidamente colonizada e degradada por microrganismos (Wetzel, 1991). No processo de decomposição, as bactérias metabolizam principalmente proteínas, açúcares e ésteres de fosfato, e utilizam uma variedade de compostos orgânicos sob diferentes condições ambientais, sendo importantes para o ciclo do carbono (Siuda & Chróst, 2002). No geral, os compostos facilmente degradáveis são consumidos primeiro, e posteriormente, os compostos recalcitrantes como a celulose (Schneider et al., 2012; Teeling et al., 2016; Santschi et al., 2017). Comparado aos fungos, as bactérias que possuem altas taxas de crescimento têm bom potencial para a produção de celulase que podem estimular a decomposição mais rápida dos detritos vegetais (Schneider et al., 2012; Sethi et al., 2013). Além disso, as bactérias são responsáveis por melhorar a qualidade dos detritos, sendo um componente importante nas teias alimentares detritícas (Hall & Meyer, 1998).

Apesar da importância dos lagos rasos (Meerhoff & Jeppesen, 2009), aspectos ecológicos como a ciclagem de nutrientes e o fluxo de energia através dos detritos nesses ambientes, ainda são mal compreendidos (Rezende et al., 2018). Nesses ecossistemas, alguns estudos têm examinado os processos de decomposição da matéria autóctone (Carvalho et al., 2015; Silva et al., 2018; Albertoni et al., 2018; Bottino et al., 2019; Chen & Wang, 2019; Albertoni et al., 2020). No entanto, poucos estudos avaliaram a dinâmica de decomposição da matéria alóctone (Telöken et al., 2011; Krevš et al., 2017; Rezende et al., 2018).

Além disso, há um conhecimento limitado sobre como fatores extrínsecos (e.g. cobertura de macrófitas) afetam o metabolismo do ecossistema (Lauster et al., 2006; Stefanidis & Dimitriou, 2019), especificamente sobre a decomposição de detritos alóctones em lagos rasos subtropicais.

Em lagos rasos, as baixas profundidades e extensas zonas litorâneas permitem que as macrófitas aquáticas prosperem nesses ambientes (Meerhoff & Jeppesen, 2009).

As macrófitas são as principais responsáveis pela manutenção de águas claras através da inibição do crescimento do fitoplâncton por meio do sombreamento, competição por nutrientes e liberação de substâncias alelopáticas (van Donk & van Bund, 2002; Scheffer & Jeppesen, 2007). Assim, de modo geral, as macrófitas aquáticas têm um importante papel na estruturação de comunidades em ambientes aquáticos e são capazes de afetar o funcionamento desses ecossistemas (Thomaz & Cunha, 2010). Por exemplo, os compostos originários do desenvolvimento e excreção das macrófitas podem explicar diferenças das comunidades bacterianas dentro de um lago (Hempel et al., 2008), pois a lixiviação de compostos aleloquímicos provenientes destas plantas tende a inibir a atividade bacteriana (Mentes et al., 2018).

Na planície costeira do extremo sul do Brasil são comuns ambientes aquáticos rasos densamente colonizados por macrófitas aquáticas (Irgang & Gastal Jr., 1996). No entanto, é incipiente o conhecimento sobre os mecanismos que regulam a comunidade bacteriana na decomposição de detritos alóctones em lagos rasos (Gayer et al., em elaboração). Neste estudo avaliamos a decomposição de *Erythrina crista-galli* L. mediada por bactérias em lagos rasos subtropicais com dois níveis contrastantes de cobertura por macrófitas aquáticas. Assim, testamos as hipóteses de que os lagos com baixa cobertura de macrófitas (i) apresentarão maiores taxas de decomposição dos detritos, (ii) maior densidade, biovolume e biomassa de morfotipos bacterianos, (iii) e a cobertura de macrófitas irá influenciar nas variáveis abióticas do lago e consequentemente na comunidade bacteriana.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Realizamos o estudo em lagos rasos situados na planície costeira do estado do Rio Grande do Sul (32°4'9.10"S; 52°9'58.68"O) no sul do Brasil. A região de estudo possui uma formação geológica recente, apresentando uma paisagem com interações entre o meio terrestre e aquático (Becker et al., 2007; Albertoni & Palma-Silva, 2010). O clima é caracterizado como subtropical úmido (Cfa Köppen), com uma temperatura média anual de 18°C e precipitação média anual de 1.600 mm (Alvares et al., 2013). A região está inserida no bioma Pampa, com vegetação predominantemente campestre (Overbeck et al., 2007). A feição geomorfológica mais notável é a restinga (Vieira &

Rangel, 1988), possuindo um complexo mosaico de dunas, campos, matas ciliares e lagoas costeiras (Becker et al., 2007; Albertoni & Palma-Silva, 2010).

Conduzimos este estudo em 6 lagos rasos eutrofizados, distintos quanto a cobertura de macrófitas aquáticas. Os lagos com baixa cobertura de macrófitas (LML = *Low Macrophyte Lake*) apresentaram menos de 50% de sua área superficial com presença de macrófitas. Por outro lado, os lagos com alta cobertura (HML = *High Macrophyte Lake*) apresentaram mais de 50% da superfície com macrófitas. A determinação da cobertura foi realizada visualmente através da divisão da área em quadrantes (0-100%, em intervalos de 25%). Um levantamento realizado na mesma área, dos lagos estudados, demonstrou a presença de 43 espécies de macrófitas aquáticas com biótopo de ocorrência de 50% emergentes, 23% flutuantes livres, 15% submersas enraizadas, 9% submersas livres e 3% de enraizadas com folhas flutuantes (Trindade et al., 2010). As macrófitas dominantes na cobertura dos lagos em estudo são *Schoenoplectus californicus*, *Salvinia* sp., *Nymphoides indica*, *Luziola peruviana* e *Pistia stratiotes*.

Material vegetal

Neste estudo, utilizamos como detrito, folhas de *Erythrina crista-galli* L. Essa espécie é comumente encontrada nas margens dos ecossistemas aquáticos da região de estudo (Corrêa, 1984). *Erythrina crista-galli* é uma espécie caducifolia e contribui com a queda de suas folhas como fonte de energia alóctone para esses ecossistemas (Corrêa, 1984; Ramseyer & Marchese, 2009). As folhas foram coletadas no período de senescência (maio de 2018) utilizando redes fixadas em árvores localizadas nas proximidades dos lagos estudados. No laboratório, limpamos as folhas e secamos a temperatura ambiente (~20°C por aproximadamente 8 dias). Após a secagem, as folhas foram moídas e realizamos uma caracterização físico-química, as quais apresentaram concentração de fósforo de 0,05±0,02%, nitrogênio de 1,6±0,1%, carbono de 42,9±1,5%, polifenóis de 23,4±1,2 UDO g. PS⁻¹ e dureza de 579,9±161,6 g.

Experimento de decomposição

Realizamos este estudo entre os meses de outubro e novembro de 2018. Para o experimento de decomposição, utilizamos *litter bags* de 20 × 30 cm, com abertura de malha de 0,1 cm² no lado voltado para o sedimento e 1,0 cm² no lado voltado para a coluna da água (Bedford, 2004). Montamos um total de 72 *litter bags* contendo 3,0 ±

0,1 g de folhas secas de *E. crista-galli*. Na região litorânea de cada lago incubamos 12 *litter bags*, sendo dispostas no estande nos lagos com alta cobertura de macrófitas. Após 2, 7, 15 e 35 dias de incubação retiramos aleatoriamente de cada lago, 3 *litter bags* para a realização das análises. O período final do experimento foi baseado na estimativa de perda de aproximadamente 50% da massa inicial. No laboratório, lavamos cuidadosamente o detrito e cortamos 5 discos (diâmetro de 9 mm) de detritos aleatórios de cada *litter bag* para análise das bactérias. O restante do detrito foi levado à estufa a 60°C por 72h e pesado para a obtenção da massa seca remanescente.

Variáveis limnológicas

No momento de incubação e nas retiradas das *litter bags*, mensuramos com auxílio de uma sonda multiparâmetro (HORIBA®) as variáveis temperatura, pH, condutividade elétrica, turbidez, oxigênio dissolvido e sólidos dissolvidos totais da água dos lagos. Além disso, coletamos amostras de água com garrafas plásticas de 2 L e encaminhamos ao laboratório para quantificação das concentrações de nitrogênio total, pelo método de Kjeldahl (Mackereth et al.1978) e fósforo total de acordo com Valderrama (1981). As análises da clorofila-*a* foram realizadas a partir da extração com metanol e a leitura em espectrofotômetro da absorbância (Mackiney, 1941). Para alcalinidade, utilizamos o método titulométrico realizadas com pHmetro e adicionado ácido sulfúrico (Gran, 1952; Carmouze, 1994).

Análise microbiológica

Colocamos os discos inicialmente cortados em frascos de vidro e fixamos em formol 4%. Esse material foi sonificado utilizando-se um homogeneizador ultrasônico (Qsonica®) ajustado em 25 W e amplitude de 60 A (Hickenbick et al., 2004). Posteriormente, armazenamos as amostras na geladeira (~4°C) até a análise. No momento da análise, os discos foram removidos e secos em estufa a 60°C por 72h para a incorporação da massa seca remanescente. O sobrenadante foi pré-filtrado em papel quantitativo (MN 640d Macherey-Nagel – micragem 2,0 a 4,0 µm). Após a pré-filtragem, filtramos novamente 0,3 mL da amostra com 1 mL de água destilada e esterilizada. As células foram concentradas em membranas de policarbonato preto (GE) de 0,2 µm escuras com “Irgalan Black”. Após a filtração, adicionamos 1 mL de solução de fluorocromo Laranja de Acridina a 1 µg L⁻¹ deixando agir por dez minutos. O excesso de corante foi filtrado, os filtros foram secos a temperatura ambiente e

montados entre lâmina e lamínula devidamente etiquetados. As lâminas foram observadas logo após a montagem em microscópio vertical BX53 equipado com epifluorescência e câmera DP72 de 12.5 megapixel (Olympus®). Um total de 30 imagens por filtro foi capturado e o processamento foi realizado em 10 imagens escolhidas aleatoriamente (Massana et al., 1997). Após o processamento e a binarização, as imagens foram submetidas ao software CMEIAS/Image Tool (v. 1.28) para contagem de células, determinação de dimensões e classificação de morfotipos (Liu et al., 2001).

Determinamos a densidade bacteriana a partir do número médio de células, aplicando a equação de densidade celular descrita em Kepner Jr. & Pratt (1994). O biovolume bacteriano (μm^3) foi atribuído a cada célula de acordo com o morfotipo (Massana et al., 1997), utilizando as dimensões celulares obtidas pelo software CMEIAS/Image Tool (v. 1.28). Calculamos a biomassa bacteriana (pg. célula C^{-1}) empregando uma função alométrica do biovolume (Norland, 1993) e a média de todas as células em todas as imagens foi multiplicada com a estimativa da densidade celular para produzir a concentração de carbono bacteriano nos discos ($\text{ng C}^{-1} \text{cm}^{-2}$).

Análise de dados

Calculamos as taxas de perda de massa (k) baseada no modelo de decaimento exponencial: $W_t = W_0 \cdot e^{-kt}$, onde W_t peso remanescente no tempo t (em dias), W_0 = massa inicial e k = taxa de decomposição (Petersen & Cummins, 1974). Quando necessário, log-transformamos os dados que não apresentaram distribuição normal. Realizamos um teste t para verificar as diferenças entre as médias das taxas de perdas de massa entre os dois tipos de lagos (com baixa e alta cobertura de macrófitas aquáticas). Utilizamos uma *two way* ANOVA para avaliar as diferenças entre as métricas bacterianas quantificadas e as variáveis ambientais, individualmente, frente aos fatores categóricos tempo (4 níveis) e tipos de lagos (2 níveis). Por fim, realizamos uma análise de redundância (RDA) com os dados de densidade de morfotipos de bactérias e as variáveis temperatura da água, pH, nitrogênio total e fósforo total para avaliar possíveis efeitos das variáveis ambientais sobre a estrutura bacteriana associada aos detritos. Utilizamos apenas estas quatro variáveis limnológicas na matriz explanatória por serem, dentre as variáveis mensuradas, as mais representativas para a estruturação das comunidades bacterianas (Sigeo, 2005). Em adição, observamos uma elevado número de variáveis auto-correlacionadas, as quais foram excluídas da matriz explanatória.

Realizamos as análises no programa R (R Core Team, 2017) e utilizamos o pacote *vegan* (Oksanen et al., 2018).

RESULTADOS

Perda de massa

As taxas de decomposição de *Erythrina crista-galli* foram significativamente maiores nos lagos com baixa cobertura de macrófitas ($t=3,6$; $df=4$; $p=0,02$; Figura 1). Após 35 dias de decomposição a porcentagem média da massa remanescente das folhas de *E. crista-galli* nos lagos com baixa cobertura foi de 37% ($k=0,017\pm 0,003$; $R^2=0,85$) e nos lagos com alta cobertura foi de 60% ($k=0,010\pm 0,002$; $R^2=0,64$) (Figura 1). Observamos um rápido decaimento da massa foliar nos primeiros dias de decomposição (~23% da massa inicial) em todos os lagos (Figura 1).

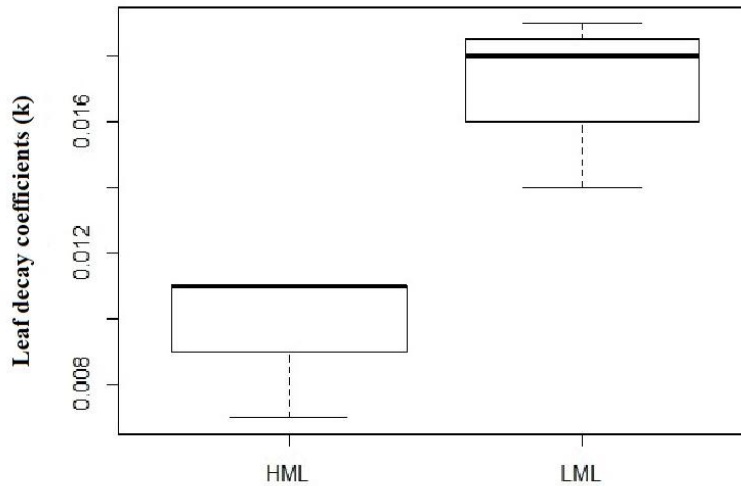
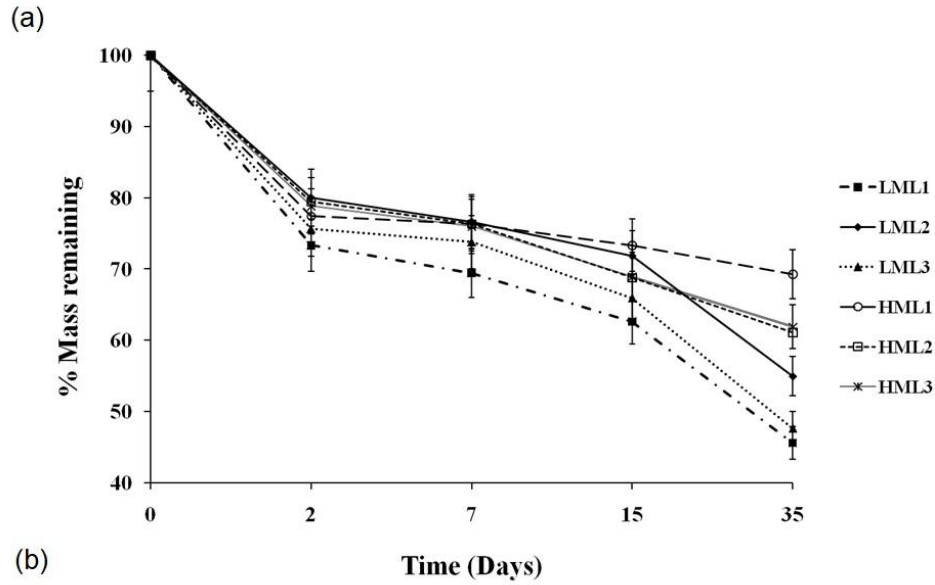


Figura 1: (a) Massa foliar remanescente (%) a cada dia de amostragem, obtida para *Erythrina crista-galli* em seis lagos rasos da planície costeira do Rio Grande do Sul, Brasil. Lagos com baixa cobertura de macrófitas (LML1 a LML3) e lagos com alta cobertura de macrófitas (HML1 a HML3). (b) Média das taxas de decomposição foliar para os lagos com baixa (LML) e alta cobertura de macrófitas (HML).

Densidade, biovolume e biomassa bacteriana

A densidade bacteriana apresentou uma dinâmica de crescimento nos detritos ao longo do tempo. Observamos que a densidade total variou de $0,8 \times 10^6$ a $7,9 \times 10^6$ células cm^{-2} nos lagos HML, enquanto que nos lagos LML variou de $2,2 \times 10^6$ a $9,8 \times 10^6$ células cm^{-2} . Essa dinâmica de crescimento diferiu entre os lagos, atingindo maior

densidade em LML, porém, com uma interação significativa com o tempo de incubação ($F_{(3; 64)}=7,2$; $p<0,001$; Figura 2).

O biovolume bacteriano variou de $0,01$ a $0,20 \mu\text{m}^3$ nos lagos HML e variou de $0,06$ a $0,18 \mu\text{m}^3$ nos lagos LML. No entanto, observamos que a variação do biovolume bacteriano entre os lagos é mediada pelo tempo de incubação ($F_{(3; 64)}=5,5$; $p=0,001$), com maiores biovolumes nos tempos mais tardios de decomposição (Figura 2). Observamos interação entre os tipos de lago e tempo de incubação para a biomassa bacteriana ($F_{(3; 64)}=3,9$; $p=0,012$; Figura 2). Os valores de biomassa foram maiores nos lagos LML (variando de $2,38 \times 10^{-6}$ a $1,73 \times 10^{-5} \text{ngC}^{-1} \text{cm}^{-2}$) em relação aos lagos HML ($1,03 \times 10^{-6}$ a $1,19 \times 10^{-5} \text{ngC}^{-1} \text{cm}^{-2}$).

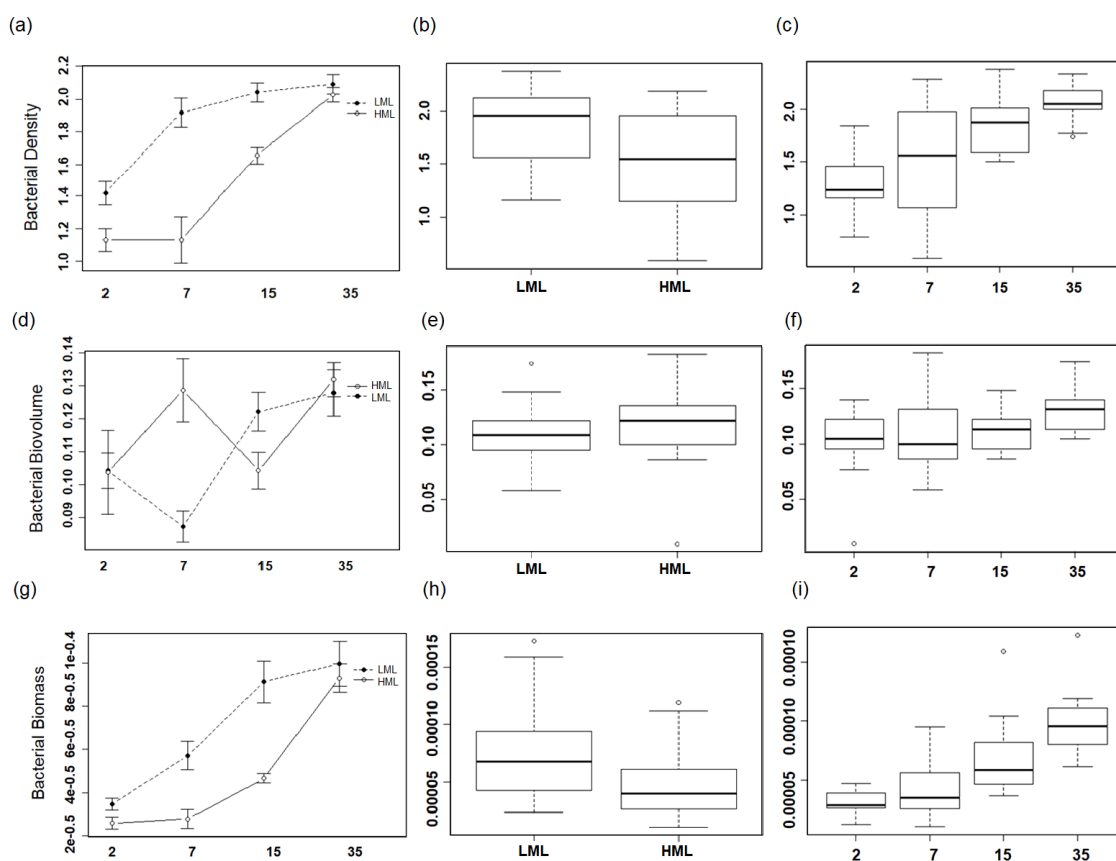


Figura 2: Densidade, biovolume e biomassa bacteriana nas folhas de *Erythrina cristagalli* em decomposição nos lagos rasos subtropicais com baixa (LML) e alta (HML) cobertura de macrófitas. (a, d, g) Interações entre tempo e cobertura para a densidade, biovolume e biomassa bacteriana nos lagos (LML e HML). (b, e, h) Densidade, biovolume e biomassa bacteriana nos lagos (LML e HML). (c, f, i) Densidade, biovolume e biomassa bacteriana ao longo do tempo de decomposição, respectivamente.

Morfotipos bacterianos

Identificamos 11 morfotipos bacterianos nos detritos foliares em todos os lagos. No entanto, não observamos um padrão claro de sucessão ao longo do tempo de decomposição (Figura 3). Bactérias do tipo Coccus apresentaram maior densidade, variando de $5,4 \times 10^5$ a $5,3 \times 10^6$ células cm^{-2} nos lagos HML e $1,5 \times 10^6$ a $6,3 \times 10^6$ células cm^{-2} nos lagos LML.

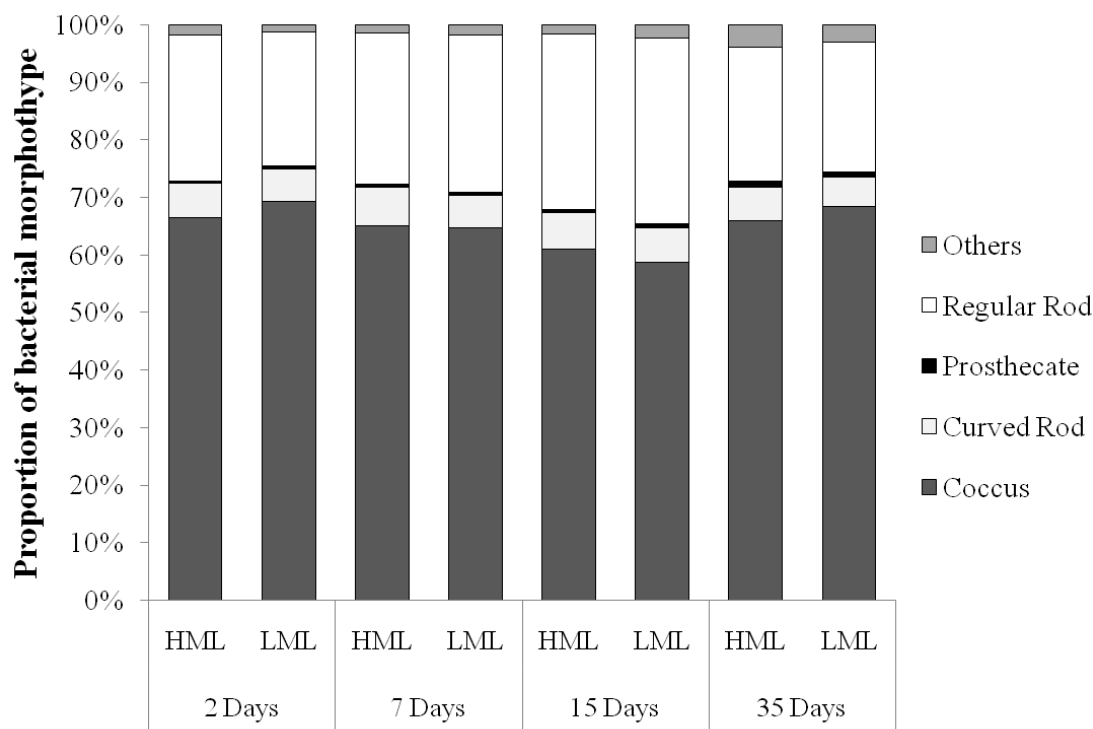


Figura 3: Proporção dos morfotipos das bactérias nas folhas de *Erythrina crista-galli* em decomposição ao longo do tempo, nos lagos rasos com baixa (LML) e alta (HML) cobertura de macrófitas.

A densidade dos morfotipos Coccus, Curved Rod, Regular Rod e Spiral apresentaram interação entre as variáveis estudadas (tipo de lago e tempo; Tabela 1). Para esses morfotipos, a densidade foi maior nos lagos LML e no período final de decomposição. Os morfotipos Prosthecate e Unbranchaed Filament apresentaram diferença apenas em relação ao tempo, sendo a maior densidade no final do experimento (Tabela 1). Os morfotipos Club, Rudimentary Branched Rod e U-shaped Rod diferiram entre os tipos de lago e o tempo, sendo a maior densidade observada nos lagos LML e no final do experimento (Tabela 1). A densidade do morfotipo Branched Filament não variou em nenhum fator analisado (Tabela 1).

Em relação ao biovolume, os morfotipos Ellipsoid e Regular Rod apresentaram interações entre as variáveis estudadas, sendo maior nos lagos LML no final do experimento (tipo de lagos e tempo; Tabela 1). O morfotipo Branched Filament apresentou diferenças apenas em relação à cobertura de macrófitas, sendo maior nos lagos HML. Os morfotipos Club, Coccus, Prosthecate, Rudimentary Branched Rod apresentaram diferenças no tempo (Tabela 1). Desses morfotipos, o Prosthecate foi o único que apresentou o maior biovolume nos 7 dias de incubação os demais apresentaram o maior biovolume no final do experimento. Os morfotipos Unbranched Filament, U-shaped Rod e Curved Rod apresentaram diferenças na cobertura e no tempo. Desses morfotipos, Curved Rod foi o único com maiores biovolumes nos lagos HML e no início do experimento. O morfotipo Spiral não variou em nenhum fator analisado para o biovolume.

A biomassa variou em relação à cobertura de macrófitas e o tempo para o morfotipo U-shaped Rod, tendo a biomassa mais alta nos lagos LML e em relação ao tempo de decomposição. O morfotipo Branched Filament apresentou diferenças significativas apenas em relação ao tempo, com maior biomassa observada em 7 dias de decomposição. A biomassa do morfotipo Spiral e Prothescate não variou em nenhum fator analisado. Os demais morfotipos apresentaram interação entre as variáveis estudadas (tipo de lagos e tempo; Tabela 1), tendo a maior biomassa nos lagos LML e no final do experimento.

Tabela 1: *Two way* ANOVA para cada morfotipo bacteriano em relação à cobertura de macrófitas aquáticas e tempo de decomposição nos lagos rasos estudados.

	DF	Densidade		Biovolume		Biomassa	
		F	P	F	P	F	P
Branched Filament							
Cobertura	1	0,980	0,326	4,428	0,039	0,656	0,421
Tempo	3	2,658	0,056	1,211	0,313	5,880	0,001
Cobertura x Tempo	3	0,083	0,969	1,234	0,305	0,566	0,640
Club							
Cobertura	1	4,473	0,038	2,558	0,115	5,318	0,024
Tempo	3	12,268	< 0,001	6,115	0,001	16,610	< 0,001
Cobertura x Tempo	3	0,944	0,425	0,602	0,616	4,273	0,008
Coccus							
Cobertura	1	50,011	< 0,001	1,082	0,302	49,192	< 0,001
Tempo	3	36,399	< 0,001	10,527	< 0,001	52,458	< 0,001
Cobertura x Tempo	3	7,724	< 0,001	2,643	0,057	3,296	0,026

Curved Rod							
Cobertura	1	21,602	< 0,001	6,348	0,014	29,959	< 0,001
Tempo	3	26,760	< 0,001	30,729	< 0,001	56,888	< 0,001
Cobertura x Tempo	3	4,661	0,005	2,427	0,074	4,689	0,005
Ellipsoid							
Cobertura	1	8,578	< 0,001	7,883	0,007	1,465	0,231
Tempo	3	12,174	< 0,001	39,986	< 0,001	29,930	< 0,001
Cobertura x Tempo	3	1,249	0,299	3,878	0,013	3,604	0,018
Prosthecate							
Cobertura	1	3,803	0,056	1,655	0,203	0,183	0,671
Tempo	3	10,513	< 0,001	3,301	0,026	2,434	0,073
Cobertura x Tempo	3	0,695	0,559	0,458	0,712	0,363	0,780
Regular Rod							
Cobertura	1	25,115	< 0,001	3,288	0,075	29,590	< 0,001
Tempo	3	22,627	< 0,001	18,796	< 0,001	34,495	< 0,001
Cobertura x Tempo	3	5,233	< 0,001	3,219	0,029	5,011	0,003
Rudimentary Branched Rod							
Cobertura	1	4,780	0,033	8,969	0,053	3,237	0,077
Tempo	3	10,278	< 0,001	1,943	< 0,001	19,035	< 0,001
Cobertura x Tempo	3	1,872	0,143	3,903	0,132	3,741	0,015
Spiral							
Cobertura	1	4,533	0,037	0,059	0,810	0,074	0,786
Tempo	3	10,938	< 0,001	0,782	0,508	2,219	0,094
Cobertura x Tempo	3	4,177	0,009	2,229	0,093	1,106	0,353
Unbranchaed Filament							
Cobertura	1	1,113	0,295	4,268	0,043	1,841	0,180
Tempo	3	23,805	< 0,001	4,990	0,004	3,759	0,015
Cobertura x Tempo	3	2,052	0,115	0,801	0,498	0,083	0,969
U-Shaped Rod							
Cobertura	1	10,577	< 0,001	7,491	0,008	9,074	0,004
Tempo	3	17,533	< 0,001	7,114	0,000	16,408	< 0,001
Cobertura x Tempo	3	2,134	0,104	0,949	0,422	2,691	0,054

Influência das variáveis ambientais sobre as bactérias

Dentre as variáveis ambientais mensuradas, apenas a temperatura da água, turbidez, pH e o oxigênio dissolvido apresentaram variação entre os tipos de lagos ou ao longo do tempo experimental (Tabela 2). A temperatura foi em média 1°C maior nos lagos com baixa cobertura de macrófitas ao longo do tempo (Cobertura: $F_{(1; 16)}=12,6$; $p=0,002$; Tempo: $F_{(3; 16)}=114,3$; $p<0,001$). A turbidez foi maior nos lagos com alta cobertura de macrófitas ($F_{(1; 16)}=5,8$; $p=0,02$). O oxigênio dissolvido variou entre os tipos de lagos, principalmente no final do experimento (Cobertura x tempo: $F_{(3; 16)}=3,6$; $p=0,03$). O pH se manteve levemente ácido em ambos os grupos de lagos, sendo observado os menores resultados nos lagos com alta cobertura de macrófitas ($F_{(1;16)}=12,4$; $p=0,002$) e no final do experimento ($F_{(3;16)}=3,7$; $p=0,003$).

As variáveis limnológicas quantificadas explicaram 94% da variação total da densidade dos morfotipos identificados nos detritos foliares (Figura 4). O primeiro eixo da RDA explicou 83% da variação e foi positivamente correlacionado com as variáveis temperatura da água, pH, fósforo total e nitrogênio total. O segundo eixo explicou 11% da variação dos dados e foi relacionado positivamente com a temperatura da água (Figura 4). O único morfotipo relacionado negativamente com o primeiro eixo da RDA foi Branched Filament, sugerindo sua preferência por águas mais frias, mais ácidas e com menor concentração de nutrientes. Por outro lado, os demais morfotipos estiveram associados às temperaturas mais elevadas, pH menos ácido e maior concentração de nutrientes (Figura 4).

Tabela 2: Valores médios (\pm desvio padrão) das variáveis limnológicas da água dos lagos rasos subtropicais com baixa (LML) e alta (HML) cobertura de macrófitas ao longo do período de incubação das folhas de *Erythrina crista-galli* nos lagos rasos subtropicais estudados. (*) dados não obtidos.

	Incubação		2 dias		7 dias		15 dias		35 dias	
	LML	HML	LML	HML	LML	HML	LML	HML	LML	HML
Temperatura (°C)	20,73 (\pm 0,24)	19,73 (\pm 0,43)	20,12 (\pm 0,10)	19,94 (\pm 1,01)	19,68 (\pm 0,34)	18,48 (\pm 0,29)	21,56 (\pm 0,13)	21,23 (\pm 0,79)	24,68 (\pm 0,28)	23,48 (\pm 0,20)
pH	6,82 (\pm 0,23)	6,21(\pm 0,10)	6,69 (\pm 0,60)	6,04 (\pm 0,13)	6,68 (\pm 0,74)	6,18 (\pm 0,08)	7,61 (\pm 0,86)	6,4 (\pm 0,29)	6,36 (\pm 0,54)	5,61 (\pm 0,50)
Condutividade (mS.cm ⁻¹)	0,14 (\pm 0,08)	0,11(\pm 0,06)	0,09 (\pm 0,07)	0,07 (\pm 0,05)	0,07 (\pm 0,05)	0,079 (\pm 0,05)	0,13 (\pm 0,11)	0,1 (\pm 0,06)	0,084 (\pm 0,05)	0,1 (\pm 0,07)
Turbidez (NTU)	15,11 (\pm 21,12)	43,98 (\pm 44,84)	96,2 (\pm 68,22)	114,74 (\pm 32,52)	31,31 (\pm 89,25)	47,49 (\pm 28,25)	28,5 (\pm 25,06)	100,96 (\pm 71,44)	46,37 (\pm 3,86)	137,78 (\pm 74,43)
Oxigênio Dissolvido (mg.L ⁻¹)	7,53 (\pm 0,72)	5,02 (\pm 1,17)	9,11 (\pm 0,66)	7,9 (\pm 1,08)	7,45 (\pm 0,19)	6,33 (\pm 0,78)	6,23 (\pm 0,69)	7,75 (\pm 1,36)	*	*
Sólidos totais (g.L ⁻¹)	0,08 (\pm 0,04)	0,07(\pm 0,04)	0,05 (\pm 0,04)	0,05(\pm 0,03)	0,05 (\pm 0,03)	0,049 (\pm 0,03)	0,08 (\pm 0,07)	0,06 (\pm 0,04)	0,05 (\pm 0,03)	0,06 (\pm 0,04)
Clorofila- <i>a</i> (µg.L ⁻¹)	48,13 (\pm 69,15)	17,82(\pm 9,91)	47,57 (\pm 49,22)	10,52(\pm 4,06)	29,33 (\pm 33,74)	37,33 (\pm 60,28)	54,3 (\pm 63,71)	18,38 (\pm 4,99)	49,68 (\pm 60,35)	28,2 (\pm 17,57)
Alcalinidade (meq.L ⁻¹)	0,90 (\pm 1,02)	0,84(\pm 0,63)	0,89 (\pm 1,07)	0,89(\pm 0,68)	0,75 (\pm 0,87)	0,45 (\pm 0,32)	0,84 (\pm 0,97)	0,81 (\pm 0,61)	0,9 (\pm 1,20)	1,04 (\pm 0,87)
Fósforo Total (mg.L ⁻¹)	0,36 (\pm 0,58)	0,03(\pm 0,02)	0,37 (\pm 0,52)	0,03(\pm 0,01)	0,37 (\pm 0,51)	0,05 (\pm 0,03)	0,35 (\pm 0,54)	0,03 (\pm 0,01)	0,18 (\pm 0,30)	0,02 (\pm 0,01)
Nitrogênio Total (mg.L ⁻¹)	2,03 (\pm 1,08)	1,56 (\pm 0,61)	1,79 (\pm 0,83)	1,08(\pm 0,26)	1,75 (\pm 0,53)	1,93 (\pm 1,04)	2,16 (\pm 0,95)	1,22 (\pm 0,22)	1,63 (\pm 1,12)	1,29 (\pm 0,25)

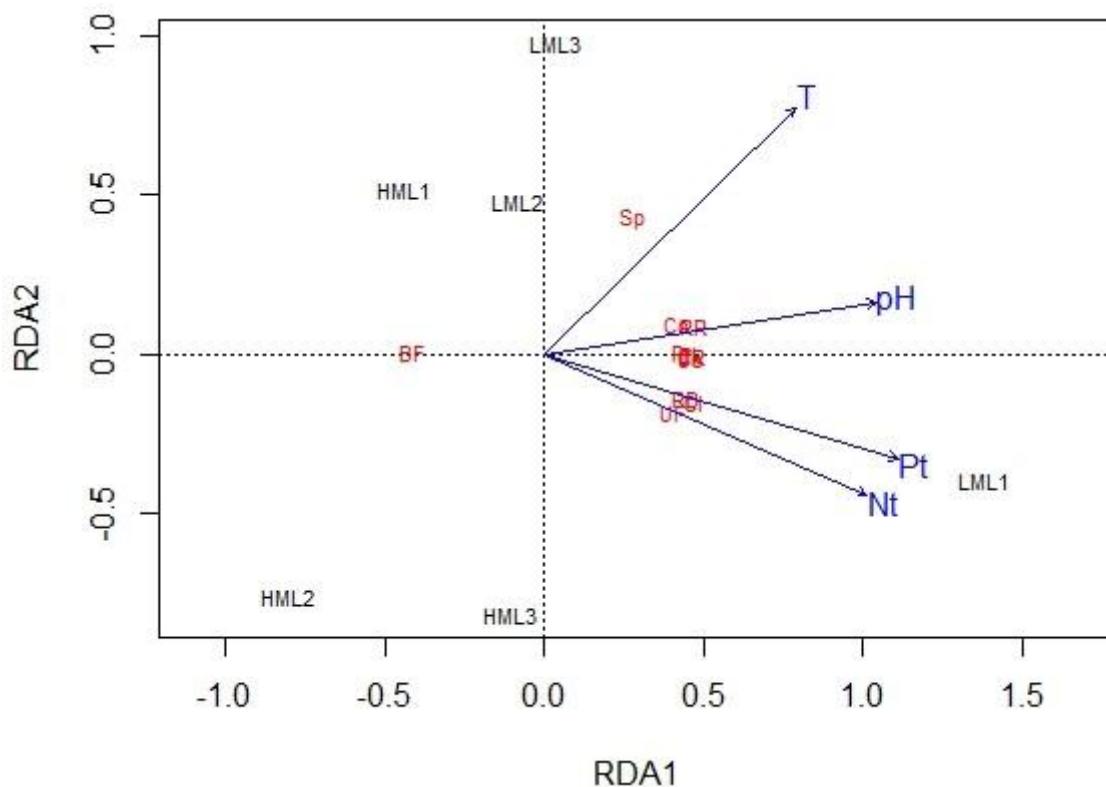


Figura 4: Análises de redundância (RDA) da densidade bacteriana. As cores se referem a: vermelho (dados bióticos), variáveis resposta; azul (dados abióticos), variáveis explicativas; preto, unidades amostrais. Abreviações: (HML1, HML2, HML3) Lagos com alta cobertura de macrófitas, (LML1, LML2, LML3) lagos com baixa cobertura de macrófitas, (BF) Branched Filament, (Cl) Club, (Co) Coccus, (Cr) Curved Rod, (El) Ellipsoid, (Pr) Prosthecate, (RR) Regular Rod, (RB) Rudimentary Branched Rod, (Sp) Spiral, (UF) Unbranched Filament, (Us) U-shaped Rod, (T) temperatura da água, (Pt) Fósforo total, (Nt) Nitrogênio total.

DISCUSSÃO

Perda de massa

A decomposição dos detritos de *Erythrina crista-galli* foi maior nos lagos com baixa cobertura de macrófitas, corroborando nossa primeira hipótese. Das possíveis explicações para a decomposição mais lenta nos lagos com alta cobertura de macrófitas, pode-se incluir a temperatura, pois os lagos com baixa cobertura de macrófitas apresentaram temperaturas mais elevadas. Um efeito positivo do aumento da temperatura nas taxas de decomposição também foi observado em outros estudos (Song et al., 2013; Krevš et al., 2017; Silva et al., 2018).

Nossos resultados divergem de Rezende et al. (2018), os quais observaram semelhanças na decomposição de detritos alóctones em lagos rasos eutróficos com diferentes coberturas de macrófitas no semi-árido brasileiro. Os autores citam que a curta distância geográfica (~300m) entre os ecossistemas estudados é o fator que gera este resultado. Em nosso estudo, os lagos são eutróficos e apresentam certa proximidade ($190,5 \pm 138,3$ m), no entanto, estão situados numa região de maiores amplitudes de temperaturas, diferentes do semi-árido, o que pode estar influenciando nas taxas de decomposição. Além da temperatura, outros fatores extrínsecos também influenciam as taxas de decomposição. Neste estudo, assim como observado por Zhao et al. (2017), as concentrações de nutrientes da água podem estar afetando essas taxas. Uma vez que, a decomposição foliar tende a ser mais rápida em locais enriquecidos por nutrientes (Biasi et al., 2017), e os lagos estudados apresentaram-se todos eutrofizados durante o período de realização deste estudo.

Um fator intrínseco importante para o processo de decomposição é a qualidade do detrito (Graça, 2001; König et al., 2014). Folhas mais duras e com maior concentração de compostos secundários (e.g. polifenóis) são de difícil degradação biológica (Rincón & Martinez, 2006). Por outro lado, folhas mais nutritivas (ou seja, maiores concentrações de nitrogênio) são mais palatáveis e favorecem a ação de microrganismos e invertebrados (Mathuriau & Chauvet, 2002; Biasi et al., 2019). Neste estudo, as folhas de *E. crista-galli* apresentaram maiores porcentagens de nitrogênio do que as observadas em detritos de macrófitas aquáticas (Carvalho et al., 2015) e da espécie arbórea *Salix humboldtiana* comumente encontrada as margens dos ecossistemas aquáticos da região subtropical (Telöken et al., 2014).

O processo de decomposição de detritos autóctones em ecossistemas aquáticos, em geral, tende a ser mais rápido quando comparado a detritos alóctones (Webster & Benfield, 1986). De acordo com a classificação proposta por Gonçalves et al. (2014), as taxas de decomposição observadas no nosso experimento são consideradas intermediárias ($0,0041 > k < 0,0173 \text{ d}^{-1}$). Apesar da importância do aporte de material alóctone em pequenos lagos, poucos estudos foram realizados com material de origem terrestre nesses sistemas, o que dificulta a comparação das taxas de decomposição para determinadas espécies (Rezende et al., 2010).

Até o momento, o único estudo de decomposição com a espécie *E. crista-galli* foi realizada em um canal secundário do rio Paraná e a taxa de decomposição observada foi de $k=0,0129 \text{ d}^{-1}$ calculada em 112 dias, e um tempo estimado para uma perda de 50% de massa em 53 dias (Ramseyer & Marchese, 2009). Essa taxa de decomposição foi semelhante à

encontrada no nosso experimento, no entanto, nossa estimativa de perda de 50% de massa em lagos rasos foi em 35 dias, um tempo relativamente menor para aquele observado em sistema lótico. Em ecossistemas lóticos a abrasão física da água, a ação de invertebrados fragmentadores e os fungos aquáticos são cruciais para acelerar as perdas de massa (Gessner et al., 1999; Graça, 2001; Graça et al., 2016). No entanto, nos ecossistemas lênticos a influência da movimentação da água é baixa, promovida apenas pela ação do vento (Pabst et al., 2008), e a virtual ausência e baixa ação de fungos e fragmentadores em lagos rasos não torna esses fatores significativos para quebra foliar (Telöken et al., 2011; Carvalho et al., 2015; Albertoni et al., 2018), levando a hipotetizar que outros fatores estão atuando na decomposição nesses ecossistemas, dentre eles a comunidade bacteriana.

Os detritos de *E. crista-galli* apresentaram um rápido decaimento nas primeiras 48 h em todos os lagos, correspondendo uma perda aproximada de 23% da massa inicial. Essa perda rápida de massa no início da decomposição é atribuída à lixiviação de compostos solúveis (Webster & Benfield, 1986). A lixiviação ocorre logo após a imersão das folhas na água e as perdas por este processo podem atingir, ou mesmo ultrapassar 30% da massa inicial (Petersen & Cummins 1974, Webster & Benfield 1986, Bärlocher 2005). A lixiviação libera nutrientes podendo atrair e estimular de 2 a 3 vezes o crescimento microbiano no detrito (Zhang et al., 2018). Dentre os microrganismos, as bactérias associadas são importantes na quebra de partículas da matéria orgânica devido à solubilização dos substratos dissolvidos pelas exoenzimas, antes de serem absorvidas e utilizadas pelas bactérias livres (Anesio et al., 2003). Essas observações nos levam a pensar na hipótese que a lixiviação de compostos solúveis e atividade bacteriana, sejam os principais fatores que influenciam o processo de decomposição em sistemas lênticos.

Densidade, biovolume e biomassa bacteriana

A densidade e a biomassa bacteriana foram maiores nos lagos com baixa cobertura de macrófitas e no final do período de incubação. O biovolume bacteriano não diferiu entre os tipos de lagos, mas foi maior no final do período experimental. Neste trabalho, a densidade bacteriana foi maior do que a observada em detritos autóctones em um lago raso na mesma área de estudo (Albertoni et al., 2020). Além disso, observamos uma dinâmica de crescimento bacteriano contínuo ao longo do tempo, com uma densidade maior posterior às 48h de incubação. A liberação de compostos pela lixiviação pode ter estimulado as maiores densidades posterior a esse período de incubação (Webster & Benfield, 1986; Zhang et al., 2018). De acordo com Zhang et al., (2018) a densidade das bactérias aumentou ao longo

tempo à medida que a massa foliar diminuiu gradualmente, indicando que esses microrganismos estejam contribuindo para a decomposição dos detritos.

No que diz respeito às diferenças da comunidade bacteriana em lagos com diferentes coberturas de macrófitas, They & Marques (2019) observaram alterações na composição e no metabolismo do bacterioplâncton ao longo do gradiente litoral-pelágico na região subtropical do Brasil. Esses autores atribuíram essas alterações, principalmente às mudanças na química da água e nas fontes de carbono, que foram associadas ao domínio dos produtores primários (i.e. macrófitas para fitoplâncton) ao longo do gradiente litoral-pelágico. Apesar das evidências consistentes dos efeitos das macrófitas sobre o bacterioplâncton não se sabe sobre a influência da cobertura de macrófitas nas bactérias associadas ao processo de decomposição de detritos em lagos rasos (Torremorell et al., 2015; Menten et al., 2018).

A cobertura por macrófitas aquáticas pode influenciar as comunidades bacterianas (Menten et al., 2018). Um dos fatores que pode estar influenciando a menor densidade e biomassa de bactérias associadas aos detritos em lagos com alta cobertura de macrófitas é a predação das bactérias por protozoários e outros pequenos invertebrados (Sigg, 2005), uma vez que áreas bem vegetadas favorecem a maior densidade de ciliados, flagelados e cladóceros (Pace & Cole, 1994; Meerhoff et al., 2007). Em microcosmos, a maior abundância de bactérias fixas nos detritos de macrófitas aquáticas da região estuarina da Lagoa dos Patos foi em 16 dias de decomposição, com uma maior respiração bacteriana durante as primeiras 72 h (Anesio et al., 2003). De acordo com os autores, o número de bactérias diminuiu quando o número de flagelados aumentou. Além dos protozoários, um maior consumo microbiano nos detritos pode ser possível quando invertebrados estão presentes.

Os invertebrados consomem e expõem continuamente novas superfícies detríticas, as quais são novamente colonizadas pelas bactérias (Hall & Meyer, 1998). A presença de fragmentadores é rara em lagos subtropicais, mas a abundância relativa de raspadores é alta (Teloken et al., 2011; Carvalho et al., 2015; Albertoni et al., 2018). De acordo com Graça (2001), organismos raspadores consomem o perifiton associado aos detritos. Esses invertebrados são favorecidos com a alta cobertura de macrófitas, devido à maior disponibilidade de refúgio e alimento (Thomaz & Cunha, 2010), indicando maior consumo da comunidade bacteriana associada ao biofilme nesses ambientes, dessa forma diminuindo possivelmente as taxas de decomposição.

Além da provável captura de bactérias nas áreas cobertas por macrófitas, algumas espécies de macrófitas também podem liberar aleloquímicos inibindo a atividade de microrganismos como fitoplâncton e, provavelmente, também a comunidade bacteriana

associada aos detritos (Sigeo, 2005; Wu et al., 2007). A cobertura permanente de macrófitas reduz a penetração da luz, suprimindo o crescimento de algas (Mentes et al., 2018). Kuehn et al. (2014) observaram taxas aumentadas de perda de massa dos detritos quando algas perifíticas estão presentes. Esses autores relataram que bactérias e fungos foram rapidamente estimulados pela exposição à luz, estabelecendo, assim, o potencial de *priming* algal sobre as atividades microbianas heterotróficas. De modo geral, a alta cobertura de macrófitas na zona litoral pode afetar as características físicas e químicas da água e, assim, o metabolismo bacteriano (Huss & Wehr, 2004; They et al., 2010).

Morfotipos bacterianos

O morfotipo dominante em todos os lagos foi o Coccus. O mesmo foi observado por Dahroug et al. (2016) em um estudo de decomposição em microcosmos com *Eichhornia azurea*. Ambientes com maior disponibilidade de recursos e nutrientes, assim como os ecossistemas em estudo, facilitam a atividade metabólica de bactérias esféricas (e.g. Coccus) e em forma de bastonetes. Em ambientes com concentrações intermediárias de nutrientes, as células são especificamente em forma de bastonetes; e em baixas concentrações de nutrientes, as células são filamentosas e possuem ramificações salientes (Young, 2006). Isso explica as maiores densidades de Coccus, Curved Rod, Regular Rod e Prosthecate, e as menores densidades de morfotipos filamentosos no nosso experimento.

A difusão é a forma pela qual as bactérias assimilam os nutrientes e o formato da célula afeta potencialmente sua assimilação (Berg & Purcell, 1977). A dependência da difusão cria uma forte tendência a formar células menores, o que aumenta a proporção superfície-volume (Koch, 1996). Células como Regular Rod são favorecidas na obtenção de nutrientes porque suas relações superfície-volume são maiores do que as de Coccus com os mesmos volumes (Beveridge, 1988). No entanto, um Coccus de um micrômetro de diâmetro demora cerca de 1 a 10 milésimo de segundos para assimilar proteínas (Schulz & Jorgensen, 2001), enquanto que bactérias em forma de bastonetes levam cerca de 0,5 segundos (Beveridge, 1988). Por outro lado, a camada de difusão de uma célula espiral, por exemplo, se sobrepõem devido às características de sua forma, diminuindo o seu acesso aos nutrientes (Young, 2006). Essas informações podem indicar que os morfotipos Coccus e Regular Rod, que apresentaram maiores densidades nos detritos, possuem forte atuação no processo de decomposição quando comparado a outros morfotipos.

Bactérias em formato Prosteca desempenham um papel proeminente e talvez especializado na absorção de fosfatos (Poindexter, 1984; Wagner et al., 2006). O morfotipo

Prosthecate aumenta a área de superfície disponível para a absorção através da haste que pode recolher nutrientes e encaminhá-los, por difusão, para o corpo da célula (Poindexter, 1981; Young, 2006). Além disso, esse morfotipo pode alongar suas hastes de modo que facilite a subida no biofilme, e se estabeleça num ambiente menos competitivo (Poindexter, 1981; Wagner et al., 2006). Melhorar a absorção de nutrientes é apenas uma função potencial para as bactérias em forma de hastes, outro fator relevante é a facilidade em se ligar a substratos por meio de adesinas (Poindexter, 1981, 1984).

Outros fatores que podem facilitar a maior densidade dos morfotipos é a facilidade de fixação e a menor predação. Para as células que não possuem motilidade, o Movimento Browniano move os formatos esféricos mais rapidamente do que outras formas (Dusenbery, 1998) e, nesse sentido, a melhor forma é o Coccus. De acordo com o mesmo autor, os formatos esféricos também possuem uma taxa de afundamento maior do que outros morfotipos, o que pode ter facilitado a sua densidade nos detritos em decomposição na região bentônica. A morfologia bacteriana ajuda a aperfeiçoar as interações entre as células e as superfícies a que se ligam. Formas de hastes permitem as células se fixar mais facilmente em ambientes com tensão de corte, por exemplo, em água corrente. Células filamentosas têm mais área de superfície para anexos em longo prazo e podem entrelaçar-se com as superfícies porosas. Os formatos esféricos, como os Coccus, podem ter acesso a pequenos poros do substrato e criar mais locais de ligação a partir de forças de cisalhamento externos. Células Prosthecate podem aproximar-se e se ligar a superfícies mais facilmente através das adesinas nas pontas dos apêndices, ou podem insinuar os apêndices em poros ou fendas dos substratos (Young, 2006). Quanto à predação, células extremamente pequenas podem evitar a captura por predadores (Jürgens & Matz, 2002; Pernthaler, 2005). Cálculos hidrodinâmicos indicam que bactérias menores que 0.5 μm de diâmetro, o pastoreio por protistas é de quatro a seis vezes menos frequente do que em células maiores (Matz et al., 2002; Matz et al., 2005; Pernthaler, 2005). A facilidade na fixação em superfícies, e formação de biofilmes pode reduzir a predação, logo favorecendo uma maior densidade do morfotipo (Pernthaler, 2005).

Influência das variáveis ambientais sobre as bactérias

Vários fatores ambientais afetam a densidade bacteriana em sistemas de água doce, incluindo pH, temperatura, nutrientes, salinidade e intensidade luminosa (Sigeo, 2005). No nosso estudo, as maiores temperaturas, pH e nutrientes foram importantes para a ocorrência de todos os morfotipos, exceto para Branched Filament. Morfotipos com ramificações são

comuns em ambientes oligotróficos (Young, 2006), diferentes dos lagos que estamos estudando que são eutrofizados.

A cobertura de macrófitas aquáticas pode causar limitação da luz nos lagos devido ao efeito de sombreamento (Mentes et al., 2018), e pode estar diminuindo a temperatura nesses ecossistemas influenciando a comunidade bacteriana, uma vez que as bactérias são favorecidas por temperaturas mais elevadas (Pascoal & Cássio, 2004). As macrófitas também podem estar influenciando no pH da água, uma vez que os menores resultados foram observados no lagos com alta cobertura. Logo, águas mais ácidas podem retardar a atividade dos microrganismos e diminuir as taxas de decomposição (Dangles & Chauvet, 2003).

As concentrações de nitrogênio e fósforo desempenham um papel importante na comunidade bacteriana, favorecendo esses microrganismos (Pascoal & Cássio, 2004; Farjalla et al., 2009). Macrófitas livres flutuantes, comuns nos lagos com alta cobertura, extraem os nutrientes diretamente da coluna de água (Thomaz, 2002) e podem estar contribuindo com as menores concentrações de fósforo nesses ambientes. Para a comunidade bacteriana, o fósforo é um fator limitante que pode influenciar a abundância dos principais grupos, sendo favorecida por concentrações mais elevadas (Schneider et al. 2012). Esses resultados, assim como observados em outros estudos, sugerem que as bactérias podem dar uma maior contribuição à decomposição em sistemas eutrofizados, principalmente quando a atividade fúngica é restrita (Pascoal & Cássio, 2004; Krevš et al., 2017).

CONCLUSÃO

A cobertura de macrófitas foi um importante preditor ambiental que regulou a ação bacteriana durante o processo de decomposição de *Erythrina crista-galli* em lagos rasos subtropicais. Nos lagos com baixa cobertura de macrófitas observamos maior densidade e biomassa bacteriana, além de maiores taxas de decomposição. Em adição, observamos que o morfotipo associado com predominância nos detritos foi o Coccus, indicando que bactérias com essa morfologia podem possuir um papel importante na decomposição do detrito. De modo geral, a comunidade bacteriana em lagos rasos parece possuir um papel fundamental na decomposição dos detritos alóctones. Além disso, ficou claro que as condições ambientais como características do detrito, presença de macrófitas e química da água foram importantes preditores do processo de decomposição mediado por bactérias. Por fim, nosso estudo é pioneiro no que diz respeito a investigar a participação bacteriana, a partir da densidade e morfologia desses organismos, no processo de decomposição em lagos rasos subtropicais da

América do Sul, e esse processo está longe de ser claro, direcionando a necessidade de mais investigações.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos o auxílio das colegas de PPG Andréa Moraes e Tauana Morés nas coletas de campo, a técnica Clara Lima pelo auxílio nas análises laboratoriais, e ao professor Dr. Ng Haig They por explicar como realizar as análises no CMEIAS. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001. LUH recebe apoio financeiro do CNPq (proc#421632/2016-0) e bolsa produtividade (proc#305203/2017-7).

REFERÊNCIAS

Albertoni EF, Hepp LU, Carvalho C, Palma-Silva C (2018) Invertebrate composition in submerged macrophyte debris: habitat and degradation time effects. *Ecología Austral*, 28(1): 093-103. <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.1.0.462>

Albertoni EF, Moraes ALDM, Guimarães PS, Palma-Silva C (2020) Invertebrates and microbiota associated with aquatic macrophyte degradation in a shallow lake in southern Brazil. *Acta Brasiliensis*, 4(1), 38-44. <https://doi.org/10.22571/2526-4338253>

Albertoni EF, Silva, CP (2010) Caracterização e importância dos invertebrados de águas continentais com ênfase nos ambientes de Rio Grande. *Cadernos de Ecologia Aquática* 5(1) : 9-27.

Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Moraes G, Leonardo J, Sparovek G (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol Z* 22(6): 711-728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>

Anesio AM, Abreu PC, Biddanda BA (2003) The role of free and attached microorganisms in the decomposition of estuarine macrophyte detritus. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 56(2): 197-201. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(02\)00152-X](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00152-X)

Bärlocher F (2005). Sporulation by aquatic hyphomycetes. In: Graça MA, Bärlocher F, Gessner MO (Ed) *Methods to study litter decomposition: a practical guide*, Springer Science & Business Media, Dordrecht, pp 185-188

Becker FG, Ramos RA, Moura LM (2007) Biodiversidade: regiões da Lagoa do Casamento e dos Butiazais de Tapes, planície costeira do Rio Grande do Sul. Brasília: Ministério do Meio Ambiente

Bedford AP (2004) A modified litter bag design for use in lentic habitats. *Hydrobiologia*, 529(1-3): 187-193

Berg HC, Purcell EM (1977) Physics of chemoreception. *Biophysical journal*, 20(2): 193-219

- Beveridge TJ (1988) The bacterial surface: general considerations towards design and function. *Can J Microbiol* 34: 363–372
- Bianchini Jr.I, Cunha-Santino MB (2008) As rotas de liberação do carbono dos detritos de macrófitas aquáticas. *Oecol Bras*, 12(1): 20-29
- Biasi C, Cogo GB, Hepp LU, Santos S (2019) Shredders prefer soft and fungal-conditioned leaves, regardless of their initial chemical traits. *Iheringia. Série Zoologia* 109. <http://dx.doi.org/10.1590/1678-4766e2019004>
- Biasi C, Graça MA, Santos S, Ferreira V (2017) Nutrient enrichment in water more than in leaves affects aquatic microbial litter processing. *Oecologia* 184(2): 555-568. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-017-3869-5>
- Bottino F, Cunha-Santino MB, Bianchini I (2019) Kinetic aspects of humic substances derived from macrophyte detritus decomposition under different nutrient conditions. *Environ Sci Pollut Res* 26(16): 15931-15942. <https://doi.org/10.1007/s11356-019-04882-z>
- Carmouze JP (1994) O metabolismo dos ecossistemas aquáticos: fundamentos teóricos, métodos de estudo e análises químicas. Edgar Blucher: FAPESP, São Paulo
- Carvalho C, Hepp LU, Palma-Silva C, Albertoni EF (2015) Decomposition of macrophytes in a shallow subtropical lake. *Limnologica* 53: 1-9. <http://dx.doi.org/doi:10.1016/j.limno.2015.04.003>
- Chen S, Wang D (2019) Responses of decomposition rate and nutrient release of floating-leaved and submerged aquatic macrophytes to vertical locations in an urban lake (Nanhu Lake, China). *Chemistry and Ecology* 35(5): 431-444. <https://doi.org/10.1080/02757540.2019.1584615>
- Cobo F (2005) Maintenance of shredders in the laboratory. In: Graça MA, Bärlocher F, Gessner MO (Ed) *Methods to study litter decomposition: a practical guide*, Springer Science & Business Media, Dordrecht pp 291-295
- Corrêa MP (1984). *Dicionário de Plantas Úteis do Brasil*, Ministério da Agricultura. Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal, Brasil
- Cunha-Santino MB, Bianchini Jr.I (2006) The aerobic and anaerobic decomposition of *Typha domingensis* Pers. *Acta Limnol. Bras* 18(3):321-334
- Dahroug Z, Santana NF, Pagioro TA (2016) *Eichhornia azurea* decomposition and the bacterial dynamic: an experimental research. *Brazilian Journal of Microbiology* 47(2): 279-286. <http://dx.doi.org/10.1016/j.bjm.2015.08.001>
- Dangles O, Chauvet E (2003) Effects of stream acidification on fungal biomass in decaying beech leaves and leaf palatability. *Water Res* 37:533-538. [https://doi.org/10.1016/S0043-1354\(02\)00359-7](https://doi.org/10.1016/S0043-1354(02)00359-7)

Dusenbery DB (1998) Fitness landscapes for effects of shape on chemotaxis and other behaviors of bacteria. *J Bacteriol* 180(22):5978–5983. <https://doi.org/10.1128/JB.180.22.5978-5983.1998>

Elosegi A, Pozo J (2005). Litter input. In: Graça MA, Bärlocher F, Gessner MO (Ed) *Methods to study litter decomposition: a practical guide*, Springer Science & Business Media, Dordrecht, pp 3-11

Farjalla VF, Marinho CC, Faria BM, Amado AM, Esteves FDA, Bozelli RL, Girollo, D (2009) Synergy of fresh and accumulated organic matter to bacterial growth. *Microb Ecol*, 57: 657-666. <https://doi.org/10.1007/s00248-008-9466-8>

Gayer PR, Mores ALM, Guimarães PS, Barbosa FG, Albertoni EF, Hepp LU. (2020) Decomposition in continental aquatic environments in a subtropical climate in South America: a scientometric review

Gessner MO, Chauvet E, Dobson M (1999) A perspective on leaf litter breakdown in streams. *Oikos* 85:377-384.

Gessner MO, Swan CM, Dang CK, Mckie BG, Bardgett RD, Wall DH, Hattenschwiler S (2010) Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology and Evolution*, 25(6): 372-380. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.010>

Gimenes KZ, Cunha-Santino MB, Bianchini Jr.I (2010) Decomposição de matéria orgânica alóctone e autóctone em ecossistemas aquáticos. *Oecol Aust* 14(4), 1036-1073. <http://dx.doi.org/10.4257/oeco.2010.1404.13>

Gonçalves Jr JF, Martins RT, Ottoni BMP, Couceiro SEM (2014) Uma visão sobre a decomposição foliar em sistemas aquáticos brasileiros. In: Hamanda N, Nessimian JL, Querino RB (Ed) *Insetos Aquáticos: Biologia, Ecologia e Taxonomia*, Manaus, Brasil pp 89-116

Graça MAS (2001) The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams – a review. *Internat Rev Hydrobiol* 86: 383-393

Graça MAS, Hyde K, Chauvet E (2016) Aquatic hyphomycetes and litter decomposition in tropical – subtropical low order streams. *Fungal Ecology* 19: 182-189. <http://dx.doi.org/10.1016/j.funeco.2015.08.001>

Gran G (1952) Determination of the equivalent point in potentiometric titrations. Part II. *The Analyst* 77(920): 661-671. <https://doi.org/10.1039/AN9527700661>

Hall JrRO, Meyer JL (1998) The trophic significance of bacteria in a detritus-based stream food web. *Ecology*, 79(6): 1995-2012

Hempel M, Blume M, Blindow I, Gross EM (2008) Epiphytic bacterial community composition on two common submerged macrophytes in brackish water and freshwater. *BMC microbiology*, 8(1), 58. <https://doi.org/10.1186/1471-2180-8-58>

- Hickenbick GR, Ferro AL, Abreu PCOV (2004) Produção de detrito de macrófitas emergentes em uma marisma do Estuário da Lagoa dos Patos: taxas de decomposição e dinâmica microbiana. *Atlântica* (Rio Grande) 26(1): 61-75.
- Hoorens B, Aerts R, Stroetenga M (2003) Does initial litter chemistry explain litter mixture effects on decomposition? *Oecologia* 137:578-586. [http:// dx.doi.org/10.1007/s00442-003-1365-6](http://dx.doi.org/10.1007/s00442-003-1365-6).
- Huss AA, Wehr JD (2004) Strong indirect effects of a submersed aquatic macrophyte, *Vallisneria americana*, on bacterioplankton densities in a mesotrophic lake. *Microbial ecology*, 47(4): 305-315. [http:// dx.doi.org/10.1007/s00248-003-1034-7](http://dx.doi.org/10.1007/s00248-003-1034-7)
- Irgang BE, Gastal JrCDS (1996) Macrófitas aquáticas da planície costeira do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, Brasil
- Jürgens K, Matz C (2002) Predation as a shaping force for the phenotypic and genotypic composition of planktonic bacteria. *Antonie Leeuwenhoek* 81:413–434. [http:// dx.doi.org/10.1023/A:1020505204959](http://dx.doi.org/10.1023/A:1020505204959)
- Kepner RL, Pratt JR (1994) Use of fluorochromes for direct enumeration of total bacteria in environmental samples: past and present. *Microbiol Rev* 58(4): 603-615.
- Koch AL (1996) What size should a bacterium be? A question of scale. *Annu Rev Microbiol* 50:317–348.
- König R, Hepp LU, Santos S (2014) Colonisation of low- and highquality detritus by benthic macroinvertebrates during leaf breakdown in a subtropical stream. *Limnologia* 45:61-68. <http://dx.doi.org/10.1016/j.limno.2013.11.001>
- Krevš A, Kučinskiene A (2017) Influence of invasive *Acer negundo* leaf litter on benthic microbial abundance and activity in the littoral zone of a temperate river in Lithuania. *Knowl Manag Aquat Ecosyst* 418: 26. <http://dx.doi.org/10.1051/kmae/2017015>
- Kuehn KA, Francoeur SN, Findlay RH, Neely RK (2014) Priming in the microbial landscape: periphytic algal stimulation of litter-associated microbial decomposers. *Ecology* 95(3):749-762.
- Lauster GH, Hanson PC, Kratz TK (2006) Gross primary production and respiration differences among littoral and pelagic habitats in northern Wisconsin lakes. *Can J Fish Aquat Sci* 63(5), 1130-1141. <http://dx.doi.org/10.1139/F06-018>
- Lennon JT, Pfaff LE (2005) Source and supply of terrestrial organic matter affects aquatic microbial metabolism. *Aquat Microb Ecol* 39(2): 107-119. <http://dx.doi.org/10.3354/ame039107>
- Liu J, Dazzo FB, Glagoleva O, Yu B, Jain AK (2001) CMEIAS: A computer-aided system for the image analysis of bacterial morphotypes in microbial communities. *Microbial Ecology* 41(3):173-194. <http://dx.doi.org/10.1007/s002480000004>.

Mackereth JFH, Heron J, Talling JF (1978) Water analysis: some revised methods for limnologists. Freshwater Biological Association, Londres

Mackinney G (1941) Absorption of light by chlorophyll solutions. *J Biol Chem* 140(2): 315-322

Massana R, Gasol JM, Bjørnsen PK, Blackburn N, Hagström Å, Hietanen S, Hygum BH, Kuparinen J, Pedrós-alió C (1997) Measurement of bacterial size via image analysis of epifluorescence preparations: description of an inexpensive system and solutions to some of the most common problems. *SCI MAR* 61: 397-407

Mathuriau C, Chauvet E (2002) Breakdown of leaf litter in a neotropical stream. *J. N. Am. Benthol. Soc* 21:384-396. <http://dx.doi.org/10.2307/1468477>

Matz C, Boenigk J, Arndt H, Jurgens K (2002) Role of bacterial phenotypic traits in selective feeding of the heterotrophic nanoflagellate *Spumella* sp. *Aquat Microb Ecol* 27:137–148

Matz C, McDougald D, Moreno AM, Yung PY, Yildiz FH, Kjelleberg S (2005) Biofilm formation and phenotypic variation enhance predation driven persistence of *Vibrio cholerae*. *Proc Natl Acad Sci* 102:16819–16824. doi 10.1073/pnas.0505350102

Meerhoff M, Fosalba C, Bruzzone C, Mazzeo N, Noordoven W, Jeppesen E (2006) An experimental study of habitat choice by *Daphnia*: plants signal danger more than refuge in subtropical lakes. *Freshwater Biology* 51(7):1320-1330. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01574.x>

Meerhoff M, Jeppesen E (2009) Shallow lakes and ponds. In: Likens GE (Ed) *Encyclopedia of Inland Waters*, pp 645-655

Mentes A, Szabó A, Somogyi B, et al (2018) Differences in planktonic microbial communities associated with three types of macrophyte stands in a shallow lake. *FEMS Microbiology Ecology*, 94(2). <http://dx.doi.org/10.1093/femsec/fix164/4675209>

Norland S (1993) The relationship between biomass and volume of bacteria. In: Kemp PF, Sherr BF, Sherr EB, Cole JJ (Ed) *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*

Oksanen FJ, Blanchet G, Friendly M et al (2018) *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-3. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

Overbeck GE, Müller SC, Fidelis A, et al (2007) Brazil's neglected biome: the South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 9(2):101-116. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ppees.2007.07.005>

Pabst S, Scheifhacken N, Esselschwerdt JH, Wantzen K (2008) Leaf litter degradation in the wave impact zone of a pre-alpine lake. *Hydrobiologia* 613: 117-131. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-008-9477-y>

Pace ML, Cole JJ (1994) Comparative and experimental approaches to top-down and bottom-up regulation of bacteria. *FEMS Microbiology Ecology* 28(2): 181-193. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00166807>

- Pascoal C, Cássio F (2004) Contribution of fungi and bacteria to leaf litter decomposition in a polluted river. *Appl Environ Microbiol* 70(9), 5266-5273. <http://dx.doi.org/10.1128/AEM.70.9.5266-5273.2004>
- Pernthaler J (2005) Predation on prokaryotes in the water column and its ecological implications. *Nat Rev Microbiol* 3:537-546. <http://dx.doi.org/10.1038/nrmicro1180>
- Petersen RC, Cummins KW (1974) Leaf processing in a woodland stream. *Freshwat Biol* 4(4): 343-368. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1974.tb00103.x>
- Pieczyńska E (1986) Sources and fate of detritus in the shore zone of lakes. *Aquatic Botany*, 25, 153-166.
- Poindexter JS (1981) The caulobacters: ubiquitous unusual bacteria. *Microbiol Rev* 45:123-179.
- Poindexter JS (1984) The role of calcium in stalk development and in phosphate acquisition in *Caulobacter crescentus*. *Arch Microbiol* 138:140-152.
- R Core Team (2017) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Ramseyer Ú, Marchese M (2009) Leaf litter of *Erythrina crista-galli* L.(ceibo): trophic and substratum resources for benthic invertebrates in a secondary channel of the Middle Paraná River. *Limnetica* 28(1), 001-10
- Rezende RS, Gonçalves JrJF, Petrucio MM (2010) Leaf breakdown and invertebrate colonization of *Eucalyptus grandis* (Myrtaceae) and *Hirtella glandulosa* (Chrysobalanaceae) in two Neotropical lakes. *Acta Limnologica Brasiliensia* 22(1): 23-34. <https://doi.org/10.4322/actalb.02201004>
- Rezende RS, Novaes JLC, Albuquerque CQ, Costa RS, Junior JFG (2018). Aquatic invertebrates increase litter breakdown in Neotropical shallow semi-arid lakes. *Journal of arid environments* 154:8-14
- Rincón J, Martínez I (2006) Food quality and feeding preferences of *Phylloicus* sp. (Trichoptera: Calamoceratidae). *J N Am Benthol Soc* 25:209-215. [https://doi.org/10.1899/0887-3593\(2006\)25\[209:FQAFPO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1899/0887-3593(2006)25[209:FQAFPO]2.0.CO;2)
- Santschi F, Gounand I, Harvey E, Altermatt F (2018) Leaf litter diversity and structure of microbial decomposer communities modulate litter decomposition in aquatic systems. *Functional ecology* 32(2), 522-532. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12980>
- Scheffer M, Jeppesen E (2007). Regime shifts in shallow lakes. *Ecosystems*, 10(1): 1-3. <https://doi.org/10.1007/s10021-006-9002-y>
- Schneider T, Keiblinger KM, Schmid E et al (2012) Who is who in litter decomposition? Metaproteomics reveals major microbial players and their biogeochemical functions. *The ISME journal* 6(9): 1749

- Schulz HN, Jørgensen BB (2001) Big bacteria. *Annu Rev Microbiol* 55:105-137
- Sethi S, Datta A, Gupta BL, Gupta S (2013) Optimization of cellulase production from bacteria isolated from soil. *ISRN biotechnology*. <http://dx.doi.org/10.5402/2013/985685>
- Sigee D (2005) *Freshwater microbiology: biodiversity and dynamic interactions of microorganisms in the aquatic environment*. John Wiley & Sons
- Silva DJ, Valduga AT, Molozzi J, Fornel R, Restello RM, Hepp LU (2018). Leaching of carbon from native and non-native leaf litter of subtropical riparian forests. *Journal of Limnology*, 77(2). <http://dx.doi.org/10.4081/jlimnol.2018.1662>
- Siuda W, Chróst RJ (2002) Decomposition and utilization of particulate organic matter by bacteria in lakes of different trophic status. *Pol J Environ Stud* 11(1): 53-65
- Song N, Yan ZS, Cai HY, Jiang HL (2013) Effect of temperature on submerged macrophyte litter decomposition within sediments from a large shallow and subtropical freshwater lake. *Hydrobiologia* 714(1), 131-144. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-013-1529-2>
- Stefanidis K, Dimitriou E (2019) Differentiation in Aquatic Metabolism between Littoral Habitats with Floating-Leaved and Submerged Macrophyte Growth Forms in a Shallow Eutrophic Lake. *Water* 11(2): 287. <http://dx.doi.org/10.3390/w11020287>
- Teeling H, Fuchs BM, Bennke CM, et al (2016) Recurring patterns in bacterioplankton dynamics during coastal spring algae blooms. *Microbiology and infectious disease* <https://doi.org/10.7554/eLife.11888.001>
- Telöken F, Albertoni EF, Hepp LU, Palma-Silva C (2014) Aquatic invertebrates associated with *Salix humboldtiana* litter in a subtropical stream. *Ecología Austral* 24(02), 220-228.
- Telöken F, Albertoni EF, Silva, CP (2011) Leaf degradation of *Salix humboldtiana* Willd. (Salicaceae) and invertebrate colonization in a subtropical lake (Brazil). *Acta Limnologica Brasiliensia* 23:30-41. <https://doi.org/10.4322/actalb.2011.016>
- They NH, Marques DDM (2019) The structuring role of macrophytes on plankton community composition and bacterial metabolism in a large subtropical shallow lake. *Acta Limnologica Brasiliensia* 31. <https://doi.org/10.1590/S2179-975X10017>
- They NH, Motta MD, Jeppesen E, Søndergaard M (2010) Bacterioplankton in the littoral and pelagic zones of subtropical shallow lakes. *Hydrobiologia* 646(1): 311-326. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0177-z>
- Thomaz SM (2002) Fatores ecológicos associados à colonização e ao desenvolvimento de macrófitas aquáticas e desafios de manejo. *Planta Daninha* 20(1): 21-33
- Thomaz SM, Cunha ERD (2010) The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 22(2): 218-236. <https://doi.org/10.4322/actalb.02202011>

Torremorell A, Pérez G, Lagomarsino L, Huber P, Queimaliños C, Bustingorry J, Fermani P, Llamas ME, Unrein F (2015) Microbial pelagic metabolism and CDOM characterization in a phytoplankton-dominated versus a macrophyte-dominated shallow lake. *Hydrobiologia* 752(1): 203-221. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-014-2057-4>

Trindade CRT, Pereira SA, Albertoni EF, Palma-Silva C (2010) Caracterização e importância das macrófitas aquáticas com ênfase nos ambientes límnicos do Campus Carreiros-FURG, Rio Grande, RS. *Cadernos de Ecologia Aquática* 5(2):1-22

Valderrama JC (1981) The simultaneous analysis of total nitrogen and phosphorus in natural waters. *Marine Chemistry* 10:109-122. [https://doi.org/10.1016/0304-4203\(81\)90027-X](https://doi.org/10.1016/0304-4203(81)90027-X)

van Donk E, van de Bund WJ (2002) Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. *Aquatic botany* 72(3-4): 261-274

Vieira EF, Rangel SRS (1988) Planície costeira do Rio Grande do Sul: geografia física, vegetação e dinâmica sócio-demográfica. Sagra, Brasil

Wagner JK, Setayeshgar S, Sharon LA, Reilly JP, Brun YV (2006) A nutrient uptake role for bacterial cell envelope extensions. *Proc Natl Acad Sci USA* 103:11772–11777. <https://doi.org/10.1073/pnas.0602047103>

Webster JR, Benfield EF (1986) Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Ann Rev Ecol Syst* 17(1), 567-594

Wetzel RG (1991) Extracellular enzymatic interactions: Storage, redistribution and interspecific communication. In: Chrost RJ (Ed) *Microbial Enzymes in Aquatic Environment*, Springer-Verlag, New York, pp 6-26

Wu QL, Zwart G, Wu J, et al (2007) Submersed macrophytes play a key role in structuring bacterioplankton community composition in the large, shallow, subtropical Taihu Lake, China. *Env Microbiol* 9:2765–2774. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2007.01388.x>

Young KD (2006) The selective value of bacterial shape. *Microbiol Mol Biol Rev* 70(3): 660-703. <https://doi.org/10.1128/MMBR.00001-06>

Zhang L, Zhang S, Lv X, Qiu Z, Zhang Z, Yan L (2018) Dissolved organic matter release in overlying water and bacterial community shifts in biofilm during the decomposition of *Myriophyllum verticillatum*. *Science of The Total Environment* 633:929-937. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.03.275>

Zhao B, Xing P, Wu QL (2017) Microbes participated in macrophyte leaf litters decomposition in freshwater habitat. *FEMS Microbiology Ecology* 93(10), fix108. <https://doi.org/10.1093/femsec/fix108>

CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS

O conhecimento sobre processo de decomposição de detritos orgânicos em ecossistemas aquáticos em clima subtropical ainda é incipiente. As variações climáticas e características peculiares das regiões que são contempladas pelo clima subtropical fazem com que os ambientes aquáticos apresentem padrões e processos ecológicos particulares, quando comparados a ecossistemas tropicais e temperados, por exemplo.

Através dos resultados gerados no primeiro capítulo desta dissertação, podemos observar uma grande lacuna no conhecimento científico sobre o processo de decomposição nos ecossistemas aquáticos subtropicais da América do Sul, especificamente sobre os ecossistemas lênticos. Embora tenhamos observado um interesse recente na limnologia subtropical, as informações sobre o processo ainda são incipientes. Além disso, observamos que há uma necessidade no aprofundamento dos estudos com os componentes biológicos (em especial microrganismos) no processamento da matéria orgânica, a fim de compreender o metabolismo desses ecossistemas.

No segundo capítulo, exploramos uma das lacunas do conhecimento sobre a decomposição de matéria orgânica em ambientes lacustres subtropicais, apontadas pelo nosso estudo cienciométrico. Nosso estudo experimental avaliou o processo de decomposição de matéria orgânica alóctone mediado por bactérias em lagos rasos subtropicais com diferentes níveis de coberturas de macrófitas aquáticas. Os resultados obtidos através desse experimento demonstraram que a cobertura de macrófitas foi um importante preditor ambiental, assim como as características físicas e químicas da água e do detrito, que regulou a ação bacteriana durante o processo de decomposição da *Erythrina crista-galli* em lagos rasos subtropicais. A comunidade bacteriana em lagos rasos pode ter papel fundamental no processo de decomposição nesses ambientes, uma vez que fungos e invertebrados fragmentadores são pouco frequentes e, conseqüentemente, possuem ação discreta na decomposição dos detritos alóctones.

Com base nos resultados obtidos nesta dissertação pudemos propor um modelo conceitual para explicar a influência da cobertura de macrófitas na comunidade bacteriana associada aos detritos (Figura 1). Nos lagos com baixa cobertura de macrófitas observamos maiores concentrações de nutrientes, embora esses resultados não tenham diferido estatisticamente. Além disso, observamos as maiores temperaturas da água, pH e menor turbidez. A baixa cobertura de macrófitas favoreceu o fitoplâncton através do aumento de luz na coluna da água, temperatura e menor alelopatia, e conseqüentemente a comunidade

bacteriana. A baixa cobertura de macrófitas também diminui a disponibilidade de habitat de possíveis predadores (e.g. protozoários e invertebrados) da comunidade bacteriana. Por conseguinte, esses fatores podem estar favorecendo as maiores densidades bacterianas e taxas de decomposição observadas nos lagos com baixa cobertura de macrófitas. Ao contrário, nos lagos com alta cobertura de macrófitas, foram observadas as menores temperaturas e pH. Além disso, possivelmente a alelopatia e o sombreamento causado pelas macrófitas podem ter dificultado o estabelecimento do fitoplâncton. Além de aumentar a disponibilidade de habitat e favorecer a comunidade de possíveis predadores. Consequentemente, a densidade bacteriana foi menor, assim como as taxas de decomposição em lagos com alta cobertura de macrófitas. Embora esse padrão exija mais dados para a construção de um modelo apropriado para os lagos rasos subtropicais, nossos resultados refletem a influência da cobertura de macrófitas na comunidade bacteriana e no processo de decomposição.

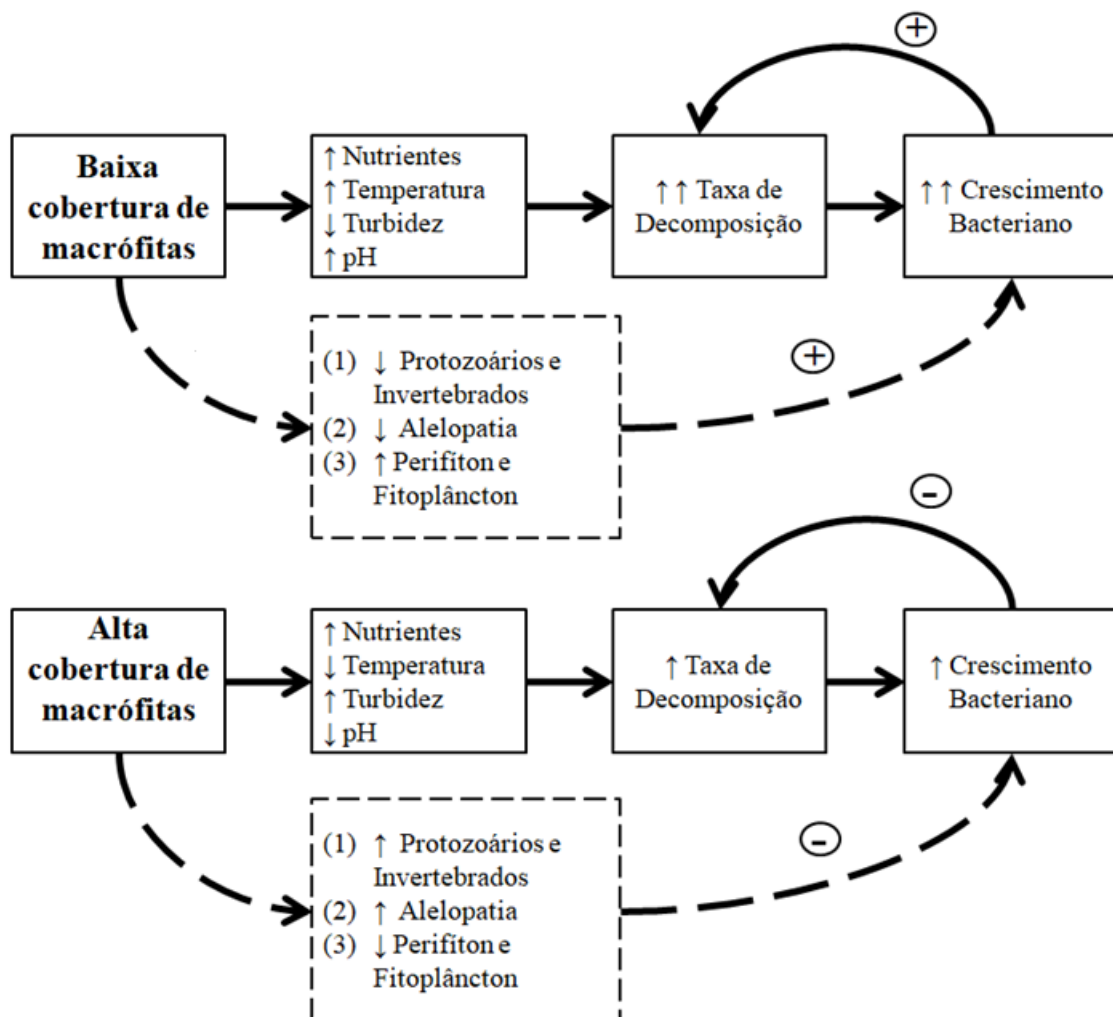


Figura 1: Modelo conceitual proposto descrevendo a influência da cobertura de macrófitas em lagos rasos subtropicais sobre variáveis bióticas e abióticas relacionadas à taxa de

decomposição de material alóctone. As linhas e box pontilhados refere-se a fatores não mensurados neste trabalho, mas que podem estar influenciando na comunidade bacteriana.

Por fim, nosso estudo é pioneiro no que diz respeito a investigar a participação bacteriana, a partir da densidade e morfologia desses organismos, no processo de decomposição de material orgânico alóctone em lagos rasos subtropicais. No entanto, esse processo está longe de ser claro, direcionando a necessidade de mais investigações. Sugerimos como perspectivas de desdobramento deste estudo a continuação da avaliação dos processos de decomposição em diferentes ecossistemas aquáticos subtropicais, a fim de preencher as lacunas no conhecimento para essa região observados através do nosso estudo cienciométrico. Nesse sentido, dos estudos que têm sido realizados até o momento, inúmeros outros pontos podem ser aprimorados em futuros estudos. No que diz respeito aos estudos com os diferentes componentes biológicos, a diversidade de invertebrados detritívoros na região é pouco elucidado, sendo necessários estudos que enfoquem a análise alimentar desses organismos. Em termos de microrganismos, é necessária uma melhor compreensão dos fungos aquáticos associados à decomposição. Em relação ao componente bacteriano envolvido no processo de decomposição, a utilização de técnicas mais avançadas para as análises desses microrganismos, estudos em ecossistemas com diferentes graus de trofia, estudos em microcosmos com período maior de incubação, e com diferentes tipos de detritos podem elucidar perguntas sobre o papel desses organismos no metabolismo dos ecossistemas relacionado ao processamento da matéria orgânica. Portanto, como perspectiva de estudos futuros é extremamente importante a avaliação do papel de cada componente biológico no processamento da matéria orgânica em ambientes aquáticos subtropicais.