

UNIVERSIDADE DO ALGARVE

FACULDADE DE CIÊNCIAS DO MAR E DO AMBIENTE

ESTRUTURA E DINÂMICA DA TEIA ALIMENTAR MICROBIANA
NA RIA FORMOSA

(Tese para a obtenção do grau de doutor no ramo de
Ciências do Mar, especialidade de Oceanografia)

ANA MARIA BRANCO BARBOSA

Orientador: Professora Doutora Helena M. L. D. Galvão

Constituição do Júri:

Presidente: Reitor da Universidade do Algarve

Vogais: Professor Doutor Jorma Kuparinen

Professor Doutor Sadat N. X. Muzavor

Professora Doutora Helena M. L. D. Galvão

Investigadora Doutora Maria Teresa C. de J. Moita Garnel

Faro
(2006)

AGRADECIMENTOS

À Prof. Doutora Helena Galvão, que me acompanhou desde os velhos tempos da Microbiologia I, em 1984, pelos ensinamentos, orientação e espírito crítico.

Ao Sr Magro, antigo funcionário da Universidade do Algarve, pela total disponibilidade nas campanhas de amostragem, nas experiências e, por vezes, no laboratório. Sem o seu empenho e sem as sandes de pão integral com queijo fresco preparadas pela sua esposa, este estudo teria sido muito diferente.

Ao Prof Sadat Muzavor pelo empenho que sempre colocou na minha formação.

Ao Doutor Klaus Gocke e ao Prof. Bernt Zeitzschel por me terem recebido, diversas vezes, no Institut fur Meereskunde (Universitat Kiel, Alemanha), e me terem mostrado outros microrganismos, outros mares e uma excelente biblioteca.

Ao Doutor David Montagnes por me ter recebido na School of Oceanography (University of Washington, EUA), pelos ensinamentos sobre os ciliados, pelo fabuloso pão de banana e pelos passeios inspiradores na paisagem extraordinária da *British Columbia*.

Ao Dr Pedro Lino pelo apoio na realização das experiências e pela representação esquemática das câmaras.

Ao Prof Doutor Joaquim Luís pela imagem do Golfo de Cadiz que implicou a utilização do famoso MIRONE.

À Junta Nacional de Investigação Científica e Tecnológica pela bolsa concedida (BD/762/90-IG) para desenvolver parte deste trabalho.

Aos meus alunos porque são um motor de evolução e porque, para mim, é tão importante aprender como ensinar.

À Dr Rita Domingues (“A minha vida parece uma novela mexicana”) pela paciência, imensa, na leitura do manuscrito e pelas sugestões.

Aos meus amigos, de sempre, a Alex, a 13zinha e o φisca, por estarem sempre presentes. À 13zinha, em especial, pela leitura do manuscrito, pelas sugestões (“a interface ...perspectiva global, boa!”) e pela motivação na fase final (“bom andamento”).

Aos meus pais, pelo seu apoio desde sempre.

Aos Homens da minha vida, o muito grande, Óscar, e o mais pequeno, Martim, por tudo.

NOME: Ana Maria Branco Barbosa
FACULDADE: Faculdade de Ciências do Mar e do Ambiente
ORIENTADOR: Prof. Doutora Helena Galvão
DATA: 11 Maio 2006
TÍTULO DA TESE:
Estrutura e dinâmica da teia alimentar microbiana na Ria Formosa

RESUMO

A estrutura da teia alimentar microbiana no sistema lagunar Ria Formosa (SE-Portugal) foi investigada através da amostragem semanal do bacterioplâncton heterotrófico, fitoplâncton e protistas fagotróficos ao longo de um ciclo anual. A aplicação da técnica de filtração diferencial, acoplada à utilização de câmaras de difusão incubadas *in situ*, foi utilizada para quantificar as taxas de crescimento, a produção e os fluxos tróficos entre estes grupos. O fitoplâncton e o bacterioplâncton apresentaram um ciclo sazonal unimodal com valores máximos de biomassa e crescimento no Verão. As diatomáceas dominaram a comunidade apenas no Verão e não exibiram sinais de limitação do crescimento pela disponibilidade de nutrientes. O microzooplâncton removeu, em média, 44% da produção fitoplanctónica e 68% da produção bacteriana por dia. No período de Outono-Primavera a comunidade planctónica exibiu um modo de funcionamento mais heterotrófico. A produção bacteriana foi suportada por fontes de matéria orgânica alóctones ao sistema pelágico, provavelmente associadas aos produtores bentónicos. Neste período, a produção de microrganismos heterotróficos representou 70 a 80% da produção total disponível para os metazoários. A produção fitoplanctónica e bacteriana não foram suficientes para suportar a produção dos ciliados. Assim, a ingestão de recursos alimentares bentónicos pelos ciliados é uma hipótese a considerar.

Palavras-chave: bacterioplâncton, fitoplâncton, Ria Formosa, ciliados, nanoflagelados aplastídicos

STRUCTURE AND DYNAMICS OF THE MICROBIAL FOOD WEB IN THE RIA FORMOSA

ABSTRACT

The structure of the microbial food web in the Ria Formosa coastal lagoon (SE-Portugal) was studied through weekly sampling of heterotrophic bacterioplankton, phytoplankton and phagotrophic protists. Application of differential filtration, coupled with *in situ* incubations using diffusion chambers, allowed estimation of growth rates, production and trophic fluxes between microbial components. Both phytoplankton and bacterioplankton exhibited a unimodal seasonal cycle with biomass and growth maxima during summer. Diatoms dominated phytoplankton community only during summer and showed no evidence of growth limitation due to nutrient availability. Microzooplankton removed, on a daily average, 44% of phytoplankton production and 68% of bacterioplankton production. Between Fall and mid-Spring, the planktonic community displayed a more heterotrophic state. Bacterial production was supported by non pelagic DOC (dissolved organic carbon) sources, probably derived from benthic producers. During this period, heterotrophic microorganisms represented 70 to 80% of total production available to metazoa. Ciliate production exceeded phytoplankton and bacterial production. Therefore, the direct ingestion of benthic resources by the ciliates should be considered.

key-words: bacterioplankton, phytoplankton, Ria Formosa, ciliates, aplastidic nanoflagellates

Índice geral

Título	i
Agradecimentos	ii
Resumo	iii
Abstract	iv
Índice geral	v
Índice de figuras	ix
Índice de tabelas	xviii
Lista de abreviaturas	xxi
Capítulo I - Introdução geral	1
1. Importância da teia alimentar microbiana no ambiente marinho	2
2. Objectivos da tese	5
3. Estrutura da tese	6
Capítulo II - Material e Métodos	9
1. Caracterização geral da área de estudo	10
2. Abordagem metodológica	12
2.1 Programa de amostragem regular	13
2.1.1 Estratégia de amostragem	13
2.1.2 Caracterização físico-química do ambiente	16
2.1.2.1 Ambiente físico	16
2.1.2.2 Ambiente luminoso	17
2.1.2.3 Ambiente climatológico/nutricional	19
2.1.3 Caracterização da comunidade fitoplanctónica	21
2.1.3.1 Concentração de clorofila <i>a</i>	21
2.1.3.2 Composição e abundância de fitoplâncton	22
2.1.3.3 Biomassa de fitoplâncton	26
2.1.3.4 Taxa de crescimento aparente do fitoplâncton	29
2.1.4 Caracterização da comunidade de bacterioplâncton heterorófico	29
2.1.4.1 Abundância do bacterioplâncton heterorófico	29
2.1.4.2 Volume celular do bacterioplâncton heterorófico	31
2.1.4.3 Biomassa do bacterioplâncton heterorófico	32
2.1.5 Caracterização do protistoplâncton fagotrófico	33
2.1.5.1 Abundância do protistoplâncton fagotrófico	33
2.1.5.2 Biomassa do protistoplâncton fagotrófico	36
2.1.5.3 Alimento potencialmente disponível para os protistas fagotróficos	38
2.2 Estudo experimental	39
2.2.1 Estratégia experimental geral	39
2.2.2 Caracterização das câmaras de difusão	41
2.2.3 Protocolo experimental	45
2.2.4 Cálculo das taxas de crescimento e produção	47
2.2.5 Avaliação do grau de limitação do crescimento do fitoplâncton e protistoplâncton fagotrófico	50

2.2.6 Cálculo das taxas de predação e do impacto de predação	52
2.2.7 Dieta alimentar e eficiência de crescimento da assembleia de flagelados aplastídicos	54
2.2.8 Dieta alimentar de planctontes com dimensões entre 10 μm e 100 μm	56
2.2.9 Demanda bacteriana de carbono	57
2.2.10 Avaliação crítica da estratégia e condições experimentais	57
2.3 Tratamento estatístico	65
Capítulo III - Estrutura e dinâmica sazonal da comunidade fitoplanctónica no interior da Ria Formosa e na interface com o sistema costeiro adjacente	69
1. Introdução	70
2. Material e métodos	74
3. Resultados	75
3.1 Programa de amostragem regular	75
3.1.1 Caracterização geral do ambiente	75
3.1.1.1 Ambiente físico	75
3.1.1.2 Ambiente luminoso	77
3.1.1.3 Ambiente climatológico/nutricional	78
3.1.1.4 Protistoplâncton fagotrófico	85
3.1.2 Abundância, biomassa e composição da comunidade fitoplanctónica	87
3.1.2.1 Variabilidade espacial	87
3.1.2.1.1 Estrutura geral da comunidade fitoplanctónica	87
3.1.2.1.2 Estrutura de grupos específicos de fitoplâncton	91
3.1.2.1.3 Estrutura específica da comunidade fitoplanctónica	97
3.1.2.2 Variabilidade tidal	99
3.1.2.3 Variabilidade sazonal	101
3.1.2.3.1 Concentração de clorofila <i>a</i>	101
3.1.2.3.2 Abundância e biomassa totais de fitoplâncton	103
3.1.2.3.3 Concentração de clorofila <i>a</i> versus biomassa fitoplanctónica	105
3.1.2.3.4 Abundância e biomassa de grupos específicos de fitoplâncton	107
3.1.2.3.5 Estrutura específica da comunidade fitoplanctónica	121
3.1.3 Estabelecimento de modelos de previsão	127
3.1.4 Fluxos de biomassa de fitoplâncton entre a Ria Formosa e a zona costeira adjacente	129
3.2 Estudo experimental	130
3.2.1 Caracterização geral no início das experiências	130
3.2.2 Taxa de crescimento	132
3.2.3 Taxa de predação e impacto da predação	141
3.2.4 Produção fitoplanctónica	145
3.3 Aplicação de modelos de previsão	148
4. Discussão	149
4.1 Variabilidade espacial	149
4.1.1 Abundância, biomassa e produção de fitoplâncton	149
4.1.2 Composição específica	156
4.1.3 Estrutura em classes dimensionais	161
4.2 Variabilidade tidal	164
4.2.1 Variabilidade tidal semi-diurna	164
4.2.2 Variabilidade tidal quinzenal	167
4.3 Variabilidade sazonal no interior da Ria Formosa	171
4.3.1 Dinâmica da comunidade fitoplanctónica	171
4.3.1.1 Regulação do crescimento	172
4.3.1.2 Regulação da biomassa	181
4.3.1.3 Predação do fitoplâncton pelo microzooplâncton	185
4.3.2 Dinâmica de grupos específicos de fitoplâncton	189

4.3.2.1 <i>Synechococcus</i>	191
4.3.2.2 Picofitoplâncton eucariótico	196
4.3.2.3 Flagelados plastídicos	199
4.3.2.4 Diatomáceas	206
4.3.2.5 Dinoflagelados	213
4.4 Variabilidade sazonal na interface com a zona costeira adjacente	216
4.4.1 Dinâmica do afloramento costeiro	216
4.4.2 Dinâmica da comunidade fitoplanctónica	217
4.4.3 Dinâmica de grupos específicos de fitoplâncton	224
4.4.3.1 Picofitoplâncton	225
4.4.3.2 Flagelados plastídicos	227
4.4.3.3 Diatomáceas	230
4.4.3.4 Dinoflagelados	232
5. Síntese final	234
Capítulo IV - Dinâmica sazonal do bacterioplâncton heterotrófico no interior da Ria Formosa e na interface com o sistema costeiro adjacente	241
1. Introdução	242
2. Material e métodos	246
3. Resultados	247
3.1 Programa de amostragem regular	247
3.1.1 Caracterização geral do ambiente	247
3.1.1.1 Variáveis físicas e climatológicas	247
3.1.1.2 Protistoplâncton fagotrófico	247
3.1.2 Abundância e biomassa do bacterioplâncton heterotrófico	248
3.1.2.1 Variabilidade espacial	248
3.1.2.2 Variabilidade tidal	249
3.1.2.3 Variabilidade sazonal	250
3.1.3 Estabelecimento de modelos de previsão	254
3.1.4 Fluxos de biomassa bacteriana entre a Ria Formosa e a zona costeira	256
3.2 Estudo experimental	257
3.2.1 Caracterização geral no início das experiências	257
3.2.2 Taxa de crescimento do bacterioplâncton heterotrófico	258
3.2.3 Produção e demanda bacteriana de carbono	261
3.2.4 Taxa de predação e impacto da predação	264
4. Discussão	266
4.1 Variabilidade espacial	266
4.2 Variabilidade tidal	272
4.3 Variabilidade sazonal no interior da Ria Formosa	275
4.3.1 Regulação do crescimento	277
4.3.1.1 Temperatura	277
4.3.1.2 Ambiente nutricional: importância do fitoplâncton	279
4.3.1.3 Ambiente nutricional: outras fontes de matéria orgânica	282
4.3.2 Regulação da biomassa	291
4.3.3 Predação do bacterioplâncton heterotrófico pelo microzooplâncton	293
4.3.4 Regulação do volume celular médio do bacterioplâncton heterotrófico	297
4.4 Variabilidade sazonal na interface com a zona costeira adjacente	298
5. Síntese final	300
Capítulo V - Estrutura e dinâmica sazonal do protistoplâncton fagotrófico no interior da Ria Formosa e na interface com o sistema costeiro adjacente	305
1. Introdução	306
2. Material e métodos	309

3. Resultados	309
3.1 Programa de amostragem regular	309
3.1.1 Caracterização geral do ambiente	309
3.1.1.1 Variáveis físicas e climatológicas	309
3.1.1.2 Disponibilidade de alimento para o protistoplâncton fagotrófico	310
3.1.2 Abundância, biomassa e composição do protistoplâncton fagotrófico	314
3.1.2.1 Variabilidade espacial	314
3.1.2.2 Variabilidade tidal	318
3.1.2.3 Variabilidade sazonal	321
3.1.2.3.1 Abundância e biomassa de protistoplâncton fagotrófico	321
3.1.2.3.2 Abundância e biomassa de nanoflagelados aplastídicos	322
3.1.2.3.3 Abundância e biomassa de ciliados	325
3.1.2.3.4 Abundância e biomassa de grupos funcionais de ciliados	328
3.1.2.3.5 Estrutura da comunidade de protistoplâncton fagotrófico	332
3.1.3 Fluxos de biomassa de protistoplâncton fagotrófico entre a Ria Formosa e a zona costeira adjacente	333
3.2 Estudo experimental	335
3.2.1 Caracterização geral no início das experiências	335
3.2.2 Taxa de crescimento de nanoflagelados aplastídicos e ciliados	338
3.2.3 Produção do protistoplâncton fagotrófico	343
3.2.4 Taxa de predação de nanoflagelados aplastídicos e impacto da predação	344
3.2.5 Actividade alimentar <i>per capita</i> dos nanoflagelados aplastídicos	345
3.2.6 Dieta alimentar do microzooplâncton	347
4. Discussão	351
4.1 Variabilidade espacial	351
4.1.1 Abundância e biomassa de protistoplâncton fagotrófico	351
4.1.2 Crescimento e produção de protistoplâncton fagotrófico	356
4.2 Variabilidade tidal	359
4.3 Variabilidade sazonal no interior da Ria Formosa	362
4.3.1 Nanoflagelados aplastídicos	362
4.3.1.1 Regulação do crescimento	363
4.3.1.2 Regulação da biomassa	368
4.3.1.2 Predação dos nanoflagelados aplastídicos pelo microzooplâncton	370
4.3.2 Ciliados	373
4.3.2.1 Regulação do crescimento	378
4.3.2.2 Regulação da biomassa	383
4.4 Variabilidade sazonal na interface com a zona costeira adjacente	385
4.4.1 Nanoflagelados aplastídicos	385
4.4.2 Ciliados	387
5. Síntese final	389
Capítulo VI - Estrutura e fluxos de carbono na teia alimentar microbiana da Ria Formosa	395
1. Estrutura da teia alimentar microbiana no interior da Ria Formosa e na interface com a zona costeira adjacente	396
2. Fluxos de biomassa microbiana entre a Ria Formosa e a zona costeira	399
3. Fluxos de carbono na teia alimentar microbiana da Ria Formosa	400
3.1 Outono, Inverno e início da Primavera	402
3.1 Final da Primavera e Verão	408
4. Conclusões e considerações finais	416
Capítulo VII - Referências bibliográficas	421
Anexo	

Índice de figuras

Capítulo I

Figura 1.1 - Representação esquemática da teia alimentar microbiana, constituída por bacterioplâncton heterotrófico, fitoplâncton e protistas fagotróficos bacterívoros e herbívoros, com indicação dos fluxos tróficos directos e dos fluxos de DOC e POC detritico. A acção da lise viral enquadra-se nos fluxos de DOC e POC. Actualizado a partir de Sherr & Sherr (2000). 4

Capítulo II

Figura 2.1 - **(A)** Enquadramento da zona de estudo na margem continental Sul de Portugal, com indicação da morfologia costeira, topografia de fundo (linhas isobatimétricas em metros) e principais afluentes. **(B)** Representação esquemática do sistema lagunar Ria Formosa com indicação das barras actuais do sistema e localização dos principais agregados populacionais. 11

Figura 2.2 - Imagem de satélite do sector oeste da Ria Formosa com localização das estações amostragem, Estação Laguna **(A)** e Estação Barra **(B)**, e de outras zonas de interesse para o estudo. 14

Figura 2.3 - Representação esquemática das câmaras de difusão utilizadas para avaliação das taxas de crescimento e predação *in situ*. **(A)** Câmara tipo A, em policarbonato, com capacidade de 170 mL (adaptado de Galvão, 1990); **(B)** Câmara tipo B, em acrílico tipo plexiglass, com capacidade de 985 mL. 43

Figura 2.4 - Variação da concentração de $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ (X_t , em mM) ao longo do tempo (t , em h) no interior de câmaras de difusão tipo A ($n=2$) e tipo B ($n=2$), incubadas *in situ* (Estação Laguna, Ria Formosa), e respectivos modelos exponenciais de ajustamento. 44

Capítulo III

Figura 3.1 - Variação da temperatura e salinidade em amostras sub-superficiais de água numa região interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março de 1991 a Janeiro de 1993, em diferentes situações de maré. 76

Figura 3.2 - Variação da intensidade média da radiação PAR na camada de mistura (I_m) numa região interior da Ria Formosa (Estação Laguna), numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra) e valores estimados para a plataforma continental algarvia no período de Março de 1991 a Janeiro de 1993. 78

Figura 3.3 - Variação da precipitação diária na zona ocidental da Ria Formosa (Estação Meteorológica do Aeroporto de Faro) no período de Março de 1991 a Janeiro de 1993. 79

Figura 3.4 - Variação da diferença entre a temperatura da água na Estação Barra em situação de máxima influência oceânica (T_{PM}) e a temperatura média diária do ar na Estação Meteorológica do Aeroporto de Faro (T_{ar}) no período de Março de 1991 a Janeiro de 1993. 79

Figura 3.5 - Variação da velocidade média diária do vento (m.s^{-1}) na Estação Meteorológica do Aeroporto de Faro no período de Março 1991 a Janeiro 1993. 81

Figura 3.6 - Distribuição diária da direcção do vento por octantes (% de ocorrências) e velocidade média mensal do vento (VV, em m.s ⁻¹) medidas na Estação Meteorológica do Aeroporto de Faro em meses dominados por ventos do quadrante oeste e do quadrante este.	81
Figura 3.7 - Variação do transporte de Ekman médio diário (Q_v , m ³ .s ⁻¹ .km ⁻¹) na costa Algarvia calculado com base na intensidade e direcção do vento medidos na Estação Meteorológica do Aeroporto de Faro para os anos de 1991, 1992 e Janeiro 1993.	82
Figura 3.8 - Distribuição da temperatura superficial da água na Península Ibérica obtida por radiometria avançada de alta resolução (AVHRR), em 14 Setembro 1991.	83
Figura 3.9 - Variação da concentração de nanoflagelados aplastídicos e ciliados numa região interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março de 1991 a Março de 1992.	86
Figura 3.10 - Contribuição percentual média anual de vários grupos taxonómicos e/ou morfológicos e classes dimensionais para a abundância e biomassa totais de fitoplâncton nas Estações Laguna (A) e Barra (B) no período de Março 1991 a Março 1992.	90
Figura 3.11 - Contribuição percentual média anual de vários grupos morfológicos e/ou taxonómicos para a abundância e biomassa totais de flagelados plastídicos nas Estações Laguna (A) e Barra (B) no período de Março 1991 a Março 1992.	94
Figura 3.12 - Contribuição percentual média anual de diferentes <i>taxa</i> para a abundância e biomassa totais de dinoflagelados plastídicos nas Estações Laguna (A) e Barra (B) no período de Março 1991 a Março 1992.	95
Figura 3.13 - Contribuição percentual média anual de diferentes <i>taxa</i> para a abundância e biomassa totais de diatomáceas nas Estações Laguna (A) e Barra (B) no período de Março 1991 a Março 1992.	97
Figura 3.14 - Contribuição percentual média anual de diferentes grupos de fitoplâncton para a biomassa total na Estação Laguna e na Estação Barra em situação de máxima influência costeira, no período de Março 1991 a Março 1992.	98
Figura 3.15 - Variação da concentração de clorofila <i>a</i> no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B), no período de Março de 1991 a Janeiro de 1993.	102
Figura 3.16 - Variação da abundância e biomassa de fitoplâncton no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março de 1991 a Julho de 1992.	104
Figura 3.17 - Relação entre a concentração de clorofila <i>a</i> (<i>x</i>) e a biomassa fitoplanctónica (<i>y</i>) nas Estações Laguna (A) e Barra (B) no período de Março 1991 a Março 1992 e 18 Maio 1992 e respectivos modelos de regressão linear.	105
Figura 3.18 - Variação da razão C:Clorofila <i>a</i> (mgC.(mgChl <i>a</i>) ⁻¹) no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março de 1991 a Março de 1992.	106
Figura 3.19 - Variação da abundância e biomassa de cianobactérias <i>Synechococcus</i> no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março de 1991 a Julho de 1992.	107

Figura 3.20 - Variação da abundância média de <i>Synechococcus</i> e de nanoflagelados applastídicos numa zona da Ria Formosa em contacto com o sistema costeiro adjacente (Estação Barra), em situação de maior influência costeira (meia-enchente e preia-mar), no período de Março de 1991 a Julho de 1992.	108
Figura 3.21 - Variação da abundância e biomassa de picofitoplâncton no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março de 1991 a Julho de 1992.	109
Figura 3.22 - Variação da abundância e biomassa de flagelados plastídicos (com exclusão de dinoflagelados) no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março de 1991 a Julho de 1992.	110
Figura 3.23 - Variação da abundância média de criptofíceas e de diversos grupos morfológicos de flagelados plastídicos com contribuição média superior a 2% no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março 1991 a Julho de 1992.	111
Figura 3.24 - Variação da abundância de criptofíceas e grupos de predadores potenciais, tintinídeos e <i>Mesodinium rubrum</i> , no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) no período de Março 1991 a Março 1992, em situação de baixa-mar e meia-vazante.	113
Figura 3.25 - Variação da abundância média de (A) criptofíceas, tintinídeos, <i>Mesodinium rubrum</i> , (B) nanoflagelados plastídicos pertencentes aos grupos morfológicos V e VI e ciliados na Estação Barra, em situação de maior influência costeira, no período de Março 1991 a Março 1992.	114
Figura 3.26 - Variação da abundância e biomassa de dinoflagelados plastídicos no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março de 1991 a Junho de 1992.	116
Figura 3.27 - Variação da abundância média de grupos específicos de dinoflagelados plastídicos com contribuição média superior a 2% no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março 1991 a Junho de 1992.	117
Figura 3.28 - Variação da abundância e biomassa de diatomáceas no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março de 1991 a Julho de 1992.	118
Figura 3.29 - Variação da abundância média de grupos específicos de diatomáceas com contribuição média superior a 2% no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março 1991 a Julho de 1992.	119
Figura 3.30 - Variação da abundância de <i>Mesodinium rubrum</i> no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março de 1991 a Março de 1992.	120
Figura 3.31 - Variação da biomassa média de grupos específicos de fitoplâncton no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), no período de Março de 1991 a Março de 1992 (A), e sua contribuição relativa para a biomassa total (B), com indicação aproximada das respectivas classes dimensionais.	122

Figura 3.32 - Variação da biomassa média de grupos específicos de fitoplâncton na Estação Barra em situação de maior influência oceânica, no período de Março de 1991 a Março de 1992 (A), e sua contribuição relativa para a biomassa total (B).	125
Figura 3.33 - Variação da abundância total de fitoplâncton no período de Março 1991-Março 1992 (A) e variação da concentração de clorofila <i>a</i> no período de Março 1991-Janeiro 1993 (B) na Estação Laguna, e comparação com os valores previstos pela aplicação de modelos de regressão.	127
Figura 3.34 - Variação dos fluxos de biomassa de fitoplâncton entre o sector oeste da Ria Formosa e a zona costeira adjacente, no período de Março 1991 a Março 1992.	129
Figura 3.35 - Biomassa de fitoplâncton no início das experiências de crescimento e predação efectuadas na Ria Formosa, junto à Estação Laguna.	131
Figura 3.36 - Contribuição relativa de grupos específicos para a biomassa total de dinoflagelados (A) e diatomáceas (B) no início das experiências de crescimento e predação efectuadas na Ria Formosa, junto à Estação Laguna.	132
Figura 3.37 - Variação das taxas de crescimento da comunidade e de grupos morfológicos e/ou taxonómicos de fitoplâncton no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993.	134
Figura 3.38 - Variação das taxas de crescimento de grupos específicos de diatomáceas (A) e de grupos morfológicos e/ou taxonómicos de nanoflagelados plastídicos (B) no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993.	136
Figura 3.39 - Relação entre as taxas de crescimento do fitoplâncton, picofitoplâncton eucariótico, <i>Synechococcus</i> , criptofíceas, <i>Mesodinium rubrum</i> e diatomáceas e a temperatura e a intensidade média da radiação PAR na camada de mistura, no início das experiências na Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993.	138
Fig. 3.40 - Variação das taxas de crescimento da comunidade e de grupos morfológicos e/ou taxonómicos de fitoplâncton e das taxas de predação exercida por planctontes inferiores a 100 µm no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993.	143
Figura 3.41 - Variação da produção fitoplanctónica no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), no período de Julho 1991 a Janeiro 1993 (A) e contribuição relativa de diferentes grupos morfológicos e/ou taxonómicos para a produção fitoplanctónica (B).	144
Figura 3.42 - Variação da (A) concentração média de clorofila <i>a</i> , taxa de crescimento estimada e taxa de crescimento avaliada experimentalmente <i>in situ</i> e (B) produção da comunidade de fitoplâncton estimada e medida no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Março 1991 e Janeiro 1993.	148
Figura 3.43 - Relação entre a intensidade média da radiação PAR na camada de mistura e a taxa de crescimento da comunidade de fitoplâncton <i>in situ</i> e a taxa de crescimento normalizada para 15°C com base num Q ₁₀ de 1,88, no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993.	175
Figura 3.44 - (A) Relação entre log (µ+1) e a variável composta log (T*I _m) no interior da Ria Formosa (Estação Laguna). (B) Relação entre log PP e a variável composta log (B*I _m) no interior da Ria Formosa (Estação Laguna).	177

Figura 3.45 - Variação sazonal da taxa de crescimento do fitoplâncton estimada através de um modelo empírico, da taxa máxima de crescimento estimada com base na temperatura de acordo com o modelo de Brush <i>et al.</i> (2002) e da relação entre ambas (no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Março 1991 e Janeiro 1993.	180
Figura 3.46 - Relação entre as taxas de crescimento <i>in situ</i> de diatomáceas e flagelados plastídicos com exclusão de dinoflagelados, normalizadas para 15°C ($Q_{10}=1,88$), e a intensidade média da radiação PAR na camada de mistura no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993.	203
Capítulo IV	
Figura 4.1 - Variação da concentração de nanoflagelados applastídicos e nanociliados numa região interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março de 1991 a Março/Julho de 1992.	248
Figura 4.2 - Variação da abundância (A), volume celular médio (B) e biomassa (C) do bacterioplâncton heterotrófico no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, coluna esquerda) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, coluna direita) no período de Março de 1991 a Julho de 1992.	251
Figura 4.3 - (A) Variação da abundância de bacterioplâncton heterotrófico, temperatura, concentração de clorofila <i>a</i> e (B) da abundância de nanoflagelados applastídicos no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), em situação de baixa-mar, no período de Março de 1991 a Julho de 1992.	252
Figura 4.4 - Variação da razão entre a biomassa bacteriana e a biomassa fitoplanctónica no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com o sistema costeiro adjacente (Estação Barra, B), no período de Março de 1991 a Julho de 1992.	253
Figura 4.5 - Variação dos fluxos de biomassa do bacterioplâncton heterotrófico entre o sector oeste da Ria Formosa e a zona costeira adjacente, no período de Março 1991 a Março 1992.	257
Figura 4.6 - Variação da abundância total de bacterioplâncton na situação experimental sem predação (<0,8 µm) em diversas experiências efectuadas com câmaras de difusão incubadas <i>in situ</i> no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993.	259
Figura 4.7 - Variação da taxa de crescimento <i>in situ</i> do bacterioplâncton heterotrófico no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993.	259
Figura 4.8 - Relação entre a taxa de crescimento <i>in situ</i> do bacterioplâncton heterotrófico e a temperatura, intensidade média da radiação PAR na camada de mistura, I_m , biomassa fitoplanctónica e produção fitoplanctónica particulada no início das experiências na Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993.	260
Figura 4.9 - (A) Variação da produção do bacterioplâncton heterotrófico e (B) da produção fitoplanctónica particulada e da demanda bacteriana de carbono no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993.	262

Figura 4.10 - (A) Variação da taxa de crescimento do bacterioplâncton heterotrófico e da taxa de predação exercida por planctontes inferiores a 100 μm . Os valores a azul representam a percentagem da produção bacteriana predada diariamente por planctontes inferiores a 100 μm . **(B)** Variação das taxas de predação exercidas por planctontes inferiores a 100 μm , protistas inferiores a 10 μm dominados por nanoflagelados applastídicos e por planctontes com dimensões entre 10 e 100 μm , dominados numericamente por nanociliados, no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993. 265

Figura 4.11 - Variação do volume bacteriano médio e da abundância de nanoflagelados applastídicos em replicados de diferentes tratamentos experimentais incubados em câmaras de difusão, *in situ*, no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) em Fevereiro 1992 e Setembro 1992. 266

Figura 4.12 - Relação entre o logaritmo da concentração de clorofila *a* e o logaritmo da abundância total de bacterioplâncton heterotrófico no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) e numa zona em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra) em situação de baixa-mar e preia-mar no período de Março 1991 a Julho 1992. 270

Figura 4.13 - Relação entre o logaritmo da abundância total de bacterioplâncton heterotrófico e a temperatura no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), no período de Março 1991 a Julho 1992. 279

Figura 4.14 - Relação entre o logaritmo da produção bacteriana e o logaritmo da concentração de clorofila *a* **(A)** e o logaritmo da produção fitoplanctónica particulada **(B)** no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) no período de Julho 1991 a Janeiro 1993. 281

Figura 4.15 - (A) Relação entre o logaritmo da produção bacteriana e o logaritmo da biomassa bacteriana obtidos nas experiências efectuadas no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) no período de Julho 1991 a Janeiro 1993. **(B)** Relação entre o logaritmo da produção bacteriana prevista por um modelo empírico e o logaritmo da biomassa bacteriana no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) no período de Março 1991 a Julho 1992. 289

Capítulo V

Figura 5.1 - Variação da biomassa média de diferentes componentes do picoplâncton **(A)**, nanoplâncton **(B)** e microplâncton **(C)**, potencialmente consumíveis pelo protistoplâncton fagotrófico, no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra), no período de Março de 1991 a Junho/Julho de 1992. 312

Figura 5.2 - Contribuição percentual média de vários grupos taxonómicos e/ou morfológicos para a abundância e biomassa de ciliados no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março 1991 a Março 1992. 317

Figura 5.3 - Variação da abundância e biomassa do protistoplâncton fagotrófico no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março de 1991 a Março de 1992. 322

Figura 5.4 - Variação da abundância, volume celular médio e biomassa da assembleia de nanoflagelados applastídicos no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março de 1991 a Junho/Julho de 1992. 324

Figura 5.5 - Variação da abundância de nanoflagelados applastídicos e de ciliados aloricados com dimensões superiores a 20 µm no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) no período de Março 1991 a Março 1992, em situação de meia-vazante (A) e meia-enchente (B) .	324
Figura 5.6 - Variação da abundância, volume celular médio e biomassa de ciliados com exclusão de <i>Mesodinium rubrum</i> no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março de 1991 a Março de 1992.	327
Figura 5.7 - Variação da abundância de diferentes grupos funcionais de ciliados no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, coluna esquerda) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, coluna direita) no período de Março de 1991 a Março de 1992.	330
Figura 5.8 - (A) Variação da biomassa média de diferentes grupos funcionais de protistas fagotróficos no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra), em situação de maior influência costeira, no período de Março de 1991 a Março de 1992, e (B) sua contribuição relativa para a biomassa total de protistoplâncton fagotrófico.	333
Figura 5.9 - Variação dos fluxos de biomassa de protistoplâncton fagotrófico entre o sector oeste da Ria Formosa e a zona costeira adjacente, no período de Março 1991 a Março 1992.	334
Figura 5.10 - Biomassa de diferentes classes dimensionais de alimento potencialmente disponível para o protistoplâncton fagotrófico no início das experiências de crescimento e predação efectuadas na Ria Formosa (Estação Laguna).	336
Figura 5.11 - Biomassa de diferentes grupos funcionais de protistas fagotróficos no início das experiências de crescimento e predação efectuadas na Ria Formosa, junto à Estação Laguna, entre Julho 1991 e Janeiro 1993.	337
Figura 5.12 - (A) Variação das taxas de crescimento das assembleias de nanoflagelados applastídicos, ciliados com exclusão de <i>Mesodinium rubrum</i> e (B) de diferentes grupos funcionais de ciliados no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993.	340
Figura 5.13 - Relação entre a taxa de crescimento da assembleia de nanoflagelados applastídicos e a temperatura (A) e a produção total do picoplâncton (B) nas experiências efectuadas na Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993.	341
Figura 5.14 - Relação entre a taxa de crescimento de <i>Mesodinium rubrum</i> e a intensidade média da radiação na camada de mistura (A) e a produção particulada de criptofíceas (B) em experiências efectuadas na Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993.	342
Figura 5.15 - Variação da produção de diferentes grupos funcionais de protistas fagotróficos no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), no período de Julho 1991 a Janeiro 1993.	343
Figura 5.16 - Variação da taxa de crescimento da assembleia de nanoflagelados applastídicos e da taxa de predação exercida por planctontes com dimensões entre 10 e 100 µm, numericamente dominados por ciliados, no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993.	344

Figura 5.17 - Relação entre a taxa de predação exercida por planctontes com dimensões entre 10 μm e 100 μm sobre a assembleia de nanoflagelados applastídicos e a abundância de ciliados aloricados com dimensões superiores a 20 μm no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993. 345

Figura 5.18 - Variação da taxa de filtração *per capita* da assembleia de nanoflagelados applastídicos, estimada com base na ingestão de diferentes tipos de presas, no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993. 346

Figura 5.19 - Relação entre a biomassa total de picoplâncton e **(A)** a taxa de filtração *per capita* e **(B)** a ingestão total de picoplâncton *per capita* para a assembleia de nanoflagelados applastídicos (no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993. 346

Figura 5.20 - Ingestão de diferentes tipos de presas pela assembleia de nanoflagelados applastídicos **(A)** e por planctontes com dimensões entre 10 μm e 100 μm , dominados numericamente por ciliados **(B)** no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993. 348

Figura 5.21 - **(A)** Relação entre a produção total de picoplâncton e a ingestão total de picoplâncton por planctontes inferiores a 100 μm ; e **(B)** Relação entre a produção total de nanoplâncton e a ingestão total de nanoplâncton por planctontes inferiores a 100 μm no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993. 350

Figura 5.22 - Relação entre o logaritmo da abundância de nanoflagelados applastídicos e o logaritmo da abundância de bacterioplâncton heterotrófico no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), no período entre Março 1991 e Junho 1992, em situação de baixa-mar e preia-mar. A linha vermelha indica a abundância máxima atingível e a linha negra a abundância média efectiva propostas pelo modelo de Gasol (1994). 372

Figura 5.23 - Relação entre o logaritmo da abundância de nanoflagelados applastídicos (NFA) e o logaritmo da abundância de bacterioplâncton heterotrófico na Estação Barra, em situação de baixa-mar e de preia-mar, no período entre Março 1991 e Junho 1992. A linha vermelha indica a abundância máxima atingível e a linha negra a abundância média efectiva propostas pelo modelo de Gasol (1994). 387

Capítulo VI

Figura 6.1 - **(A, B)** Variação da biomassa média de diferentes grupos funcionais de microrganismos planctónicos pertencentes à teia alimentar microbiana no interior da Ria Formosa (A, Estação Laguna) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (B, Estação Barra), em situação de maior influência costeira, no período de Março de 1991 a Março de 1992. **(C)** Contribuição média anual de diferentes grupos funcionais de microrganismos planctónicos para a biomassa total nas Estações Laguna (A) e Barra (B). 398

Figura 6.2 - Representação esquemática dos fluxos de carbono entre os componentes da teia alimentar microbiana planctónica no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) em situação de Outono (Novembro 1991). 395

Figura 6.3 - Representação esquemática dos fluxos de carbono entre os componentes da teia alimentar microbiana planctónica no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) em situação de Inverno (Fevereiro 1992 e Janeiro 1993). 396

- Figura 6.4** - Representação esquemática dos fluxos de carbono entre os componentes da teia alimentar microbiana planctónica no início da Primavera (Abril 1992). 397
- Figura 6.5** - Representação esquemática dos fluxos de carbono entre os componentes da teia alimentar microbiana planctónica no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) no final da Primavera (Junho 1992). 402
- Figura 6.6** - Representação esquemática dos fluxos de carbono entre os componentes da teia alimentar microbiana planctónica no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) no início do Verão (Julho 1991). 403
- Figura 6.7** - Representação esquemática dos fluxos de carbono entre os componentes da teia alimentar microbiana planctónica no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) no final do Verão (Setembro 1991). 404

Índice de tabelas

Capítulo III

Tabela III.1 - Concentração de macronutrientes inorgânicos (μM) em Fevereiro 1991, Maio 1991 e Outubro 1991 nas estações amostradas no presente estudo (extraído de Cortez, 1992).	85
Tabela III.2 - Valores mínimos e máximos (Março 1991-Janeiro 1993) e valores médios anuais e medianos (Março 1991-Março 1992) da concentração de clorofila a e abundância, volume celular médio e biomassa da comunidade e de grupos morfológicos e/ou taxonômicos de fitoplâncton no interior do sector oeste da Ria Formosa (Estação Laguna).	88
Tabela III.3 - Valores mínimos e máximos (Março 1991-Janeiro 1993) e valores médios anuais e medianos (Março 1991-Março 1992) da concentração de clorofila a e abundância, volume celular médio e biomassa da comunidade e de grupos morfológicos e/ou taxonômicos de fitoplâncton numa zona da Ria Formosa em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra) no período de Março 1991 a Março de 1992.	89
Tabela III.4 - Características gerais dos grupos morfológicos de flagelados plastídicos de afiliação taxonômica desconhecida com indicação da forma da célula, dimensão, número de cloroplastos e número e comprimento relativo dos flagelos.	93
Tabela III.5 - Valores médio, mínimo e máximo dos coeficientes de variação semi-diurna e sazonal da concentração de clorofila a , abundância e biomassa de fitoplâncton e abundância de diversos <i>taxa</i> e classes dimensionais no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra).	100
Tabela III.6 - Modelos de regressão linear simples, tipo $y=a+b.x$, para previsão da concentração de clorofila a e da biomassa fitoplanctónica no interior da Ria Formosa (Estação Laguna).	128
Tabela III.7 - Modelos de regressão múltipla, tipo $y = b_0 + b_1.X_1 + b_2.X_2$, para previsão da abundância de picofitoplâncton eucariótico, diatomáceas e abundância total de fitoplâncton na Estação Laguna (A) e da biomassa de diatomáceas na Estação Barra (B).	128
Tabela III.8 - Caracterização geral das condições no início das experiências de crescimento e predação efectuadas na Ria Formosa, junto à Estação Laguna.	130
Tabela III.9 - Valores médios e gama de variação da taxa de crescimento e tempo de duplicação da comunidade fitoplânctónica e de classes dimensionais e grupos morfológicos e/ou taxonômicos de fitoplâncton no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) entre Julho 1991 e Janeiro 1993.	133
Tabela III.10 - Modelos de regressão linear, tipo $y=a+b.X$, para previsão da taxa de crescimento da comunidade e de grupos específicos de fitoplâncton no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), com $y=\log(\mu_i+1)$.	140
Tabela III.11 - Valores médios e gama de variação da taxa de predação exercida por planctontes inferiores a $100\ \mu\text{m}$ e seu impacto sobre a produção da comunidade, classes dimensionais e grupos morfológicos e/ou taxonômicos de fitoplâncton no interior da Ria Formosa (Estação Laguna).	142
Tabela III.12 - Modelos de regressão múltipla e simples para previsão da produção fitoplanctónica particulada no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), com $y=\log\ \text{PP}$.	147

Tabela III.13 - Distribuição dos valores mínimo, máximo e médio da concentração de clorofila *a*, produção fitoplanctónica e produção por unidade de biomassa em diversos sistemas lagunares costeiros. 153

Tabela III.14 - Valores mínimo, máximo e médio do impacto da predação exercida pelo microzooplâncton sobre a produção da comunidade ou de diferentes classes dimensionais de fitoplâncton estimados ou avaliados experimentalmente, em diversos ambientes costeiros protegidos. 186

Capítulo IV

Tabela IV.1 - Valores médios, mínimos, máximos e medianos da abundância total, biomassa, volume celular médio e conteúdo celular em carbono médio do bacterioplâncton heterotrófico e da razão entre a biomassa bacteriana e a biomassa fitoplanctónica no interior do sector oeste da Ria Formosa (Estação Laguna) e numa zona em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra), no período de Março 1991 a Julho 1992. 249

Tabela IV.2 - Valores médio, mínimo e máximo dos coeficientes de variação semi-diurna e sazonal da abundância, volume celular médio e biomassa de bacterioplâncton heterotrófico no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra). 250

Tabela IV.3 - Modelos de regressão múltipla, tipo $y = b_0 + b_1.X_1 + b_2.X_2$, para previsão da abundância e biomassa do bacterioplâncton heterotrófico na Estação Laguna. 255

Tabela IV.4 - Modelos de regressão linear simples, tipo $y=a+b.X$, para previsão da abundância e biomassa de bacterioplâncton heterotrófico no interior da Ria Formosa (Estação Laguna). 256

Tabela IV.5 - Caracterização geral das condições no início das experiências de crescimento e predação efectuadas na Ria Formosa, junto à Estação Laguna. 258

Tabela IV.6 - Modelos de regressão linear simples, tipo $y=a+b.X$, para previsão da taxa de crescimento do bacterioplâncton heterotrófico no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) com $y=\log(\mu+1)$. 261

Tabela IV.7 - Modelos de regressão múltipla e simples para previsão da produção bacteriana no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), com $y=\log(PB+1)$. 263

Tabela IV.8 - Valores mínimo, máximo e médio do impacto da predação exercida por diversos grupos de protistas fagotróficos sobre a biomassa ou produção do bacterioplâncton heterotrófico, avaliados experimentalmente em diversos sistemas costeiros protegidos. 294

Capítulo V

Tabela V.1 - Valores mínimos e máximos (Março 1991-Julho 1992) e valores medianos e médios anuais (Março 1991-Março 1992) da abundância, volume celular médio e biomassa do protistoplâncton fagotrófico, das assembleias de nanoflagelados apalstídicos (NFA) e ciliados e de grupos específicos de ciliados no interior do sector oeste da Ria Formosa (Estação Laguna). 315

Tabela V.2 - Valores mínimos e máximos (Março 1991-Julho 1992) e valores medianos e médios anuais (Março 1991-Março 1992) da abundância, volume celular médio e biomassa do protistoplâncton fagotrófico, das assembleias de nanoflagelados applastídicos e ciliados e de grupos específicos de ciliados no interior do sector oeste da Ria Formosa (Estação Barra).	316
Tabela V.3 - Valores médio, mínimo e máximo dos coeficientes de variação semi-diurna e sazonal da abundância e biomassa das assembleias de nanoflagelados applastídicos e ciliados e da abundância de diversos grupos de ciliados no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra).	319
Tabela V.4 - Caracterização geral das condições no início das experiências de crescimento e predação efectuadas na Ria Formosa, junto à Estação Laguna.	337
Tabela V.5 - Valores médios e gama de variação da taxa de crescimento e tempo de duplicação das assembleias de nanoflagelados applastídicos e ciliados com exclusão de <i>Mesodinium rubrum</i> e de diferentes grupos funcionais de ciliados no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) entre Julho 1991 e Janeiro 1993.	339
Tabela V.6 - Distribuição dos valores mínimo, máximo e médio da abundância e biomassa de ciliados em diversos sistemas costeiros protegidos.	353
Tabela V.7 - Valores mínimo, máximo e médio do impacto da predação exercida por diferentes fracções de microzooplâncton sobre a produção da assembleia de nanoflagelados applastídicos, avaliados experimentalmente em diversos sistemas costeiros protegidos.	371

Lista de abreviaturas

AVHRR	radiometria avançada de alta resolução
BCD	demanda bacteriana de carbono
BOD ₇	consumo biológico de oxigénio após 7 dias
Chl <i>a</i>	concentração de clorofila <i>a</i>
DIC	carbono inorgânico dissolvido
DIN	azoto inorgânico dissolvido
DOC	carbono orgânico dissolvido
DON	azoto orgânico dissolvido
DOP	fósforo orgânico dissolvido
DT	tempo de duplicação celular
GGE	eficiência de crescimento
I _m	intensidade média da radiação PAR na camada de mistura
MCV	volume celular médio
PAR	radiação utilizável para a fotossíntese
PB	produção bacteriana
PP	produção fitoplanctónica
POC	carbono orgânico particulado
TBN	abundância total de bactérias
TU	tempo universal
VC	volume celular

CAPÍTULO I

Introdução geral

1. Importância da teia alimentar microbiana no ambiente marinho

A actividade dos microrganismos autotróficos e heterotróficos foi inicialmente reconhecida como uma importante contribuição para o metabolismo global dos sistemas marinhos por Vernadskii em 1926 (ver revisão Pomeroy & Wiebe, 1988). Nos anos 60, a demonstração da sua importância foi claramente apresentada pelos cientistas da escola russa (Sorokin, 1964, 1971). Porém, a aceitação dos microrganismos como componentes fundamentais na dinâmica dos ecossistemas aquáticos e a sua integração nos modelos descritores dos mesmos foi adiada até ao início dos anos 80. Os modelos clássicos da cadeia alimentar, em vigor até finais dos anos 70, apresentam transferências lineares entre os produtores primários, dominados essencialmente por diatomáceas e dinoflagelados, os copépodes e os consumidores secundários e terciários (ver Steele, 1974). Nestes modelos, as bactérias heterotróficas são relegadas para a posição de decompositores, em especial de matéria orgânica particulada, os protistas fagotróficos encontram-se basicamente ausentes e os fluxos de energia e carbono baseiam-se no consumo de matéria orgânica particulada viva, isto é, na predação.

Em meados dos anos 70, o reconhecimento da importância da respiração efectuada por microrganismos marinhos, da exudação de carbono orgânico dissolvido (DOC) pelo fitoplâncton, da utilização rápida de compostos orgânicos dissolvidos pelas bactérias heterotróficas e da relevância da via detritica em alguns ambientes estuarinos constituíram o suporte para a formulação de um modelo de funcionamento alternativo, apresentado inicialmente por Pomeroy (1974) e posteriormente suportado por Williams (1981). No conjunto, estes estudos alteraram de forma significativa o conceito de cadeia alimentar prevalente e salientam a importância dos fluxos de matéria orgânica detritica, particulada e dissolvida, dos mecanismos de produção de DOC pelo fitoplâncton e consumidores, da utilização de DOC pelo bacterioplâncton heterotrófico e do eventual consumo das bactérias por protistas fagotróficos. Ao introduzirem, de forma quantitativa, os processos associados aos microrganismos heterotróficos na cadeia alimentar planctónica clássica, Pomeroy (1974) e Williams (1981) conseguem obter resposta a dois problemas até então negligenciados, a aparente limitação dos metazoários herbívoros por recursos alimentares e a aparente ausência de um componente remineralizador no ambiente pelágico.

O aparecimento de novas técnicas de enumeração e determinação da abundância (Hobbie *et al.*, 1979; Haas, 1982) e actividade dos microrganismos heterotróficos (Hagstrom *et al.*, 1979; Fuhrman & Azam, 1980), que permitiu a sua quantificação rigorosa e a descoberta do picofitoplâncton (Johnson & Sieburth, 1979), em conjunto com a análise do comportamento alimentar dos protistas heterotróficos (Haas & Webb, 1979; Fenchel, 1982a), comprovaram a visão inovadora de Pomeroy (1974) e Williams

(1981) e permitiram a sua conceptualização no modelo do *microbial loop* (Azam *et al.*, 1983). Este modelo prevê uma relação íntima entre os componentes bacteriano e fitoplanctónico, a utilização de DOC produzido por todos os níveis tróficos pelo bacterioplâncton, o seu consumo por nanoflagelados heterotróficos e o provável consumo dos flagelados heterotróficos por ciliados. Paralelamente, atribui aos nanoflagelados heterotróficos a dupla função de elo trófico entre o picoplâncton (heterotrófico e autotrófico) e o metazooplâncton e de remineralização da matéria orgânica.

Apesar de em termos de conhecimento científico não representar verdadeiramente um ponto de viragem na Ecologia Microbiana, dado que muitas das relações referidas já eram reconhecidas nos sistemas bentónicos (ver Fenchel & Jorgensen, 1977) e mesmo nos pelágicos (Sorokin, 1971, 1977), em termos práticos o modelo do *microbial loop* (Azam *et al.*, 1983) motivou e fomentou um enorme esforço de investigação direccionado ao estudo dos microrganismos marinhos planctónicos. Numa fase inicial, a nova perspectiva dos sistemas marinhos levantou uma série de questões referentes à importância relativa do *microbial loop* como elo trófico para os metazoários planctónicos e como sumidouro de carbono biogénico ou de energia, as quais se traduziram numa acesa polémica conhecida como *sink versus link* (Ducklow *et al.*, 1986, 1987; Sherr *et al.*, 1987a).

Estudos posteriores demonstraram que, para além do consumo do bacterioplâncton heterotrófico, os protistas fagotróficos podem ser os principais predadores do fitoplâncton no ambiente pelágico (Capriulo & Carpenter, 1980; Landry & Hassett, 1982; Jacobson & Andersen, 1986). Adicionalmente, foi reconhecida a importância da lise viral (Bergh *et al.*, 1989; Proctor & Furhman, 1990), da mixotrofia (Bird & Kalff, 1986; Stoecker *et al.*, 1987) e da ingestão de protistas fagotróficos por metazoários planctónicos (Robertson, 1983; Stoecker & Egloff, 1987; Gifford & Dagg, 1988). A existência de inúmeras relações tróficas entre os componentes do *microbial loop* e os organismos pertencentes à cadeia alimentar clássica levou Sherr & Sherr (1988) à formulação de um modelo mais abrangente, que inclui o *microbial loop* e o fitoplâncton, designado teia alimentar microbiana (*microbial food web*). Assim, esta entidade, e não apenas o fitoplâncton, é responsável pela produção de biomassa utilizada pelo metazooplâncton e pela regeneração de nutrientes (ver Fig. 1.1). Em ambientes marinhos pouco profundos, os modelos de funcionamento do sistema pelágico devem igualmente contemplar a existência de fontes de DOC alóctones ao sistema pelágico e a ingestão de diferentes tipos de microrganismos (bacterioplâncton heterotrófico: Newell & Krambeck, 1995; fitoplanctontes inferiores a 5 µm: Gallager *et al.*, 1994; Jordana *et al.*, 2001; protistas fagotróficos: Martin *et al.*, 1996; Findlay *et al.*, 1998; Dupuy *et al.*, 1999, 2000a) pelas fases larvar e adulta dos metazoários bentónicos.

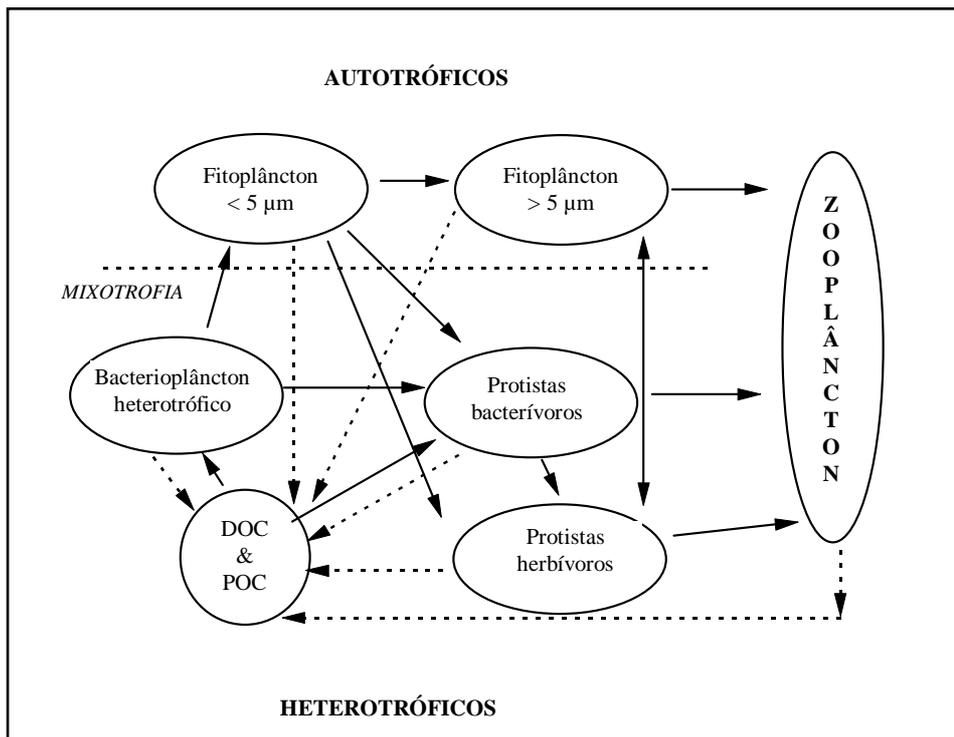


Figura 1.1 - Representação esquemática da teia alimentar microbiana, constituída por bacterioplâncton heterotrófico, fitoplâncton e protistas fagotróficos bacterívoros e herbívoros, com indicação dos fluxos tróficos directos (linha a cheio) e dos fluxos de carbono orgânico particulado detritico (POC) e DOC (linha a tracejado). A lise viral enquadra-se nos fluxos de DOC. Actualizado a partir de Sherr & Sherr (2000).

Segundo Legendre & Rassoulzadegan (1995), os modelos de funcionamento dos sistemas aquáticos representam um contínuo de situações onde os sistemas dominados pelo *microbial loop* ou pela teia herbívora constituem casos extremos, geralmente pouco estáveis e transientes, e os sistemas dominados pela teia multívora ou pela teia alimentar microbiana representam situações intermédias mais estáveis. A função básica da teia alimentar microbiana como elo trófico (*link*) ou sumidouro (*sink*) de carbono e/ou de nutrientes depende essencialmente da dimensão dos fitoplancntes, característica que condiciona o tipo de predadores presentes e as vias de transferência de energia dominantes (Rassoulzadegan, 1993; Legendre & Rassoulzadegan, 1995).

A teia alimentar microbiana no ambiente pelágico é constituída por diversos componentes autotróficos, mixotróficos e heterotróficos, que incluem o virioplâncton, bacterioplâncton heterotrófico, fitoplâncton e protistoplâncton fagotrófico. Estes componentes estão relacionados entre si através de numerosas e complexas transferências de biomassa, de matéria detritica dissolvida e particulada e de nutrientes inorgânicos (ver Fig. 1.1). No geral, a teia alimentar microbiana desempenha um papel fundamental na estruturação e funcionamento dos ecossistemas marinhos e apresenta as seguintes funções: (i) fonte de biomassa, autotrófica e

heterotrófica, para os metazoários pelágicos e bentônicos (Dupuy *et al.*, 2000a; Calbet & Saiz, 2005); (ii) incorporação e remineralização de macronutrientes e micronutrientes inorgânicos (Caron, 1991; Hutchins & Bruland, 1994; Kirchman, 2000); (iii) produção, consumo e transformação de matéria orgânica detritica, particulada e dissolvida (Smith *et al.*, 1992; Nagata, 2000; Williams, 2000); (iv) regulação dos fluxos verticais de matéria orgânica para o sistema bentônico (Legendre & Michaud, 1998; Wassmann, 1998) e do conteúdo atmosférico em CO₂ (Ducklow, 1991; Wolfe *et al.*, 1994; ver Miller, 2004).

O estudo da estrutura, dinâmica e regulação da teia alimentar microbiana é fundamental para o conhecimento geral e previsão do comportamento de qualquer sistema aquático. Este conhecimento é importante para avaliar a capacidade de suporte do ambiente aquático a nível da produção de recursos haliêuticos (Pomeroy & Deibel, 1986; Duarte & Cébrian, 1996), para prevêr a resposta dos sistemas aquáticos a alterações naturais ou antrópicas (Fuhrman & Capone, 1991; Findlay *et al.*, 1998; Cloern, 2001), para compreender e prever as vias de transferência de diversos materiais, incluindo poluentes eventualmente bioamplificáveis, no biota e no ambiente marinho (Cabana *et al.*, 1994; Wallberg *et al.*, 1997), e para prever e eventualmente biorremediar a ocorrência de florescências prejudiciais de fitoplâncton (*harmful algae blooms*) que podem constituir sérios problemas económicos, sociais e de saúde pública (Turner & Tester, 1997; Calbet *et al.*, 2003; Gobler *et al.*, 2004a). Assim, o estudo da teia alimentar microbiana representa uma ferramenta indispensável para o conhecimento, conservação e gestão adequadas de qualquer sistema aquático.

2. Objectivos do estudo

A Ria Formosa é um sistema lagunar localizado na costa sul de Portugal, separado do Atlântico por uma série de ilhas barreira (Pilkey *et al.*, 1989; Newton & Mudge, 2003). Devido às condições ambientais favoráveis, esta região constitui uma área privilegiada para a produção de moluscos bivalves e representa uma das principais fontes de produção nacionais (Chícharo & Chícharo, 2001). Apesar da importância da teia alimentar microbiana no funcionamento dos sistemas marinhos, o seu conhecimento na Ria Formosa resume-se ao estudo de alguns grupos de microrganismos (fitoplâncton: Assis *et al.*, 1984; Falcão, 1996; bacterioplâncton heterotrófico: Barbosa, 1991; Baptista, 1993; Dionísio, 1996; protistoplâncton fagotrófico: Thiele-Gliesche, 1992; Caetano, 1999), dirigido essencialmente à avaliação da estrutura e não dos processos microbianos.

Neste contexto, o presente estudo pretende analisar a estrutura e dinâmica sazonal da teia alimentar microbiana na Ria Formosa com base na análise integrada do

bacterioplâncton heterotrófico e de diferentes grupos funcionais de fitoplâncton e protistoplâncton fagotrófico. Os objectivos específicos deste estudo são:

- (1) Avaliar a variabilidade tidal e sazonal da abundância e biomassa da comunidade de bacterioplâncton heterotrófico e de diferentes grupos funcionais de fitoplâncton e protistoplâncton fagotrófico no interior do sector oeste da Ria Formosa e numa região localizada na interface com o sistema costeiro adjacente;
- (2) Estimar os fluxos de biomassa microbiana entre a zona costeira adjacente e a sub-bacia oeste da Ria Formosa;
- (3) Quantificar as taxas de crescimento *in situ* e a produção do bacterioplâncton heterotrófico e de diferentes grupos funcionais de fitoplâncton e protistoplâncton fagotrófico no interior do sector oeste da Ria Formosa, ao longo do ciclo anual;
- (4) Quantificar os fluxos tróficos entre o bacterioplâncton heterotrófico e diversos grupos funcionais de fitoplâncton e protistoplâncton fagotrófico no interior do sector oeste da Ria Formosa, ao longo do ciclo anual;
- (5) Identificar e discutir a importância relativa de variáveis associadas à regulação do crescimento ou à remoção da biomassa na dinâmica sazonal dos componentes da teia alimentar microbiana no interior da Ria Formosa e numa região localizada na interface com o sistema costeiro adjacente;
- (6) Avaliar os fluxos de carbono na teia alimentar microbiana no interior da Ria Formosa, a sua variabilidade sazonal e a contribuição relativa dos seus componentes para os metazoários no sistema.

3. Estrutura da tese

A tese encontra-se estruturada em sete capítulos. Após a apresentação da importância da teia alimentar microbiana e a definição dos objectivos, efectuadas neste capítulo, o Capítulo II engloba uma breve apresentação da área de estudo e a descrição das estratégias metodológicas utilizadas que incluíram um programa regular de amostragem e a realização de experiências *in situ*. Nesse capítulo é igualmente incluída a análise crítica das metodologias utilizadas. Informações mais detalhadas sobre a Ria Formosa ou a zona costeira adjacente são apresentadas, de forma integrada, em capítulos subsequentes. Os Capítulos III, IV e V representam o cerne da dissertação e abordam a dinâmica das comunidades de fitoplâncton, bacterioplâncton heterotrófico e protistoplâncton fagotrófico, respectivamente. A estrutura destes capítulos, com introdução, breve referência a material e métodos, resultados, discussão e síntese final, é a utilizada vulgarmente em publicações científicas pelo que cada um deles pode ser analisado de forma independente. Devido à íntima associação entre os diferentes

grupos de microrganismos, especialmente notória no caso das relações predador-presa, os capítulos III, IV e V apresentam alguma informação em comum se bem que apresentada gráfica e contextualmente de forma distinta. O Capítulo VI constitui a análise integrada da informação exposta no Capítulo III (fitoplâncton), Capítulo IV (bacterioplâncton heterotrófico) e Capítulo V (protistoplâncton fagotrófico), e apresenta e discute o significado global dos fluxos de carbono na teia alimentar microbiana para o funcionamento da Ria Formosa. No final do Capítulo VI são apresentadas, de forma sumária, as principais concretizações e conclusões do estudo e as questões que ficaram em aberto. As referências bibliográficas são apresentadas no Capítulo VII e antecedem o Anexo.

CAPÍTULO II

Material e Métodos

1. Caracterização geral da área de estudo

A Ria Formosa é um sistema lagunar mesotidal localizado na costa sul de Portugal, separado do oceano Atlântico por cinco ilhas barreira e duas penínsulas (ver Fig. 2.1), e enquadrado numa zona de Parque Natural. O sistema apresenta um comprimento de cerca de 55 km (E-W), uma largura máxima de 6 km (N-S) e uma área húmida total de ca. 110 km². De acordo com CCRA (1984), as áreas ocupadas pelas zonas sub-tidal e intertidal, temporária ou permanentemente imersas, representam 38% e 27% da área húmida total, respectivamente. A maior parte da área intertidal é ocupada por bancos de areia ou vasa e ca. de 37% desta área é ocupada por povoamentos de *Spartina maritima*, *Zostera noltii*, *Cymodocea nodosa* e macroalgas (ver Machás & Santos, 1999). A região de sapal ocupa maioritariamente a zona supratidal enquanto os povoamentos de *Zostera noltii* e *Cymodocea nodosa* são mais importantes nas zonas intertidal e sub-tidal, respectivamente (Sprung *et al.*, 2001; Silva, 2004). A profundidade média dos canais navegáveis é 6 m mas a profundidade da maior parte da laguna é inferior a 2 m (ver Newton & Mudge, 2003).

A Ria Formosa insere-se numa região de clima mediterrânico com características semi-áridas, apresentando precipitações relativamente fracas e concentradas (514 mm/ano), temperaturas amenas, com um valor médio anual de 21,8° C, e uma insolação elevada, com um valor médio de 3150 h/ano (Instituto Nacional de Meteorologia e Geofísica, 1991b). O fluxo de água doce afluyente à Ria Formosa é reduzido e limitado a cursos de água de caudal fraco, com escoamento concentrado nos períodos de maior pluviosidade (ver Newton & Mudge, 2003). Devido ao reduzido caudal dos afluentes de água doce, a salinidade da água da Ria Formosa é próxima da salinidade da água do mar e a circulação hidrodinâmica é dominada pela entrada e saída da massa de água costeira ao longo do ciclo de maré. De acordo com Salles *et al.* (2005), a Ria Formosa pode ser dividida em três sub-bacias principais, em função da circulação hidrodinâmica. A sub-bacia oeste, avaliada neste estudo, é essencialmente controlada pelos fluxos através das Barras de Faro-Olhão e da Armona (ver Fig. 2.1). Durante o período de amostragem do presente estudo (1991-1993), os fluxos através da Barra do Ancão foram provavelmente pouco significativos devido ao funcionamento deficiente desta barra (Águas, 1986). Posteriormente, em Junho 1997, foi efectuada a abertura intervencionada de uma nova barra (Barra Nova do Ancão), situada a oeste da Barra do Ancão (Vila-Concejo *et al.*, 2003; ver Fig. 2.1).

As marés na região de estudo são do tipo semi-diurno e apresentam amplitudes variáveis entre 0,8 e 3,6 em maré-morta e maré-viva, respectivamente (Instituto Hi-

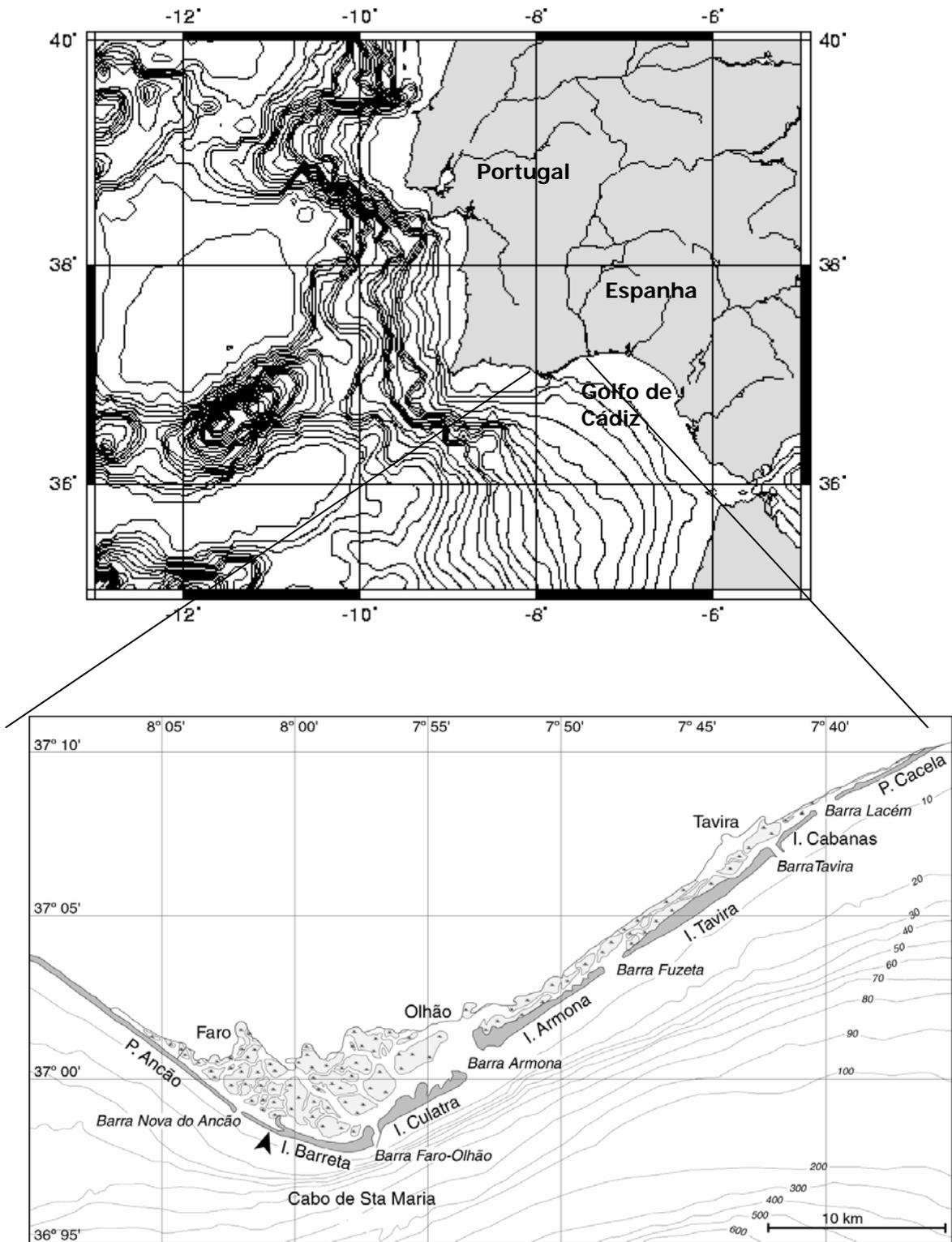


Figura 2.1 - (A) Enquadramento da zona de estudo na margem continental Sul de Portugal, com indicação da morfologia costeira, topografia de fundo (linhas isobatimétricas em metros) e principais afluentes. **(B)** Representação esquemática do sistema lagunar Ria Formosa com indicação das barras actuais do sistema e localização dos principais agregados populacionais (adaptado de Vila-Concejo *et al.*, 2003). A seta indica o local da Barra do Ancão em 1991.

drográfico, 1991, 1992). De acordo com Águas (1986), a área imersa da Ria Formosa varia entre 14-22 km² em baixa-mar e 54-63 km² em preia-mar e o prisma de maré, diferencial entre os volumes em situação de preia-mar e baixa-mar (46×10^6 - 107×10^6 m³), é igual ou superior ao volume de água em situação de baixa-mar (33 - 46×10^6 m³ para maré-morta e maré-viva, respectivamente). Assim, o coeficiente de renovação da massa de água na Ria Formosa (prisma de maré/volume em baixa-mar) é extremamente elevado e varia entre 1,0 e 3,2 (Águas, 1986). A reduzida profundidade do sistema, a ausência de fontes importantes de água doce e o impacto das correntes de maré geram, na maior parte das situações, a completa mistura da coluna de água (Newton & Mudge, 2003). Devido às condições ambientais favoráveis, a Ria Formosa constitui uma área privilegiada para a produção de peixes e, em particular, moluscos bivalves. A produção de bivalves, dominada pela espécie *Ruditapes decussatus*, representa cerca de 90% da produção anual de bivalves em Portugal e constitui um importante valor económico para a região (Chícharo & Chícharo, 2001).

As características físico-químicas da massa de água na Ria Formosa, em particular das zonas situadas na proximidade da barras, reflectem a importância dos processos associados à zona costeira adjacente (Newton, 1995). A zona costeira adjacente à Ria Formosa enquadra-se na margem continental algarvia, inserida na região do Golfo de Cadiz (ver Fig. 2.1). As características físicas da massa de água e os padrões de circulação na plataforma continental algarvia foram analisados por Fiúza (1982, 1983, 1984). Recentemente, os aspectos da oceanografia física da zona, em particular os associados à dinâmica do afloramento costeiro, foram revistos e avaliados por Relvas (1999) e Relvas & Barton (2002, 2005).

2. Abordagem metodológica

O presente estudo decorreu entre Março 1991 e Janeiro 1993 e baseou-se em duas estratégias distintas: (A) estudo de campo com amostragem regular de duas estações contrastantes do sistema lagunar para avaliar a variabilidade tidal e sazonal da composição, abundância e biomassa do fitoplâncton, bacterioplâncton heterotrófico e protistoplâncton fagotrófico; (B) estudo experimental efectuado *in situ*, na estação interior do sistema, para avaliar a variabilidade sazonal das taxas de crescimento de grupos específicos de microrganismos planctónicos e a sua predação pelo microzooplâncton inferior a 100 µm, grupo dominado por protistas fagotróficos (ver Thiele-Gliesche, 1992).

2.1 Programa de amostragem regular

2.1.1 Estratégia de amostragem

Os alvos deste estudo, planctontes com dimensões geralmente inferiores a 200 μm e elevado potencial de crescimento (Tang, 1995; Hansen *et al.*, 1997), induziram o favorecimento da análise da variabilidade temporal em detrimento da variabilidade espacial. Assim, o estudo da composição, abundância e biomassa das comunidades microbianas na Ria Formosa, acompanhado pela análise de diversas variáveis ambientais, foi efectuado no período de Março de 1991 a Julho de 1992 e baseou-se na amostragem regular de duas estações contrastantes, as Estações Laguna e Barra (ver Fig. 2.2). A análise da concentração de clorofila *a*, indicadora da biomassa total fitoplanctónica, e restantes variáveis ambientais nos dois locais referidos prolongou-se até Janeiro de 1993. Porém, a quantificação de dinoflagelados plásticos e ciliados foi efectuada apenas entre Março 1991 e Março 1992.

As estações de amostragem localizam-se em canais principais da sub-bacia oeste deste sistema lagunar (Salles *et al.*, 2005). A Estação Laguna situa-se numa região confinada do sector oeste da Ria Formosa, junto à ponte para a Península do Ancão (Praia de Faro), apresenta uma profundidade média de cerca de 2,5 m e encontra-se numa zona de povoamentos subtidais de *Cymodocea nodosa*. Para além da facilidade de acesso, esta estação foi seleccionada por apresentar características tipicamente lagunares a nível da caracterização físico-química da água (Cortez, 1992; Newton & Mudge, 2005) e da composição dos povoamentos pelágicos (Assis *et al.*, 1984; Cunha & Massapina, 1984) e bentónicos (Calvário, 1995). A utilização de indicadores microbiológicos de contaminação fecal indica que esta zona não apresenta uma forte influência antrópica (Dionísio, 1996). A abertura artificial da Barra Nova do Ancão, efectuada em Junho de 1997, após a realização deste estudo (ver Fig. 2.2, Vila-Concejo *et al.*, 2003), diminuiu certamente o grau de confinamento hidrodinâmico deste local. A Estação Barra localiza-se na Barra de Faro-Olhão, junto à bóia de navegação nº 2, apresenta uma profundidade média de 15 m e localiza-se na interface entre a laguna e a zona costeira adjacente (ver Fig. 2.2). Esta é uma das principais barras da sub-bacia oeste da Ria Formosa, em conjunto com a Barra da Armona (Salles *et al.*, 2005).

A Estação Laguna foi amostrada com uma periodicidade aproximadamente semanal (3-5x por mês) enquanto a Estação Barra foi amostrada uma vez por mês (excepto Maio 1991). De modo a obter informação mais representativa da zona costeira adjacente, a amostragem mensal da Estação Barra decorreu em situação de maré-viva, com amplitude de maré superior a 2 m. Em cada dia de amostragem e para cada estação foram colhidas amostras em quatro fases do ciclo semi-diurno de maré: baixa-mar, meia enchente, preia-mar e meia vazante. De forma a amostrar as duas estações na

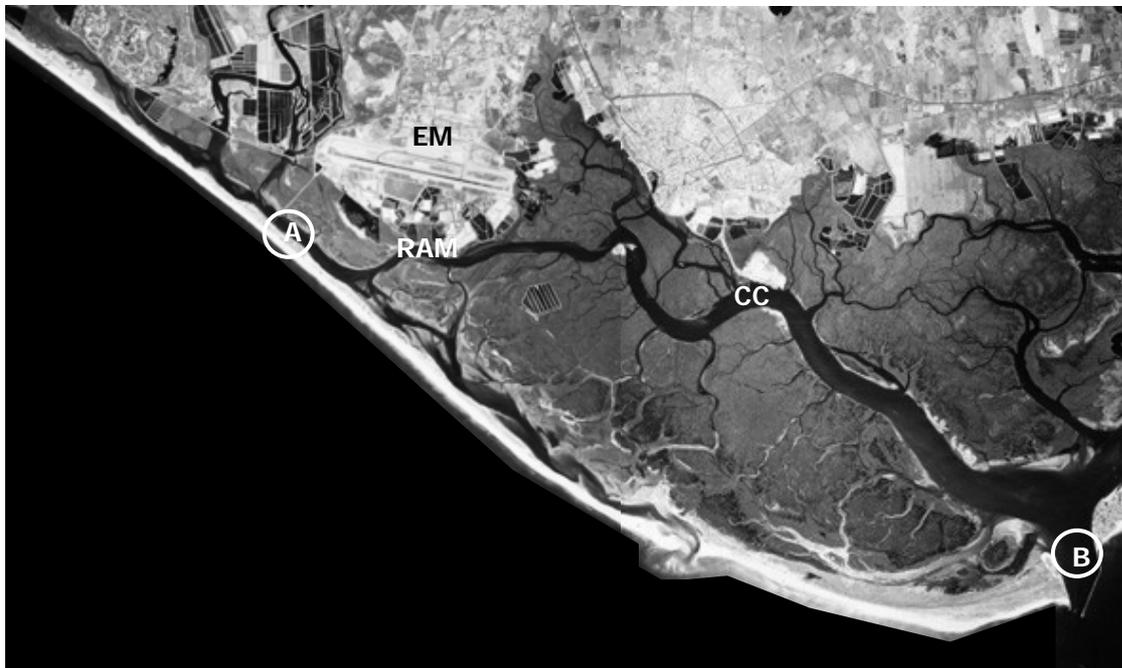


Figura 2.2 - Imagem de satélite do sector oeste da Ria Formosa com localização das estações amostragem, Estação Laguna **(A)** e Estação Barra **(B)**, e de outras zonas de interesse para o estudo. CC: Cais Comercial; EM: Estação Meteorológica do Aeroporto de Faro; RAM: Canal do Ramalhte. Fonte imagem: <http://geocid-snig.igeo.pt>.

mesma fase do ciclo de maré, as colheitas iniciaram-se na Estação Barra e a Estação Laguna foi prospectada em último lugar. Dado que a variabilidade tidal semi-diurna de diversas características físico-químicas e biológicas resulta essencialmente da advecção horizontal e diluição da massa de água, parcialmente impactada pela variabilidade temporal de curto período (Demers *et al.*, 1986; Cloern *et al.*, 1989), a análise da variabilidade tidal semi-diurna permitiu a amostragem da variabilidade espacial em torno das duas estações prospectadas.

Devido à reduzida profundidade da Ria Formosa e à conseqüente inexistência de estratificação da coluna de água (Benoliel, 1984, 1985, 1989; Newton & Mudge, 2003), as amostras de água foram colhidas apenas a nível sub-superficial, a cerca de 20 cm da superfície. As amostras foram colhidas com o auxílio de um colector de plástico, previamente lavado (3x) com água da estação. Para cada colheita foram analisadas a temperatura, salinidade, profundidade de desaparecimento do disco de Secchi, abundância e biomassa do bacterioplâncton heterotrófico e composição, abundância, biomassa do fitoplâncton e do protistoplâncton fagotrófico. A concentração de clorofila *a* e a abundância e biomassa do bacterioplâncton heterotrófico foram avaliadas apenas nas situações de preia-mar e baixa-mar. Todas as sub-amostras, fixadas para análise de bacterioplâncton heterotrófico, fitoplâncton e protistoplâncton fagotrófico e não fixadas para a determinação da salinidade e concentração de clorofila *a*, foram mantidas no escuro e transportadas para o laboratório em malas isotérmicas refrigeradas.

Neste estudo, assumiu-se que em situação de preia-mar de maré-viva a Estação Barra é indicadora das condições na zona costeira adjacente. Apesar da eventual reentrada, durante a enchente, da massa de água que saiu pelas diversas barras da Ria no(s) fluxo(s) de vazante anterior(es) (Cortez, 1992; Neves & Martins, 1996; Silva, 2001), o reduzido tempo de residência nesta zona da Ria Formosa, inferior a 20h (Neves & Martins, 1996) e a semelhança entre as características físico-químicas da massa de água na Barra de Faro-Olhão, em situação de preia-mar, e em estações localizadas na plataforma continental adjacente (Benoliel, 1984, 1989; Newton, 1995; Falcão, 1996), suportaram este pressuposto. Em paralelo, os ciclos sazonais de biomassa e produção fitoplanctónicas observados em diversas barras da Ria Formosa em situação de preia-mar, distintos dos referidos para o interior da laguna (Marques, 1988; Brockel, 1990a; Falcão *et al.*, 1991), estão em conformidade com o padrão tipicamente associado a ambientes costeiros expostos de clima temperado (ver Cébrian & Valiela, 1999).

Os fluxos de biomassa de fitoplâncton, bacterioplâncton e protistoplâncton fagotrófico entre a zona costeira adjacente e a sub-bacia oeste da Ria Formosa no período de Março 1991 a Fevereiro 1992 foram estimados, de forma grosseira, assumindo que a biomassa média registada em preia-mar e meia-enchente na Estação Barra (Barra de Faro-Olhão) reflectiu a situação de enchente e a biomassa média registada em baixa-mar e

meia-vazante reflectiu a situação de vazante na Barra de Faro-Olhão. O comportamento oposto das duas principais barras da sub-bacia oeste da Ria Formosa (Barra de Faro-Olhão e Barra da Armona) relativamente ao diferencial entre os volumes de enchente e vazante, reconhecido por Leitão *et al.* (1996) e Salles (2001), e as divergências entre estes estudos, levaram à utilização da soma dos volumes de enchente e dos volumes de vazante das duas barras referidas, em situação de maré-intermédia (ca. $68 \times 10^6 \text{ m}^3$; Salles, 2001). Considerou-se ainda que as biomassas médias observadas na Estação Barra em situação de enchente e vazante são representativas da Barra da Armona. No geral, os resultados da biomassa e composição do fitoplâncton nas duas barras, referidos por Marques (1988) e Newton (1988), suportam este pressuposto. Todavia, estimativas de fluxo com maior rigor exigiriam a avaliação mais frequente (ex.: horária) de variáveis biológicas e hidrodinâmicas (ex.: direcção e velocidade da corrente) em ciclos de maré com diferentes amplitudes e a análise da variabilidade espacial, a nível vertical e horizontal, nas duas barras referidas (ver Silva, 2001).

2.1.2 Caracterização físico-química do ambiente

Durante este estudo foram medidas ou estimadas de forma indirecta diversas variáveis físico-químicas potencialmente envolvidas na regulação do crescimento do fitoplâncton, bacterioplâncton heterotrófico e protistoplâncton fagotrófico. Para além da temperatura, salinidade e intensidade média da radiação disponível para a fotossíntese (380-760 nm, PAR) na camada de mistura, o ambiente nutricional para o fitoplâncton foi avaliado indirectamente, através da análise de variáveis climatológicas indicadoras da importação de macronutrientes inorgânicos alóctones para o sistema lagunar.

2.1.2.1 Ambiente físico

A temperatura das amostras foi determinada *in situ*, com um termómetro de mercúrio com precisão de $\pm 0,1 \text{ }^\circ\text{C}$. A salinidade foi avaliada com uma sonda CTD (SIS, Modelo CTD plus 1000), com precisão de $\pm 0,01$, imediatamente após a chegada ao laboratório. As sub-amostras para determinação da salinidade, colocadas em frascos de plástico repletos e hermeticamente fechados, foram mantidas em malas térmicas refrigeradas ao abrigo da luz até ao momento da análise. Pontualmente, a distribuição vertical da temperatura (precisão $\pm 0,01 \text{ }^\circ\text{C}$) e salinidade entre a superfície e o fundo foi medida metro a metro, *in loco*, nas duas estações. A densidade da água (ρ_w , em $\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$) foi calculada através dos algoritmos relativos à equação internacional do estado da água do mar (ver Pond & Pickard, 1991) e posteriormente convertida em unidades sigma-t (σ_t).

2.1.2.2 Ambiente luminoso

Dado que a Ria Formosa é um sistema misturado (Newton & Mudge, 2003), a intensidade média da radiação PAR na camada de mistura (I_m) foi considerada um bom descritor do ambiente luminoso para o fitoplâncton. I_m (em $\mu\text{E PAR}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) foi calculada com base na radiação PAR à superfície (I_0 , em $\mu\text{E PAR}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), na profundidade da camada de mistura (Z_m , em m) e no coeficiente de extinção vertical da radiação PAR (K_e , em m^{-1}), através da aplicação da equação 1 (Kirk, 1986).

$$I_m = I_0(1 - e^{(-K_e \cdot Z_m)}) \cdot (K_e \cdot Z_m)^{-1} \quad (\text{equação 1})$$

Face à inexistência de medidas directas para o período e local de estudo, a intensidade da radiação total diária à superfície foi estimada através da aplicação dos valores de insolação registados no período de 1991-1993 na Estação Meteorológica do Aeroporto de Faro (ver localização na Fig. 2.2), fornecidos pelo Instituto de Meteorologia e Geofísica, ao modelo empírico de Relvas (1985). Este modelo, constituído por uma série de doze regressões lineares aplicáveis individualmente a cada mês do ano (i), estabelecidas de forma diferenciada para várias estações meteorológicas de Portugal, permitiu estimar a radiação total relativa (radiação total diária à superfície/radiação total diária recebida no topo da atmosfera) com base na insolação relativa (insolação/insolação astronómica). No presente estudo foram utilizadas as regressões lineares mensais resultantes da análise de uma série de 15 anos de registos da Estação Meteorológica do Aeroporto de Faro ($n_i=420-465$; $p_i<0,007$; ver Relvas, 1985). Os valores da insolação astronómica (duração do período entre o nascer e o ocaso do sol) e da radiação solar diária recebida no topo da atmosfera foram calculados para cada dia do ano (01 Janeiro a 31 Dezembro), para a latitude de Faro ($37^{\circ}01'N$), de acordo com Spencer (1971).

A intensidade da radiação PAR à superfície foi calculada com base nos valores da intensidade da radiação total diária estimados pelo modelo empírico de Relvas (1985). Assumiu-se que a radiação PAR constitui, em média, 45% da radiação total (Baker & Froiun, 1987) e que as perdas médias por reflexão e difusão à superfície representam 15% da radiação PAR incidente (Parsons *et al.*, 1977). Os valores da radiação PAR diária à superfície foram posteriormente divididos pela insolação astronómica do dia em questão (9,43-14,51 h) de modo a obter a radiação PAR média à superfície durante o período de luz (I_0). Os valores de I_0 foram convertidos em $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ com base na relação $1\text{W}\cdot\text{m}^{-2} = 4,587 \mu\text{Einstein}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$ (Morel & Smith, 1974).

O coeficiente de extinção vertical da radiação PAR (K_e) foi estimado com base na profundidade média de desaparecimento do disco de Secchi. A profundidade de Secchi foi medida com um disco branco com cerca de 30 cm de diâmetro, lastrado na extremidade e fixado a um cabo marcado a cada 10 cm. A estimativa de K_e baseou-se na

aplicação de um modelo empírico estabelecido para uma estação da sub-bacia oeste da Ria Formosa (Canal do Ramalhete, ver localização na Fig. 2.2), ao longo de um período de dois anos (1988-1989). No âmbito do projecto luso-alemão “Biologia da Ria-Formosa: associação entre os sistemas bentónico e pelágico” foram obtidos, em simultâneo, perfis verticais da radiação PAR na coluna de água, medidos com um radiómetro Li-Cor (Modelo Li-1000) equipado com um sensor 4π , e valores da profundidade de desaparecimento do disco de Secchi, gentilmente cedidos por M. Sprung. Com base neste conjunto de dados ($n=106$), foi estabelecida a relação entre o coeficiente de extinção vertical da radiação PAR (K_e , em m^{-1}), calculado com base na aplicação da Lei de Beer-Lambert, e a profundidade de desaparecimento do disco de Secchi (Z_s , em m). A relação obtida traduziu-se na equação 2,

$$K_e = (1,008 \pm 0,069)/Z_s + (0,261 \pm 0,049) \quad (\text{equação 2})$$

com um coeficiente de determinação (R_a^2) de 0,67 (SE=0,203, $p < 0,001$). Os valores estimados através desta relação são ligeiramente inferiores aos previstos pela relação $1,4/Z_s$, proposta por Holmes (1970) para ambientes com turbidez elevada ($Z_s < 5$ m). Para o cálculo de I_m nas Estações Laguna e Barra (ver equação 1) considerou-se que toda a coluna de água se encontrava misturada (Newton & Mudge, 2003) pelo que a profundidade do local é equivalente à profundidade da camada de mistura (Z_m). Considerou-se como limite inferior da camada eufótica (Z_e) a profundidade correspondente a 1% de I_0 .

A elevada variabilidade espacial entre a Estação Barra e a zona costeira adjacente, em particular a nível da profundidade, intensidade de mistura da coluna de água e coeficiente de extinção vertical (Benliel, 1984, 1985, 1989), não permitiu considerar o ambiente luminoso na Estação Barra como representativo das condições na plataforma adjacente. Assim, a variação mensal de I_m na plataforma algarvia foi avaliada, de forma grosseira, de modo a obter uma visão mais realista da disponibilidade de luz nesta região. Os valores de I_m foram estimados com base nos valores da radiação PAR à superfície obtidos no âmbito deste estudo (I_0), nos valores médios mensais da profundidade de mistura (15-70 m) referidos por Afonso Dias (1996a) para a plataforma continental algarvia e nos valores médios da profundidade de desaparecimento do disco de Secchi (Z_s) referidos por Benliel (1984, 1985, 1989) para uma estação localizada na plataforma continental, a ca. 3500 m a sul da Barra de Faro-Olhão (Latitude: $36^{\circ}57'03''$ N; Longitude: $07^{\circ}52'24''$ W), para os períodos de Inverno ($4,8 \pm 1,0$ m; 1-7 m; $n=6$), Primavera ($7,5 \pm 1,7$ m; 3-23 m; $n=11$), Verão ($7,5 \pm 0,7$ m; 4-11 m; $n=9$) e Outono ($15,2 \pm 5,9$ m; 3-40 m; $n=6$). Neste caso, o coeficiente de extinção, K_e , foi estimado através da relação $1,7/Z_s$, de acordo com Poole & Atkins (1929).

2.1.2.3 Ambiente climatológico/nutricional

No presente estudo, a concentração de macronutrientes inorgânicos não foi analisada de forma quantitativa. Em consequência, o ambiente nutricional do fitoplâncton foi avaliado apenas de forma indirecta, através da utilização de indicadores da importação de nutrientes alóctones para o sistema lagunar. Apesar da importância das descargas de águas residuais urbanas (deficientemente tratadas até finais da década de 90) e em particular do ambiente sedimentar como fontes de nutrientes inorgânicos para a coluna de água (Falcão, 1996; Newton *et al.*, 2003), a generalidade dos estudos refere uma clara associação entre episódios de forte pluviosidade e elevada concentração de macronutrientes inorgânicos na Ria Formosa (Cortez, 1992; Falcão, 1996; Newton *et al.*, 2003; Newton & Mudge, 2005). Assim, a variação diária da pluviosidade, medida na Estação Meteorológica do Aeroporto de Faro (Instituto de Meteorologia e Geofísica), foi utilizada como um indicador potencial da importação de nutrientes para a Ria Formosa a partir de fontes continentais.

Para além das fontes continentais, mais importantes durante períodos de elevada pluviosidade, a principal fonte de nutrientes alóctones para a camada superficial na zona nerítica é a introdução de águas profundas ricas em nutrientes. Na plataforma continental algarvia, esta introdução ocorre geralmente durante o período de mistura vertical convectiva, com a erosão sazonal da termoclina temporária, e durante eventos de afloramento costeiro (ver Fiuza, 1984; Pissarra *et al.*, 1993; Moita, 2001).

Com excepção da zona directamente afectada pela pluma do Rio Guadiana, a estratificação da coluna de água na costa algarvia tem origem térmica (Moita, 2001). Assim, a intensidade da estratificação foi avaliada, de forma grosseira e indirecta, através da comparação entre a temperatura média diária do ar (T_{ar}), medida na Estação Meteorológica do Aeroporto de Faro (Instituto de Meteorologia e Geofísica), e a temperatura superficial da água, medida na Estação Barra em situação de preia-mar (T_{PM}). Assumiu-se que períodos com $T_{ar} \gg T_{PM}$ representam um cenário de estratificação provável enquanto períodos com $T_{ar} \ll T_{PM}$ indicam uma situação de mistura convectiva provável.

A ocorrência de eventos de afloramento costeiro na costa algarvia, associada à acção de ventos do quadrante oeste, e a intensidade dos mesmos foi avaliada através do cálculo do componente do transporte de Ekman perpendicular à linha de costa, neste caso componente N-S (Q_Y). Q_Y representa o transporte de massa na camada superficial induzido pela tensão de corte do componente do vento paralelo à linha de costa (τ), componente oeste-este no caso da orientação da costa Sul de Portugal. A componente W-E da força de arrastamento ou tensão de corte do vento (τ_{W-E} ou τ_X , em $\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{s}^{-2}$) foi

calculada através da lei quadrática de arrastamento de acordo com Bakun (1973), pela equação 3,

$$\tau_{W-E} = C_D \cdot \rho_A \cdot v (u^2 + v^2)^{1/2} \quad (\text{equação 3})$$

onde C_D representa o coeficiente de atrito de arrastamento devido ao vento (0,0012), ρ_A a densidade do ar (1,22 kg.m⁻³), v o componente W-E do vector velocidade do vento e $(u^2 + v^2)^{1/2}$ a velocidade do vento com componentes v (W-E) e u (N-S).

Q_Y (em m³.s⁻¹.km⁻¹), indicador de afloramento costeiro na costa algarvia, foi calculado através da equação 4,

$$Q_Y = \tau_{W-E} / f \cdot \rho_W \quad (\text{equação 4})$$

onde ρ_W representa a densidade da água do mar (1025 kg.m⁻³) e f corresponde ao parâmetro de Coriolis, igual a $2 \Omega \sin\phi$, onde Ω representa a velocidade de rotação da Terra (7,29x10⁻⁵ s⁻¹) e ϕ a latitude do local (Faro: 37°01' N, $f = 8,77 \times 10^{-5}$ s⁻¹).

Os valores da direcção e velocidade do vento foram obtidos por consulta dos Boletins Meteorológicos Diários (Instituto Nacional de Meteorologia e Geofísica, 1991a, 1992, 1993). Assim, procedeu-se ao cálculo de τ_{W-E} e Q_Y a partir das observações efectuadas diariamente às 00 TU (Tempo Universal), 06 TU, 12 TU e 18 TU na Estação Meteorológica do Aeroporto de Faro. Posteriormente, calcularam-se os valores médios diários de Q_Y para o período de Março 1991 a Janeiro 1993. Períodos com valores de Q_Y positivos, com transporte em direcção à costa, indicaram eventos prováveis de convergência costeira, e períodos com valores de Q_Y negativos, com transporte em direcção ao largo, corresponderam a eventos prováveis de afloramento costeiro.

A utilização do transporte de Ekman perpendicular à costa (Q_Y) como indicador de afloramento costeiro foi avaliada através da comparação entre os valores de Q_Y obtidos no presente estudo e os períodos de ocorrência de afloramento costeiro na costa algarvia durante o ano de 1991, inventariados por Relvas (1999) com base na análise da distribuição da temperatura da superfície do mar, obtida através de imagens de satélite AVHRR ("Advanced Very High Resolution Radiometer"). O período de Março-Abril 1991 registou forte nebulosidade pelo que impossibilitou a análise. Adicionalmente, efectuou-se uma pesquisa de imagens relativas ao período e zona de estudo no RSDAS (*Remote Sensing Data Analysis Service*, Plymouth Marine Laboratory, Reino Unido, <http://www.npm.ac.uk/rsdas/>). A maior parte dos ciclos de afloramento-relaxamento sugeridos pela variabilidade de Q_Y foram identificados como eventos de afloramento por Relvas (1999), com um desfasamento de três a quatro dias. Perante esta concordância geral, os eventos favoráveis ao afloramento costeiro ou à

convergência costeira foram designados eventos de afloramento e de convergência costeira. De acordo com Mendes (1997), foram considerados eventos fortes de afloramento os eventos associados a valores de Q_Y inferiores a $-1000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{km}^{-1}$ e eventos fracos ou moderados os associados a valores de Q_Y negativos e superiores a $-1000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{km}^{-1}$.

A aplicação dos critérios de Mason *et al.* (2005), que considera eventos significativos de vento favorável ao afloramento ou convergência (*steady state*) na costa oeste de Portugal os períodos onde a direcção do vento é favorável e a velocidade média do vento é igual ou superior a $4 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ durante pelo menos quatro dias consecutivos, não permitiu a previsão de todos os eventos identificados por Relvas (1999) para o ano de 1991.

Para além dos indicadores referidos, pluviosidade, transporte de Ekman médio nos três ou quatro dias que antecederam as colheitas ($Q_{y.3}$ ou $Q_{y.4}$) e diferencial entre a temperatura do ar e da água na Estação Barra, a informação relativa à concentração de macronutrientes inorgânicos durante o período de amostragem deste estudo (Março 1991-Janeiro 1993), nas Estações Laguna e Barra ou na zona costeira adjacente, obtida por outros autores foi integrada nos resultados. Neste contexto, é importante destacar as campanhas efectuadas por Cortez (1992), que incluíram a amostragem das Estações Laguna e Barra em 18 Fevereiro 1991, 14 Maio 1991, 18 Outubro 1991, e o estudo de Cravo (1996) que avaliou a variabilidade semanal entre Abril 1991 e Maio 1992 numa zona da costa algarvia localizada a cerca de 26 km a oeste da Estação Barra.

2.1.3 Caracterização da comunidade fitoplanctónica

2.1.3.1 Concentração de clorofila *a*

A concentração de clorofila *a*, indicador da biomassa fitoplanctónica total, foi avaliada espectrofotometricamente (Hitachi, Modelo U-1000), com correcção para os feopigmentos, com base no método monocromático de Lorenzen (1967). Esta técnica é recomendada para sistemas estuarinos ou costeiros com intensa ressuspensão e elevada concentração de feopigmentos (Lorenzen & Jeffrey, 1980; Mantoura *et al.*, 1997). A concentração de clorofila *a* foi determinada após a filtração de 0,2 a 1,0 L de amostra por filtros de fibra de vidro GF/F (Whatman), com dimensão nominal de poro de $0,7 \mu\text{m}$. De acordo com Li (1986) e Gasol & Morán (1999) as perdas de picofitoplâncton associadas a esta estratégia são geralmente inferiores a 2%. A filtração decorreu em condições de fraca luminosidade e com uma pressão de vácuo inferior a 100 mmHg de modo a minimizar a perda de células de menores dimensões (Taguchi & Laws, 1988; Li, 1990). Após a filtração, os filtros foram colocados em tubos de ensaio fechados e protegidos da luz e armazenados a ca. -20°C , por um período sempre inferior a 1 mês. A extracção dos pigmentos foi efectuada com acetona refrigerada a 90% (10

mL), durante 24 horas, e decorreu à temperatura ambiente e sob condições de escuridão total. Após a extracção, os filtros foram homogeneizados mecanicamente e centrifugados (5000 rpm, 10 minutos) de modo a reduzir a turbidez e o valor de absorvância medido a 750 nm ($<0,005 \cdot \text{cm}^{-1}$ de espessura da célula do espectrofotómetro).

A determinação da concentração de clorofila α (Chl α , em $\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$) baseou-se nos valores das absorvâncias a 665 nm (A_{665}), corrigidas pela absorvância registada a 750 nm (A_{750}), $A_{665} - A_{750}$, medidas antes ($A_{665.o}$) e após a acidificação do extracto ($A_{665.a}$) com HCl (100 μL , 1N). Os valores de Chl α foram calculados com base na equação 5,

$$\text{Chl } \alpha = 26,7 \cdot (A_{665.o} - A_{665.a}) \cdot v \cdot (V \cdot l)^{-1} \quad (\text{equação 5})$$

onde v representa o volume de acetona adicionado (mL), V o volume de amostra filtrado (L) e l a espessura da célula do espectrofotómetro (cm). A precisão da técnica foi investigada através da análise de três replicados por amostra em seis situações distintas do ciclo sazonal e representada através do coeficiente de variação médio ($\text{CV}_M \pm 1\text{SE}$, em %). O coeficiente de variação para cada uma das situações investigadas ($n=6$), CV_i , foi calculado através da fórmula $100 \cdot (\text{SD}_n / X_n)$ onde SD_n e X_n representam o desvio padrão e a média, respectivamente. A precisão média foi $8 \pm 2\%$ (2-15% para 0,7-8,8 μg clorofila $\alpha \cdot \text{L}^{-1}$). A análise crítica e comparação da metodologia utilizada com outras estratégias de extracção, análise e quantificação pode ser consultada em Wright *et al.* (1997), Mantoura *et al.* (1997) e Jeffrey & Welschmeyer (1997), respectivamente.

A relação entre a concentração de clorofila α e biomassa total de fitoplâncton (ver Secção 2.1.3.3), avaliadas em simultâneo entre Março 1991 e Março 1992, foi investigada com vista ao eventual estabelecimento de uma razão C:Chl α ($\text{mgC} \cdot (\text{mgChl}\alpha)^{-1}$) aplicável, de forma genérica, à comunidade fitoplanctónica nos sistemas amostrados.

2.1.3.2 Composição e abundância de fitoplâncton

As sub-amostras utilizadas para avaliação do fitoplâncton foram fixadas imediatamente após a colheita com uma solução refrigerada de gluteraldeído (gluteraldeído a 25% para microscopia electrónica, Merck, diluído com água do mar filtrada por 0,2 μm) de modo a obter uma concentração final de 2% (Booth, 1993). Pontualmente, foram fixadas sub-amostras com uma solução de lugol ácido (concentração final de 2%, Throndsen, 1978) para observação de características morfológicas dificilmente observáveis em microscopia de epifluorescência e/ou de organismos menos abundantes. As sub-amostras fixadas foram mantidas no escuro e refrigeradas até ao seu processamento.

A análise do fitoplâncton foi efectuada com base na técnica de Haas (1982), ligeiramente modificada. Entre 12 a 24 h após a colheita, 5 a 50 mL das sub-amostras fixadas e refrigeradas foram corados com uma solução de proflavina (Sigma, 0,033% W/V em água destilada), filtrada por 0,2 µm (20 µL/mL), durante 3 minutos. A amostra fixada e corada foi filtrada por um filtro de policarbonato negro com 0,4 µm de diâmetro de poro (Nucleopore), colocado sobre um filtro de suporte (Millipore HA, 0,8 µm) para garantir a distribuição homogénea da pressão sobre o filtro. A pressão de filtração utilizada foi inferior a 50 mm Hg de modo a minimizar a danificação ou perda de células (Bloem & Bar-Gilissen, 1988; Stockner *et al.*, 1990). Após a filtração, o filtro foi montado entre lâmina e lamela com óleo de imersão não fluorescente Cargille tipo A. As preparações obtidas foram conservadas a ca. -10°C até à observação microscópica a qual geralmente decorreu, no máximo, um mês após a amostragem. A observação foi efectuada num microscópio de epifluorescência (Leitz, Modelo Laborlux K) equipado com uma lâmpada de mercúrio (HBO 50 W), um filtro de excitação azul (450-490 nm), objectivas (Leitz) com ampliação 10x (EF 10/0,25), 40x (EF 40/0,65) e 100x (EF 100/1,25 para óleo imersão) e oculares com ampliação 12,5x (Leitz, periplan GF 12,5/18), equipadas com uma régua graduada ou graticulo ocular previamente calibrados com uma lâmina micrométrica.

Durante a observação, os fitoplanctontes foram medidos e integrados nos seguintes grupos, a maior parte dos quais com significado taxonómico: cianobactérias pertencentes ao género *Synechococcus*, picofitoplâncton eucariótico, diatomáceas, dinoflagelados, outros flagelados plastídicos e *Mesodinium rubrum* Lohmann 1908 (= *Myrionecta rubra* Jankowski 1976), um ciliado funcionalmente considerado produtor primário (Crawford, 1989) mas com capacidade de fagocitar selectiva e exclusivamente criptofíceas (Gustafson *et al.*, 2000).

O picofitoplâncton eucariótico foi reconhecido pela dimensão celular e existência de uma região nuclear bem definida e cloroplasto(s) com fluorescência vermelha e/ou alaranjada. Este grupo pode ter incluído formas flageladas sem flagelos visíveis. As cianobactérias foram reconhecidas pela inexistência de uma zona nuclear definida e pela fluorescência amarelo-alaranjada, característica da presença de ficoeritrina (PE) constituída por cromóforos com ficourobilina e ficoeritrobilina (tipo I), excitável com luz azul (490- 500 nm). Porém, as células do género *Synechococcus* exclusivamente com ficocianina ou com ficoeritrina constituída por cromóforos com ficoeritrobilina (tipo II), excitáveis entre 540-565 nm e quantificáveis apenas com luz verde, podem ter sido subestimadas (Wood *et al.*, 1985; Ray *et al.*, 1989; Putland & Rivkin, 1999). Dado que este grupo é geralmente representativo apenas em zonas estuarinas de salinidade reduzida (Ray *et al.*, 1989; Tamigneaux *et al.*, 1995; Bledsoe & Phlips, 2000; Murrell & Llores, 2004), e os valores médios de salinidade no presente estudo foram superiores a 36,0, esta sub-estimativa foi considerada negligenciável. De facto, a observação de

Synechococcus em amostras recentes da Ria Formosa e zona costeira adjacente em microscopia de epifluorescência (Leitz DM LB, lâmpada HBO 50W, oculares HC Plan 12,5x/16 e objectiva Plan Apo 63x/1,32-0,6) com excitação com luz azul (470-490 nm) e verde (515-560 nm) suportaram este pressuposto (R. Domingues, 2005, comunicação pessoal). Devido às suas dimensões e características de fluorescência, as cianobactérias do género *Prochlorococcus*, quantificáveis apenas com citometria de fluxo (ex.: Sieracki *et al.*, 1995), podem não ter sido detectadas no presente estudo. Contudo, dado que a sua abundância em ambientes costeiros, incluindo a costa NW da Península Ibérica, é reduzida ou nula (ex.: Campbell *et al.*, 1998; Jiao *et al.*, 2002; Calvo-Diaz *et al.*, 2004), considerou-se esta sub-estimativa igualmente negligenciável.

No geral, a utilização de um filtro de policarbonato de 0,4 µm pode ter causado a perda de parte da comunidade fitoplanctónica, em particular do picofitoplâncton (Li, 1986; Stockner *et al.*, 1990; Gasol & Morán, 1999). Contudo, as perdas associadas a este tipo de filtro, analisadas no início do estudo, representaram, em média 9,7±2,2% (n=4) e no máximo 13,5% da abundância total de picofitoplâncton determinada com filtros de policarbonato de 0,2 µm. Este resultado, associado à rápida colmatção dos filtros de 0,2 µm justificou a utilização de filtros de 0,4 µm, estratégia igualmente proposta por Booth (1993).

Os flagelados plastídicos, células com dimensão superior a 2 µm e região nuclear bem definida, foram reconhecidos pela existência de cloroplastos com fluorescência vermelha e/ou alaranjada e flagelos e não incluíram os dinoflagelados. Apesar de dominado por células com flagelos (>95%), um reduzido número de células sem flagelos visíveis foi incluído neste grupo. Os flagelados plastídicos foram classificados em grupos morfológicos ou taxonómicos com base na dimensão e morfologia celulares, número e localização dos flagelos, número, forma, disposição e tipo de fluorescência dos cloroplastos e presença de estruturas externas características (ex.: espículas, placas tecaais, haptonema, lórica), de acordo com Chrétiennot-Dinet (1990) e Throndsen (1997). Esta análise permitiu a diferenciação de criptofíceas (Classe Cryptophyceae), euglenofíceas (Classe Euglenophyceae) e primnesiofíceas com haptonema (Classe Primnesiophyceae). As restantes células foram agrupadas em grupos morfológicos.

As diatomáceas (Classe Bacillariophyceae) foram reconhecidas pela morfologia externa e identificadas, até ao nível taxonómico possível, de acordo com Ricard (1987) e Hasle & Syvertsen (1997). Os dinoflagelados (Classe Dinophyceae) plastídicos foram reconhecidos pelo aspecto granuloso do núcleo e diferenciação da região do sulco e classificados em grupos morfológicos e/ou taxonómicos com base em Dodge (1985), Sournia (1986) e Steidinger & Tangen (1997). Assim, não foram consideradas as recentes orientações taxonómicas para a classificação dos dinoflagelados nús (ver Heil *et al.*, 2001 e referências associadas).

A determinação da abundância de cada grupo i de fitoplâncton (A_i , em n° células.L⁻¹) foi efectuada com base na aplicação da equação 6,

$$A_i = (N_i \cdot A \cdot d) / (n \cdot V \cdot a) \quad (\text{equação 6})$$

onde N_i representa o número total de células enumeradas do grupo i , n o número de campos observados, V o volume de amostra fixada filtrado (em L), A a área efectiva de filtração, a a área do campo de contagem e d o factor de diluição da amostra causada pela adição de gluteraldeído. Durante a observação, iniciada pela contagem do picofitoplâncton, o diafragma de campo foi mantido parcialmente fechado para minimizar a perda de fluorescência e maximizar o contraste. A precisão da técnica foi investigada através da análise de três replicados por amostra em seis situações distintas do ciclo sazonal e foi representada através do coeficiente de variação médio registado para cada grupo i de fitoplâncton, $CV_M \pm 1SE$ ($n=6$).

A determinação da abundância de *Synechococcus* (CB), picofitoplanctontes eucariotas (EPP) e nanoflagelados plastídicos (FP) foi efectuada com uma ampliação total de 1250 x e baseou-se na enumeração de um mínimo de 200 células de cada um dos grupos referidos, distribuídos por um mínimo de 100 campos microscópicos de área conhecida, escolhidos aleatoriamente. Pontualmente, durante períodos de abundância mínima de cianobactérias e picofitoplanctontes eucariotas, observaram-se apenas 50 células por amostra. As precisões médias associadas à determinação da abundância de cianobactérias, picofitoplâncton eucariótico e nanoflagelados plastídicos foram $17 \pm 4\%$ (5-33% para $0,1-40,0 \times 10^6$ CB.L⁻¹), $16 \pm 5\%$ (6-36% para $0,7-58,7 \times 10^6$ EPP.L⁻¹) e $13 \pm 3\%$ (4-25% para $0,5-6,6 \times 10^6$ FP.L⁻¹), respectivamente.

Na maior parte dos casos, a determinação da abundância de diatomáceas, microdinoflagelados e *Mesodinium rubrum* foi efectuada com base na enumeração de um mínimo de 200 células de cada um dos grupos referidos, distribuídas por um mínimo de 150 campos microscópicos, escolhidos aleatoriamente, com uma ampliação total de 500x. Em situações de abundância reduzida a área total do filtro, equivalente a ca. 1420 campos microscópicos, foi observada quase na totalidade. Contudo, pontualmente, e no caso dos dinoflagelados autotróficos e *M. rubrum*, foram observadas menos de 50 células. Os coeficientes de variação médios associados à determinação da abundância de diatomáceas (DI), dinoflagelados (DF) e *M. rubrum* (Mr) foram $20 \pm 4\%$ (5-34% para $0,1-8,9 \times 10^6$ DI.L⁻¹), $15 \pm 65\%$ (2-33% para $9,2-96,7 \times 10^3$ DF.L⁻¹) e $25 \pm 8\%$ (5-47% para $1,0-12,7 \times 10^3$ Mr.L⁻¹), respectivamente. No geral, as precisões mínimas de cada grupo coincidiram com a enumeração de menos de 100 células, durante períodos de abundância mínima, e aproximaram-se da precisão teórica associada à enumeração

de um total de 50 células, distribuídas ao acaso, de acordo com a distribuição de Poisson e um intervalo de confiança de 95% (ca. 30%, ver Venrick, 1978).

Os fitoplanctontes, medidos com o auxílio da régua ou graticulo oculares durante a enumeração, foram agrupados nas seguintes classes dimensionais, de acordo com a classificação de Sieburth *et al.* (1978): picofitoplâncton (0,2-2 µm), nanofitoplâncton (2-20 µm) e microfitoplâncton (20-200 µm). Dado que a generalidade dos metazoários pode consumir eficientemente partículas superiores a 5 µm (ver Legendre & Rassoulzadegan, 1996), o nanofitoplâncton (2-20 µm) foi sub-dividido em duas classes dimensionais, 2-5 µm e 5-20 µm. Os fitoplanctontes com dimensões celulares inferiores a 20 µm e organizados em colónias, tal como a maioria das diatomáceas, foram incluídos na classe do microplâncton. De facto, apesar das características fisiológicas destas células reflectirem a sua dimensão nanoplânctónica, a organização em colónias transforma-as, a nível ecológico, em presas microplânctónicas.

Pontualmente, foram utilizadas sub-amostras fixadas com lugol ácido para observação de características morfológicas dificilmente observáveis em microscopia de epifluorescência e de *taxa* menos abundantes. Neste caso, as sub-amostras foram analisadas de acordo com a técnica de sedimentação de Utermohl (ver Hasle, 1978). As sub-amostras fixadas foram aclimatizadas à temperatura laboratorial, sedimentadas em câmaras de sedimentação de 50 mL durante um período de 48 h, colocadas numa superfície horizontal e protegida da luz, e posteriormente observadas num microscópio de inversão (Zeiss, Modelo IM35) com uma ampliação total variável (50x a 400x). Alguns dos *taxa* observados em microscopia de inversão não foram quantificados em epifluorescência. De facto, a utilização da técnica de Haas (1982), baseada na análise de um volume de amostra inferior, condicionado pela colmatação do filtro, pode ter subestimado o contributo dos fitoplanctontes com abundância relativa reduzida. Assim, a utilização das duas técnicas em simultâneo constitui a estratégia mais adequada para a análise quantitativa de toda a comunidade fitoplânctónica.

2.1.3.3 Biomassa de fitoplâncton

A biomassa de cada grupo taxonómico ou morfológico *i* (B_i , em µg C.L⁻¹) foi calculada com base na sua abundância (A_i) e respectivo conteúdo médio em carbono por célula ($CC_{M.i}$), de acordo com a equação 7.

$$B_i = A_i \cdot CC_{M.i} \quad (\text{equação 7})$$

O valor de $CC_{M.i}$ representou a média dos valores de conteúdo celular em carbono estimados, individualmente, para cada uma das células do grupo *i* (CC_i). Os valores de CC_i foram geralmente estimados como uma função do volume celular (VC_i). Porém, no

caso de *Synechococcus* (PE I), assumiu-se um conteúdo em carbono fixo de 249 fgC.célula⁻¹, referido por Verdhuis *et al.* (1993) para células com dimensões entre 0,8 e 1,2 µm, similares às mais frequentemente observadas no presente estudo. Este valor aproxima-se dos utilizados na maior parte dos estudos de cianobactérias crocócóides marinhas (exs.: Cuhel & Waterbury, 1984; Kana & Gilbert, 1987; Shalapyonok *et al.*, 2001).

O volume celular de picofitoplanctontes eucariotas, flagelados plastídicos, diatomáceas, dinoflagelados e *Mesodinium rubrum* (VCi) foi calculado através da medição das dimensões de um mínimo de 20 células de cada *taxa* ou grupo morfológico por amostra, seleccionadas aleatoriamente, e da aplicação de configurações geométricas adequadas, simples ou compostas (ver Hillebrand *et al.*, 1999). Porém, no caso do picofitoplâncton eucariótico, dada a dificuldade em diferenciar sub-grupos e a reduzida variação relativa do volume celular, o volume celular médio obtido na fase inicial deste estudo, 1,8±0,5 µm³.célula⁻¹ (n=400), foi aplicado a todo o período de estudo.

A medição dos flagelados plastídicos foi efectuada com uma ampliação total de 1250 x, com o auxílio da recta graduada de um graticulo ocular New Porton G12 (Graticules Ltd.), com uma precisão de ±1,1 µm. A medição do picofitoplâncton foi efectuada com base na utilização dos círculos numerados de 0 a 6 (0,22 µm < Ø < 1,76 µm), com diâmetros organizados de acordo com uma progressão de √2 (ver May, 1965), e com uma precisão aproximada entre ±0,1-0,5 µm. A medição de diatomáceas, dinoflagelados e *Mesodinium rubrum* foi efectuada com o auxílio de uma régua graduada instalada na ocular e com uma precisão de ±1,0 µm ou ±2,5 µm, variável em função da ampliação total utilizada (1250x ou 500x). Pontualmente, alguns *taxa* (ex.: *Rhizosolenia* sp.) foram medidos com uma ampliação total de 125x e uma precisão de ±10,0 µm.

Dada a impossibilidade de visualizar a terceira dimensão, no caso particular das diatomáceas e dinoflagelados o cálculo do volume celular baseou-se nos seguintes pressupostos: (i) a distância perivalvar de diatomáceas pinuladas é igual à largura da valva; (ii) a largura da valva de diatomáceas cêntricas com uma forma similar às pinuladas (exs.: *Chaetoceros*, *Eucampia*) é igual a 0,6x o comprimento da valva; (iii) a espessura de dinoflagelados nús é igual a 0,75x a sua largura; (iv) a espessura de dinoflagelados com armadura é igual a 0,50x a sua largura (ver Chavez *et al.*, 1991).

O conteúdo celular em carbono do picofitoplâncton eucariótico foi estimado com base no volume celular médio deste grupo (1,8 µm³.célula⁻¹) e numa relação linear entre o conteúdo de carbono e o volume celular de 0,220 pgC.µm⁻³ (Booth *et al.*, 1988), equivalente a 0,396 pgC.célula⁻¹. O conteúdo celular em carbono do ciliado *Mesodinium rubrum* foi estimado, individualmente, com base no seu volume celular e numa relação

linear entre o conteúdo de carbono e o volume celular de $0,19 \text{ pgC} \cdot \mu\text{m}^{-3}$ (Putt & Stoecker, 1989).

O conteúdo celular em carbono no caso dos flagelados plastídicos, dinoflagelados e diatomáceas (CC_i , em $\text{pgC} \cdot \text{célula}^{-1}$) foi estimado, individualmente, como uma função não linear do volume celular (VC_i , em $\mu\text{m}^3 \cdot \text{célula}^{-1}$) de acordo com modelos alométricos específicos do tipo $CC_i = aVC_i^b$. Os valores de CC_i dos flagelados plastídicos e dinoflagelados foram estimados de acordo com a equação 8,

$$CC_i = 0,433 VC_i^{0,863} \quad (\text{equação 8})$$

com base no modelo proposto por Verity *et al.* (1992) para fitoplanctontes cultivados em condições de quase maximização do crescimento (ex.: $200 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), fixados com gluteraldeído e observados em microscopia de epifluorescência. No caso específico dos dinoflagelados, a aplicação de um modelo baseado na medição de células fixadas com gluteraldeído, concentradas por filtração e observadas em epifluorescência é especialmente importante face às alterações significativas de biovolume celular induzidas por esta estratégia metodológica (Menden-Deuer *et al.*, 2001).

Os valores de CC_i das diatomáceas (CC_{DI}) foram estimados através do modelo de Menden-Deur & Lessard (2000), de acordo com a equação 9.

$$CC_{DI} = 0,288 VC_{DI}^{0,811} \quad (\text{equação 9})$$

Este modelo, resultado da compilação de diversos estudos de diatomáceas ($n=94$; Parsons *et al.*, 1961; Mullin *et al.*, 1967; Strathmann, 1967, excepto *Dytilum brightwellii*; Moal *et al.*, 1987; Montagnes *et al.*, 1994), baseou-se na medição, em microscopia óptica de campo claro, de células vivas e células fixadas geralmente cultivadas em condições de maximização de crescimento (ver Montagnes *et al.*, 1994). O modelo de Menden-Deur & Lessard (2000) pode eventualmente subestimar os valores de CC_{DI} , em particular para diatomáceas com volume superior a $2000 \mu\text{m}^3 \cdot \text{célula}^{-1}$ (Montagnes & Franklin, 2001), mas estas diatomáceas não foram dominantes no presente estudo. Porém, a aplicação do modelo de Montagnes & Franklin (2001) não foi considerada por se basear em condições de cultivo ($50 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) muito diferentes das naturalmente observadas na Ria Formosa.

Os coeficientes de variação médios ($\pm 1\text{SE}$) associados à determinação da biomassa de flagelados plastídicos (FP), dinoflagelados (DF) e diatomáceas (DI), calculados após a análise de três replicados por amostra em seis situações distintas do ciclo sazonal, foram $14 \pm 4\%$ (2-25% para $11\text{-}53 \mu\text{gC FP} \cdot \text{L}^{-1}$), $28 \pm 13\%$ (2-77% para $0,4\text{-}23 \mu\text{gC DF} \cdot \text{L}^{-1}$) e $15 \pm 4\%$ (2-32% para $2\text{-}298 \mu\text{gC DI} \cdot \text{L}^{-1}$), respectivamente.

A contribuição relativa de *taxa* ou grupos morfológicos para a abundância e biomassa totais de fitoplâncton, em percentagem, foi calculada individualmente para cada amostra. A contribuição média para um determinado período ou estação de amostragem foi calculada posteriormente com base nestes valores. Esta técnica confere igual peso à contribuição das diferentes amostras e produz resultados ligeiramente distintos dos obtidos quando a contribuição média de cada grupo é calculada com base nos valores médios da abundância ou biomassa.

2.1.3.4 Taxa de crescimento aparente do fitoplâncton

A colheita de amostras com uma maior periodicidade na Estação Laguna permitiu a estimativa da taxa de crescimento aparente ou líquido do fitoplâncton (r_i) entre datas de colheita consecutivas, n e $n+t$. Assim, r_i (em d^{-1}) na Estação Laguna foi estimada assumindo crescimento exponencial, com base na equação 10 (ver Cloern, 1996),

$$r_i = (\ln A_{n+t} - \ln A_n) / t \quad (\text{equação 10})$$

onde A_n e A_{n+t} representam a abundância da comunidade ou de grupos específicos de fitoplâncton nas amostras colhidas no dia n e na amostragem seguinte, no dia $n+t$, e t o intervalo de tempo entre as duas colheitas (em dias, $5 < t < 10$). A utilização da concentração de clorofila a permitiu a estimativa de r_i da comunidade fitoplanctónica ao longo de cerca de dois ciclos anuais.

2.1.4 Caracterização da comunidade de bacterioplâncton heterotrófico

2.1.4.1 Abundância de bacterioplâncton heterotrófico

As sub-amostras utilizadas para avaliação do bacterioplâncton heterotrófico foram fixadas imediatamente após a colheita com uma solução refrigerada de glutaraldeído (glutaraldeído a 25% para microscopia electrónica, Merck, diluído com água do mar filtrada por $0,2 \mu\text{m}$), de modo a obter uma concentração final de 2%. As sub-amostras foram refrigeradas a ca. 5°C até ao seu processamento (Turley, 1993). As amostras foram processadas entre 12 a 24 h após a colheita de forma a minimizar a diminuição da abundância e do volume celular que parece ocorrer no decurso do armazenamento prolongado de amostras fixadas (Turley, 1993; Gundersen *et al.*, 1996).

A análise do bacterioplâncton heterotrófico foi efectuada com base na técnica de Hobbie *et al.* (1977), ligeiramente modificada. Assim, 1 a 3 mL das amostras fixadas e refrigeradas foram filtrados por um filtro de policarbonato negro (Nucleopore), com um diâmetro de poro de $0,2 \mu\text{m}$, colocado sobre um filtro de suporte (Millipore HA $0,45 \mu\text{m}$). O volume de amostra filtrado foi ajustado de forma a obter entre 20 a 30 células por

campo microscópico, procedimento que minimiza o erro do processo de contagem (Kirchman *et al.*, 1982). O filtro foi posteriormente inundado com 1 mL de uma solução de laranja de acridina (3,6-bis (dimetilamino) acridina), pré-filtrada por 0,2 µm (concentração 0,001%), durante 3 minutos. A pressão de filtração utilizada foi inferior a 50 mm Hg de modo a minimizar a danificação ou perda de células. O filtro foi montado entre lâmina e lamela com óleo de imersão não fluorescente Cargille tipo A. As preparações obtidas foram conservadas a ca. -10°C até à observação microscópica a qual decorreu, no máximo, um mês após a amostragem. A observação foi efectuada num microscópio de epifluorescência (Leitz, Modelo Laborlux K) equipado com uma lâmpada de mercúrio (HBO 50 W), um filtro de excitação azul (450-490 nm), uma objectiva (Leitz) com ampliação 100x (EF 100/1,25 para óleo imersão) e oculares com ampliação 12,5x (Leitz, periplan GF 12,5/18), equipadas com um graticulo ocular tipo New Porton G12 (Graticules Ltd.), previamente calibrado com uma lâmina micrométrica.

Consideraram-se bactérias as estruturas com forma (*cocci*, bastonetes, vibrões, formas espiraladas, formas filamentosas) e dimensão adequadas, livres ou aderentes a partículas, e com fluorescência nítida, verde ou laranja. A determinação da abundância de bacterioplâncton heterotrófico baseou-se na enumeração de um mínimo de 400 bactérias, distribuídas por um mínimo de 25 campos microscópicos de área conhecida, escolhidos aleatoriamente, com uma ampliação total de 1250 x. A determinação da abundância total de bactérias (TBN, em n° células.L⁻¹) foi efectuada com base na aplicação da equação 6. A precisão da técnica, investigada através da análise de três replicados por amostra em seis situações distintas do ciclo sazonal (TBN: 1,2-7,1x10⁹ células.L⁻¹), e representada através do coeficiente de variação médio (CV_M±1SE, n=6), foi 8,7±2,7% (0,9-22%).

De acordo com vários autores (Sieracki & Villes, 1992; Suzuki *et al.*, 1993; Sherr *et al.*, 1997; Posch *et al.*, 2001), a técnica utilizada, baseada na coloração com laranja de acridina, fornece estimativas da abundância total de bactérias superiores às obtidas com a utilização do fluorocromo DAPI (4',6-diamidino-2-fenil-indol, Porter & Feig, 1980). Porém, a utilização de filtros de policarbonato de 0,2 µm pode ter subestimado a abundância total de bactérias (Zimmermann, 1977; Jones *et al.*, 1989; McKenzie *et al.*, 1992; Gasol & Morán, 1999).

Apesar de constituir uma evolução notória relativamente às técnicas de contagem tradicionais, baseadas no crescimento em meio de cultura sólido e na contagem de unidades formadoras de colónias, as técnicas de determinação da abundância total de bactérias podem conduzir a sobre-estimativas da abundância de bactérias activas. Estas técnicas de enumeração podem incluir vírus de grandes dimensões (Bratbak *et al.*, 1992), bactérias quimioautotróficas, bactérias fotoautotróficas tipo *Prochlorococcus*

(Sieracki *et al.*, 1995) e bactérias heterotróficas muito activas, pouco activas, inactivas, recentemente mortas ou fragmentos de células (Gasol *et al.*, 1999). De facto, independentemente do critério e dos problemas associados à avaliação da actividade/viabilidade do bacterioplâncton heterotrófico (utilização de substratos marcados radioactivamente, Meyer-Reil, 1978; ausência de nucleóide, *ghosts*, Zweifel & Hagstrom, 1995; morfologia interna e integridade intracelular, Heissenberger *et al.*, 1996; actividade do sistema respiratório, Rodriguez *et al.*, 1992; concentração de ácidos nucleicos, Li *et al.*, 1995; Karner & Fuhram, 1997), uma fracção variável das bactérias enumeradas, por vezes próxima de 50%, parece não estar activa (Gasol *et al.*, 1999; Smith & del Giorgio, 2003). Porém, uma fracção importante das células aparentemente inactivas pode retomar a actividade após a adição de substrato orgânico ou elevação da temperatura (Choi *et al.*, 1999) pelo que os estados activo e inactivo representam apenas extremos ao longo de um contínuo de estádios metabólicos possíveis (Smith & del Giorgio, 2003). Atendendo à maior proporção de células activas em ambientes estuarinos (ca. 50%, del Giorgio & Scarborough, 1995), a sobreestimativa da abundância de bactérias activas neste estudo pode ter sido superior na Estação Barra.

2.1.4.2 Volume celular do bacterioplâncton heterotrófico

Para a determinação do volume celular mediram-se as dimensões dos eixos maior (L, em μm) e menor (W, em μm) de 100 células por amostra, escolhidas aleatoriamente. A medição foi efectuada com o auxílio de um graticulo New Porton G12 (Graticules Ltd.) instalado na ocular, com uma ampliação de 1250x. Este graticulo é constituído por duas séries de círculos, numerados de 0 a 10, cujos diâmetros aumentam de acordo com uma progressão geométrica de razão $\sqrt{2}$ (May, 1965). Para as condições de observação referidas, os círculos menor e maior apresentavam diâmetros de 0,22 μm e 7,04 μm , respectivamente. A medição baseou-se na análise do contorno interno do halo formado em torno das bactérias, critério proposto por Lee & Fuhrman (1987). O cálculo do volume celular (VC, em $\mu\text{m}^3.\text{célula}^{-1}$) foi efectuada através da aplicação da equação 11, a qual se adequa a células esféricas e células cilíndricas com extremidades hemisféricas.

$$CV = (\pi/4) W^2 (L - W/3) \quad (\text{equação 11})$$

Este processo de determinação do biovolume apresenta alguns problemas. Os erros associados à medição relacionam-se com a existência de um halo em torno das bactérias (objectos fluorescentes), variável em função da intensidade da coloração, e agravado pelo facto da dimensão das bactérias marinhas, em particular o eixo menor, se aproximar do limite de resolução da microscopia óptica (Fuhrman, 1981). A estratégia utilizada deve ser considerada conservativa dado que subestima, em média, as dimensões lineares de partículas fluorescentes de dimensão conhecida (0,21-0,70 μm) em 8% e o seu volume em 22% (Lee & Fuhram, 1987).

Este problema pode ser minimizado através da calibração com partículas inertes fluorescentes de dimensão conhecida (Sieracki *et al.*, 1989; Bratbak, 1993) ou da medição das células em fotografias ampliadas ou negativos projectados (Fry, 1988; Nagata & Watanabe, 1990). Contudo, Nagata (1988) refere que os biovolumes obtidos através da utilização de oculares micrométricas são similares aos obtidos através da análise de fotografias ampliadas.

2.1.4.3 Biomassa do bacterioplâncton heterotrófico

A biomassa do bacterioplâncton heterotrófico (BB, em $\mu\text{gC.L}^{-1}$) foi calculada com base na abundância total de bactérias (TBN) e no conteúdo médio em carbono por célula (CC_M), de acordo com a equação 12.

$$\text{BB} = \text{TBN} \cdot \text{CC}_M \quad (\text{equação 12})$$

O valor de CC_M representou a média dos valores de conteúdo celular em carbono estimados, individualmente (CC_i), para cada uma das i células medidas por amostra (100). Os valores de CC_i (em fg C.célula^{-1}) foram estimados como uma função do volume celular (VC , em $\mu\text{m}^3 \cdot \text{célula}^{-1}$), de acordo com o modelo alométrico de Norland (1993), através da aplicação da equação 13.

$$\text{CC}_i = 120 \times \text{VC}_i^{0,7} \quad (\text{equação 13})$$

A selecção de um modelo alométrico em detrimento de uma razão constante entre o conteúdo celular em carbono e o volume celular (exs.: $250\text{-}308 \text{ fg C} \cdot \mu\text{m}^{-3}$, Fry, 1988 e Psenner, 1993) deveu-se ao facto deste modelo ter sido proposto em diversos estudos recentes de bactérias heterotróficas (ver Posch *et al.*, 2001 e referências associadas) e de ser aplicável a diferentes organismos aquáticos, incluindo fitoplâncton (Strathmann, 1969; Verity *et al.*, 1992) e protistas fagotróficos (Ohman & Snyder, 1991; Menden-Deuer & Lessard, 2000). Porém, a selecção de um modelo alométrico não se encontra isenta de problemas na medida em que os modelos disponíveis fornecem estimativas de CC_i muito variáveis para células com biovolume celular idêntico. Por exemplo, segundo a revisão de Posch *et al.* (2001), a aplicação de diversos modelos alométricos a uma bactéria heterotrófica com um volume celular igual a $0,10 \mu\text{m}^3$ prevê valores de CC_i entre 5 e $72 \text{ fg C.célula}^{-1}$. Tal como proposto por Posch *et al.* (2001), a selecção do modelo alométrico de Norland (1993) deveu-se ao facto deste modelo se basear na determinação da abundância e volume celular bacterianos após coloração com laranja de acridina, estratégia utilizada no presente estudo.

O modelo de Norland (1993) representa uma modificação do modelo de Simon & Azam (1989), ao qual foi aplicada uma regressão funcional tipo II, considerada mais

adequada em situações onde ambas as variáveis (CC_i e VC_i) não são controladas pelo investigador (ver Laws & Archie, 1981). O modelo de Simon & Azam (1989) baseia-se na análise de células com volumes celulares médios compreendidos entre 0,026 e 0,395 μm^3 , gama que inclui todas as células analisadas no presente estudo, coradas com laranja de acridina. Ao contrário da maior parte dos estudos efectuados (ver revisão de Posch *et al.*, 2001), no estudo de Simon & Azam (1989), a quantificação do estimador da biomassa bacteriana (proteína) foi efectuada com base numa técnica sensível (hidrólise a aminoácidos seguida de análise por cromatografia líquida de alta pressão, HPLC) embora possa incluir como contaminantes parte dos aminoácidos dissolvidos. A aplicação do modelo alométrico de Norland (1993) aos volumes celulares médios obtidos neste estudo, entre 0,05 e 0,15 $\mu\text{m}^3\cdot\text{célula}^{-1}$, conduziu a valores de CC_i entre 14 e 32 fg C.célula⁻¹, próximos do valor 20 fgC.célula⁻¹ utilizado frequentemente na literatura (Ducklow, 1999; Fasham *et al.*, 1999).

2.1.5 Caracterização do protistoplâncton fagotrófico

2.1.5.1 Abundância de nanoflagelados applastídicos e ciliados

As sub-amostras utilizadas para avaliação dos protistas fagotróficos foram fixadas imediatamente após a colheita com uma solução refrigerada de gluteraldeído (gluteraldeído a 25% para microscopia electrónica, Merck, diluído com água do mar filtrada por 0,2 μm) de modo a obter uma concentração final de 2% (ver Gifford & Caron, 2000). Pontualmente, foram fixadas sub-amostras com uma solução de lugol ácido (concentração final de 2%, Revelante & Gilmartin, 1983) para observação de características morfológicas dificilmente observáveis em microscopia de epifluorescência e/ou de organismos menos abundantes. As sub-amostras fixadas foram mantidas no escuro e refrigeradas até ao seu processamento que geralmente decorreu entre 12 e 24 h após a colheita. Para além de minimizar a perda da autofluorescência, este procedimento é importante para evitar as variações bruscas no volume celular dos protistas fagotróficos que ocorrem imediatamente após a fixação (Klein Breteler, 1985; Borsheim & Bratbak, 1987; Ohman & Snyder, 1991).

A análise do protistoplâncton fagotrófico foi efectuada com base na técnica de Haas (1982), ligeiramente modificada. Entre 5 a 50 mL das sub-amostras fixadas e refrigeradas foram corados com uma solução de proflavina (Sigma, 0,033% em água destilada) filtrada por 0,2 μm (20 $\mu\text{L/mL}$) durante 3 minutos. O procedimento geral e a observação decorreram de acordo com o descrito para o fitoplâncton na Secção 2.1.3.2. Durante a observação, os protistas fagotróficos foram medidos e inseridos no grupo dos nanoflagelados applastídicos ou ciliados. A técnica utilizada, em associação com a reduzida abundância relativa de dinoflagelados heterotróficos, não permitiu a quantificação deste grupo funcional. Os flagelados applastídicos ou heterotróficos foram reconhecidos pela presença de uma região nuclear bem definida, intensamente corada

de verde, flagelos e ausência de cloroplastos. Devido à presença de um colar de pseudópodes conspicuo e de um único flagelo, os indivíduos pertencentes à Ordem Choanoflagellida foram facilmente reconhecidos (Thomsen & Buck, 1991).

Os ciliados foram reconhecidos pela presença de dimorfismo nuclear e cílios somáticos e/ou orais, simples ou organizados em estruturas ciliares complexas do tipo membranelas ou cirros (Lynn & Corliss, 1991). Os ciliados foram classificados em grupos morfológicos ou taxonômicos de acordo com Marshall (1969), Small & Lynn (1985), Maeda & Carey (1985), Maeda (1986), Montagnes & Lynn (1991) e Thiele-Gliesche (1992). Os ciliados observados foram divididos em grupos funcionais baseados na sua dimensão (<20 μm e >20 μm), presença ou ausência de lóricas e estratégia nutricional (heterotrofia e/ou mixotrofia e mixotrofia obrigatória; ver Lynn *et al.*, 1991). Os ciliados mixotróficos foram reconhecidos pela fluorescência vermelho-alaranjada, geralmente localizada na periferia da célula, associada a endosimbiontes ou a cloroplastos retidos a partir da ingestão de presas (ver Laval-Peuto & Rassoulzadegan, 1988; Stoecker *et al.*, 1989). Assim, os ciliados foram divididos em tintinídeos, ciliados aloricados com dimensões inferiores a 20 μm (nanociliados), ciliados aloricados com dimensões superiores a 20 μm (microciliados aloricados) e *Mesodinium rubrum* Lohmann 1908 (= *Myrionecta rubra* Jankowski 1976), um ciliado funcionalmente considerado produtor primário (Crawford, 1989) mas com capacidade de fagocitar selectiva e exclusivamente criptofíceas (Gustafson *et al.*, 2000; Yih *et al.*, 2004). No caso dos tintinídeos com lóricas hialinas, as lóricas vazias não foram enumeradas. No caso dos tintinídeos com lóricas aglutinadas, dominantes neste estudo, todas as lóricas foram enumeradas. Porém, a observação frequente de amostras não fixadas indicou uma ocorrência reduzida de lóricas vazias.

A determinação da abundância de cada grupo *i* de protistas fagotróficos (A_i , em n° células.L⁻¹) foi efectuada com base na aplicação da equação 6. A determinação da abundância de nanoflagelados aplastídicos foi efectuada com uma ampliação total de 1250x e baseou-se na enumeração de um mínimo de 200 células, distribuídas por um mínimo de 100 campos microscópicos de área conhecida, escolhidos aleatoriamente. Na maior parte dos casos, a determinação da abundância de ciliados foi efectuada com base na enumeração de um mínimo de 200 células (ampliação 500x), distribuídas por um mínimo de 150 campos microscópicos, escolhidos aleatoriamente. Em situações de abundância reduzida, a área total do filtro, equivalente a ca. 1420 campos microscópicos, foi observada quase na totalidade. Contudo, pontualmente, foram observados menos de 50 ciliados por amostra na Estação Barra.

A precisão da técnica foi investigada através da análise de três replicados por amostra em seis situações distintas do ciclo sazonal e representada através do coeficiente de variação médio ($CV_M \pm 1SE$, $n=6$). A precisão média associada à determinação da

abundância de nanoflagelados aplastídicos e ciliados foi $8 \pm 2\%$ ($3-18\%$ para $1,9-11,6 \times 10^6$ células.L⁻¹) e $13 \pm 4\%$ ($5-30\%$ para $12-97 \times 10^3$ células.L⁻¹), respectivamente. No geral, no caso dos ciliados, a precisão mínima coincidiu com uma abundância mínima, e foi similar à precisão teórica associada à enumeração de um total de 50 células, distribuídas ao acaso, de acordo com a distribuição de Poisson e um intervalo de confiança de 95% (ca. 30%, ver Venrick, 1978).

As estimativas da abundância de protistas fagotróficos devem ser consideradas conservativas dado que não incluíram os dinoflagelados heterotróficos nem os nanoflagelados eventualmente mixotróficos (ver Sanders, 1991a; Havskum & Hansen, 1997). Para além deste facto, o procedimento utilizado pode ter subestimado a abundância total de ciliados devido ao efeito do fixador utilizado, da técnica de concentração das amostras (filtração) ou à interacção entre ambos. Apesar de permitir a diferenciação entre organismos mixotróficos e heterotróficos e de alterar de forma mínima a configuração celular, a utilização de gluteraldeído ou formaldeído pode induzir a destruição de parte da comunidade de ciliados (Ohman & Snyder, 1991; Leakey *et al.*, 1994a). Porém, estudos recentes não indicaram este efeito (Pitta *et al.*, 2001; Urrutxurtu *et al.*, 2003). Dado que nenhum dos fixadores parece completamente eficiente (ver Gifford & Caron, 2000 e referências associadas), alguns autores sugerem a utilização de um factor compensatório médio para minimizar o efeito das perdas induzidas pelo fixador (ex.: Sieracki *et al.*, 1993; Stoecker *et al.*, 1994b). Dado que as perdas são dependentes do fixador e da espécie (Montagnes & Lynn, 1987; Sime-Ngando *et al.*, 1990; Leakey *et al.*, 1994a; Stoecker *et al.*, 1994a), a sua aplicação generalizada é problemática e não foi efectuada neste estudo. Para eliminar este problema, alguns autores defendem o processo de contagem de ciliados a vivo, em amostras não fixadas (Dale & Burkill, 1982; Sime-Ngando *et al.*, 1990; Leakey *et al.*, 1992).

Para além do efeito da fixação, o processo de concentração da amostra por filtração pode ter induzido a diminuição da abundância de ciliados. Porém, este efeito é particularmente intenso quando aplicado a amostras não fixadas (Gifford, 1985; Sime-Ngando *et al.*, 1990; Sime-Ngando & Grolière, 1991) ou recentemente fixadas (Skibbe, 1994). De facto, apesar do processo de concentração de amostras fixadas não ter sido avaliado de forma isolada, os resultados de Carlough & Meyer (1989), Neuer & Cowles (1994) e Skibbe (1994) indicam abundâncias de ciliados similares após a concentração de amostras por sedimentação e por filtração.

Pontualmente, foram utilizadas sub-amostras fixadas com lugol para observação de características morfológicas dificilmente observáveis em microscopia de epifluorescência e de *taxa* menos abundantes. Neste caso, sub-amostras de 50 mL foram analisadas de acordo com a técnica de sedimentação de Utermohl (ver Hasle, 1978),

descrita na Secção 2.1.3.2. Alguns dos *taxa* observados em microscopia de inversão não foram quantificados em epifluorescência. A utilização da técnica de Haas (1982), baseada na análise de um volume de amostra inferior, condicionado pela colmatação do filtro, pode ter sub-estimado o contributo de protistas fagotróficos com abundância relativa reduzida e inviabilizou a quantificação dos dinoflagelados heterotróficos. Assim, a utilização em simultâneo da técnica de sedimentação, se necessário faseada (Relevante & Gilmartin, 1983), e da técnica de Haas (1982), indispensável para a análise quantitativa de nanociliados e nanodinaoflagelados (Sherr *et al.*, 1986b; Stoecker *et al.*, 1989; Putt, 1990a), constitui a estratégia mais adequada para a análise quantitativa de toda a comunidade de protistoplâncton fagotrófico (ver Burkill, 1994; Lessard & Murrell, 1996).

Durante a análise microscópica foram registadas as características das partículas observadas no interior dos vacúolos digestivos dos protistas fagotróficos. Porém, a observação dos conteúdos vacuolares constitui uma análise qualitativa e enviesada da sua dieta alimentar na medida em que o reconhecimento é limitado às presas plastídicas (Nagata, 1988; Bernard & Rassoulzadegan, 1993). Para além do referido, o processo de fixação com gluteraldeído pode ter induzido a egestão de parte dos conteúdos vacuolares (Sieracki *et al.*, 1987).

2.1.5.2 Biomassa de protistoplâncton fagotrófico

A biomassa de cada grupo taxonómico ou morfológico i (B_i , em $\mu\text{g C.L}^{-1}$) foi calculada com base na sua abundância (A_i) e no conteúdo médio em carbono por célula ($CC_{M.i}$), de acordo com a equação 14.

$$B_i = A_i \cdot CC_{M.i} \quad (\text{equação 14})$$

O valor de $CC_{M.i}$ representou a média dos valores de conteúdo celular em carbono estimados, individualmente, para cada uma das células do grupo i (CC_i). Os valores de CC_i foram estimados como uma função linear do volume celular (VC_i) no caso dos nanoflagelados aplastídicos e ciliados aloricados e como uma função do volume da lóricia no caso dos tintinídeos.

O volume celular dos nanoflagelados aplastídicos foi determinado com base na medição das dimensões lineares de 50 a 100 células por amostra, seleccionadas aleatoriamente, e na aplicação de configurações geométricas adequadas, simples ou compostas (ver Edler, 1979). A medição dos nanoflagelados aplastídicos foi efectuada com uma ampliação total de 1250 x, com o auxílio da recta graduada de um graticulo ocular New Porton G12 (Graticules Ltd.), com uma precisão de $\pm 1,1 \mu\text{m}$. Apesar de constituir um bom fixador em termos de manutenção da forma celular e da autofluorescência, o

glutraldeído induz uma diminuição significativa do volume celular dos flagelados aplastídicos (Borsheim & Bratbak, 1987; Choi & Stoecker, 1989). Porém, a conversão de volume celular a biomassa integrou o efeito da fixação. O conteúdo celular em carbono dos nanoflagelados aplastídicos foi estimado com base no volume celular médio deste grupo e num valor de $0,220 \text{ pgC} \cdot \mu\text{m}^{-3}$, proposto por Borsheim & Bratbak (1987).

O volume celular dos ciliados foi determinado com base na medição das dimensões lineares de 50 a 100 células por amostra, seleccionadas aleatoriamente, e na aplicação de configurações geométricas adequadas, simples ou compostas (ver Edler, 1979). A medição dos ciliados foi efectuada com o auxílio de uma régua graduada instalada na ocular com uma precisão de $\pm 1,0 \mu\text{m}$ ou $\pm 2,5 \mu\text{m}$, função da ampliação total utilizada (1250x ou 500x). As medições não incluíram as membranelas orais ou apêndices externos. No caso dos tintinídeos foram medidas as dimensões da lórica dado que a predominância de formas com lórica aglutinada impediu a medição do protoplasma.

A estimativa do volume médio dos ciliados pode ter integrado uma série de erros relacionados com o efeito de halo característico de imagens fluorescentes, a incapacidade de estimar com rigor a terceira dimensão (espessura) a partir de uma imagem microscópica bidimensional e a alteração das dimensões induzida pelo processo de fixação. De facto, o gluteraldeído (concentração final entre 1,0 e 2,0%) pode causar uma diminuição significativa do volume celular dos ciliados, variável entre 13 e 35% (Choi & Stoecker, 1989; Ohman & Snyder, 1991; Leakey *et al.*, 1994a). Este efeito depende da espécie considerada (Choi & Stoecker, 1989; Ohman & Snyder, 1991; Jerome *et al.*, 1993; Leakey *et al.*, 1994a) e do seu estado fisiológico (Ohman & Snyder, 1991). O volume celular dos ciliados não foi corrigido mas a estimativa da biomassa integrou a diminuição do volume induzida pela fixação com gluteraldeído.

A redução média do volume celular dos ciliados induzida pela utilização de diferentes soluções de gluteraldeído ou lugol é basicamente idêntica. De facto, a redução média causada pela fixação com lugol, 32%, avaliada em 18 espécies de ciliados (<0-63%, Choi & Stoecker, 1989; Putt & Stoecker, 1989; Ohman & Snyder, 1991; Jérôme *et al.*, 1993; Muller & Geller, 1993; Leakey *et al.*, 1994a; Stoecker *et al.*, 1994a), é similar à redução média associada à fixação com gluteraldeído, 31%, avaliada em 7 espécies de ciliados (13-46%, Choi & Stoecker, 1989: *Favella* sp., *Strombidium spiralis*, *S. acutum*; Ohman & Snyder, 1991: *Strombidium* sp.; Leakey *et al.*, 1994a: *Balanion* sp., *Strombidium epidemum* e *Tintinnopsis nana*).

Assim, o conteúdo celular em carbono dos ciliados aloricados foi estimado com base no seu volume celular e na razão $0,19 \text{ pgC} \cdot \mu\text{m}^{-3}$, proposta por Putt & Stoecker (1989) para ciliados fixados com lugol. O cálculo do conteúdo em carbono dos tintinídeos, ciliados

com lóricas (C_c , em pg C.célula⁻¹), foi efectuado com base no volume da lórica (LV, em μm^3 .lórica⁻¹) e na aplicação da equação 15, proposta por Verity & Langdon (1984).

$$C_c = 444,5 + 0,053 LV \quad (\text{equação 15})$$

2.1.5.3 Alimento potencialmente disponível para os protistas fagotróficos

O cálculo da disponibilidade de alimento para o protistoplâncton fagotrófico incluiu a quantificação da biomassa de componentes picoplânctónicos (bacterioplâncton heterotrófico, picofitoplâncton eucariótico e *Synechococcus*), componentes nanoplânctónicos (flagelados aplastídicos, flagelados plastídicos, dinoflagelados e diatomáceas) e componentes microplânctónicos (dinoflagelados e diatomáceas). No caso dos tintinídeos, ciliados com lóricas, considerou-se que a dimensão máxima das partículas ingeríveis correspondeu a cerca de 45% do diâmetro oral da lórica (Spitler, 1973; Heinbokel, 1978b).

Em ambientes costeiros de profundidade reduzida, os metazoários com fecundação externa podem contribuir de forma notória para a produção de material orgânico particulado de elevado valor nutritivo durante os períodos de emissão de gâmetas (ver Galvão *et al.*, 1989). Dado que os gâmetas masculinos podem ser fagocitados de forma eficiente por vários protistas fagotróficos (Galvão *et al.*, 1989; Galvão & Fritz, 1991), este componente foi igualmente avaliado no presente estudo. A determinação da abundância de gâmetas masculinos foi efectuada com base na análise das preparações coradas com proflavina (Haas, 1982). Os gâmetas masculinos foram reconhecidos pela existência de um núcleo de grandes dimensões e elevada fluorescência, uma região citoplasmática quase reduzida ao acrossoma e base do flagelo e um único e longo flagelo (ver Galvão *et al.*, 1989). Os gâmetas masculinos foram enumerados em pelo menos 50 campos microscópicos, seleccionados aleatoriamente, e divididos em grupos morfológicos baseados na forma e dimensão celulares. O volume celular dos diferentes tipos morfológicos de gâmetas foi determinado com base na medição das suas dimensões lineares e na aplicação de configurações geométricas adequadas, simples ou compostas (ver Edler, 1979). Esta estimativa não incluiu o flagelo. O conteúdo celular em carbono dos gâmetas foi estimado com base no volume celular médio de cada grupo e num valor de $1,22 \text{ pgC} \cdot \mu\text{m}^{-3}$, proposto por Galvão *et al.* (1989) para gâmetas masculinos de bivalves.

2.2 Estudo experimental

2.2.1 Estratégia experimental geral

A taxa de crescimento do bacterioplâncton heterotrófico, nanoflagelados applastídicos e de grupos específicos de fitoplâncton e de ciliados e a predação exercida pelo microzooplâncton inferior a 100 μm , dominado por protistas fagotróficos, foram quantificadas através da comparação da variação da abundância de diferentes grupos de microrganismos, ao longo do tempo, em tratamentos experimentais com e sem predadores. A remoção dos predadores foi efectuada por filtração diferencial da amostra. A técnica de filtração diferencial foi inicialmente aplicada para quantificar o crescimento de populações naturais de fitoplâncton (Owens *et al.*, 1977; Hitchcock, 1980; Furnas, 1982b). Posteriormente, foi utilizada para quantificar a taxa de crescimento do bacterioplâncton heterotrófico (Wright & Coffin, 1984b) e dos protistas fagotróficos (Sherr *et al.*, 1984) e a predação exercida pelo microzooplâncton sobre o bacterioplâncton e o fitoplâncton (Porter, 1972; Capriulo & Carpenter, 1980; Wright & Coffin, 1984b; Landry *et al.*, 1984; Fritz, 1986; Verity, 1986a,b).

Em cada experiência foram utilizados três tratamentos experimentais, preparados em duplicado: (1) fracção <0,8 μm , constituída por bacterioplâncton heterotrófico e picofitoplâncton sem predadores; (2) fracção <10 μm , constituída por picoplâncton com nanopredadores e nanofitoplâncton, nanoflagelados applastídicos e parte do microfitoplâncton sem predadores; e (3) fracção <100 μm , constituída por picoplâncton com predadores nanoplanctónicos e microplanctónicos, nanoplâncton com predadores microplanctónicos e microplâncton inferior a 100 μm .

A aplicação da técnica de filtração diferencial baseou-se nos seguintes pressupostos: (a) os grupos de microrganismos considerados e os seus predadores foram separados de forma eficiente através do processo de filtração diferencial; (b) a taxa de crescimento dos grupos de microrganismos considerados foi idêntica nas situações experimentais com e sem predação; (c) o efeito de outros factores que eventualmente contribuíram para a mortalidade dos grupos de microrganismos considerados (exs.: vírus, autólise, parasitas) foi idêntico em todas as situações experimentais; e (d) as condições experimentais não alteraram de forma significativa as taxas de crescimento dos microrganismos e a actividade alimentar dos predadores, dominados por protistas fagotróficos.

Os pontos de truncamento da teia alimentar microbiana, 0,8 μm , 10 μm e 100 μm , foram seleccionados com base no conhecimento das dimensões dos vários componentes da teia alimentar microbiana, obtido entre o início do programa de monitorização regular (Março 1991) e o início do estudo experimental (Julho 1991), e com o objectivo

de maximizar a separação física entre grupos específicos de microrganismos e os seus predadores potenciais. A selecção da fracção inferior a 100 μm representou um compromisso entre a manutenção da comunidade de protistas de dimensões superiores e a minimização do contributo dos metazoários nas estimativas de predação (Gifford, 1988; Tamigneaux *et al.*, 1997). A utilização de um filtro com capacidade para eliminar completamente os metazoários (32-50 μm , ver Sprung & Santos, 1993) não foi utilizada pois poderia induzir maior stress fisiológico nos fitoplantontes e protistoplanctontes fagotróficos ou fragmentar alguns fitoplanctontes coloniais, alterando a sua bio-disponibilidade para os protistas fagotróficos (Tamigneaux *et al.*, 1997).

As três fracções referidas (<0,8 μm , <10 μm e <100 μm) foram colocadas, em duplicado, em câmaras de difusão equipadas com membranas de policarbonato com um diâmetro de poro de 0,2 μm (Nucleopore). Estas unidades experimentais são microcosmos permeáveis ao transporte de substâncias dissolvidas. As câmaras foram incubadas *in situ*, num local situado a ca. de 50 m a oeste da Estação Laguna, e expostas a um nível de radiação equivalente à intensidade de radiação PAR média na camada de mistura (I_m). De acordo com Demers *et al.* (1986), em ambientes com mistura vertical persistente e intensa, o fitoplâncton encontra-se fotoadaptado a esta intensidade luminosa. As câmaras foram amostradas uma a três vezes por dia durante um período de 5 dias.

A utilização de câmaras de difusão ou de diálise na área da microbiologia marinha foi inicialmente efectuada no início dos anos 70, em estudos relacionados com a sobrevivência de bactérias patogénicas no meio marinho (McFeters & Stuart, 1972; Anderson *et al.*, 1983; Rhodes *et al.*, 1983). Posteriormente, os microcosmos permeáveis, na maioria das vezes acoplados à técnica de filtração diferencial, foram utilizados para avaliar a taxa de crescimento *in situ* do bacterioplâncton heterotrófico (Sieburth *et al.*, 1977; Delattre *et al.*, 1979; Turley & Lochte, 1985, 1986; Herndl & Malacic, 1987), do fitoplâncton (Owens *et al.*, 1977; Hitchcock, 1980; Furnas, 1982b), do protistoplâncton fagotrófico (Stoecker *et al.*, 1983) e/ou a predação exercida pelo microzooplâncton sobre o bacterioplâncton e o fitoplâncton (Landry *et al.*, 1984, Fritz, 1986; Verity, 1986a,b).

No âmbito deste estudo foram efectuadas sete experiências, distribuídas pelo período de Verão (Julho 1991 e Setembro 1992), Outono (Novembro 1991), Inverno (Fevereiro 1992 e Janeiro 1993) e Primavera (Abril 1992 e Junho 1992). As experiências foram efectuadas em fases intermédias do ciclo quinzenal de maré. Em ensaios preliminares, a situação de maré viva conduziu à ruptura e colmatação das membranas por material particulado de grandes dimensões que se encontrava em suspensão. As amostras foram colhidas junto à Estação Laguna, entre as 07H00 e 09H00, em situação de vazante.

No início de cada experiência foram determinadas a temperatura, salinidade, profundidade de desaparecimento do disco de Sechii, intensidade da radiação PAR na

camada de mistura (I_m), concentração da clorofila a , abundância e biomassa de bacterioplâncton heterotrófico, e composição, abundância e biomassa de fitoplâncton e protistoplâncton fagotrófico, segundo metodologia descrita anteriormente (ver Secções 2.1.2, 2.1.3, 2.1.4 e 2.1.5).

2.2.2 Caracterização das câmaras de difusão

No presente estudo utilizaram-se dois tipos de câmaras de difusão designadas A e B, fabricadas em material inerte e equipadas com membranas Nucleopore com 0,2 μm de diâmetro de poro (ver Fig. 2.3). A câmara do tipo A, fabricada em policarbonato e resultante da alteração do modelo de Rhodes *et al.* (1983) efectuada por Galvão (1990), apresenta uma capacidade aproximada de 170 mL e uma razão área de difusão/volume (A_d/V) de 0,67 cm^{-1} . A câmara do tipo B, em acrílico tipo *plexiglass*, resulta de uma alteração do modelo de Landry *et al.* (1984), apresenta razão área de difusão /volume de 0,31 cm^{-1} e uma capacidade de 985 mL, o que permitiu recolher amostras com maior volume. Este modelo foi posteriormente implementado através da utilização de dois anéis hexagonais laterais de protecção, com ca. de 1 cm de largura e 0,3 cm de espessura, fixados entre si por um sistema de parafusos e porcas em aço inoxidável. O volume destas unidades experimentais enquadrrou-se no grupo de volumes mais frequentemente utilizado em estudos de ecologia microbiana com microcosmos (ver revisão Duarte *et al.*, 1997).

A atenuação da radiação PAR no interior das câmaras, causada pelo corpo da câmara e superfícies de difusão, foi avaliada através da medição da intensidade da radiação PAR no exterior e interior das câmaras, com um sensor 4π acoplado a um radiómetro (Li-192SA). A medição no interior das câmaras foi efectuada após a introdução do sensor através de uma pequena abertura na membrana. Relativamente ao exterior, no interior das câmaras A e B, equipadas com membranas de 0,2 μm , verificou-se uma redução de 27 e 31% da intensidade da radiação PAR, respectivamente.

As câmaras utilizadas neste estudo, em particular o tipo B, apresentaram valores de A_d/V inferiores aos modelos utilizados em estudos de crescimento do fitoplâncton *in situ* (ca. 1,5 cm^{-1} para 67 mL < V < 137 mL: Furnas, 1982a,b; Furnas, 1991; Crosbie & Furnas, 2001). Contudo, dado que o estudo do microzooplâncton implica necessariamente a utilização de microcosmos com maior volume e que, por razões de estabilidade e integridade das membranas, a área de difusão não pode ser incremen-

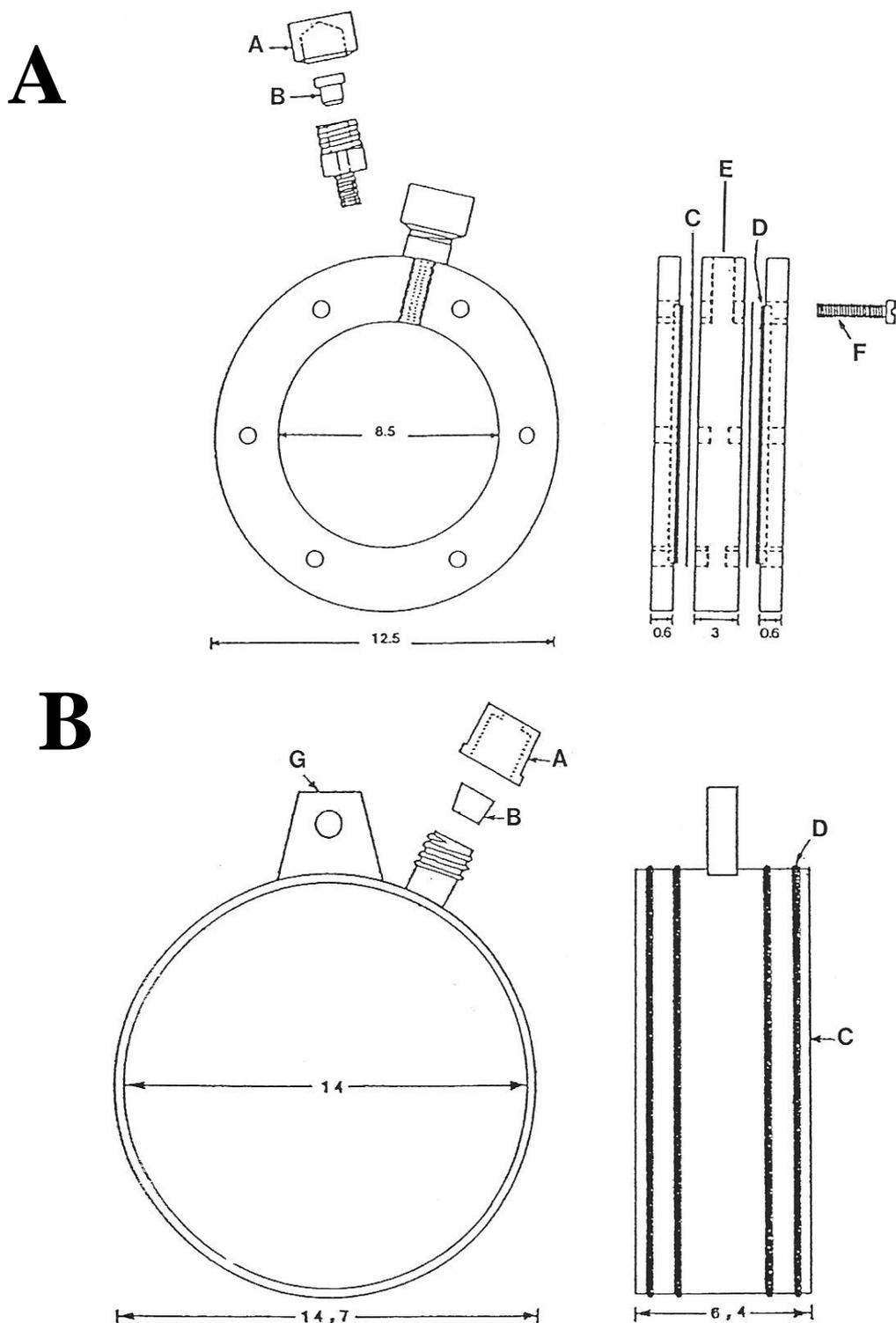


Figura 2.3 - Representação esquemática das câmaras de difusão utilizadas para avaliação das taxas de crescimento e predação *in situ*. **(A)** Câmara tipo A, em policarbonato, com capacidade de 170 mL (adaptado de Galvão, 1990); **(B)** Câmara tipo B, em acrílico tipo plexiglass, com capacidade de 985 mL. Legenda: A-tampa de polipropileno; B- rolha de silicone; C-membrana de policarbonato (0,2 μm); D-anel de teflon; E-placa de retenção; F-parafusos de fixação de aço inoxidável revestido; G-suporte para fixação. Todas as dimensões estão expressas em centímetros.

tada a uma velocidade idêntica ao aumento de volume, este tipo de câmaras apresenta geralmente valores de A_d/V inferiores ($0,10-0,79 \text{ cm}^{-1}$, para $463 \text{ mL} < V < 4900 \text{ mL}$, Stoecker *et al.*, 1983; Landry *et al.*, 1984; Carrias *et al.*, 2001; Crosbie & Furnas, 2001), próximos dos utilizados neste estudo. Alguns estudos minimizaram o problema de redução da velocidade de difusão associada à diminuição de A_d/V através

da utilização de membranas com um diâmetro de poro superior (ϕ), entre 1 e 12 μm (Stoecker *et al.*, 1983; Kohler, 1997; Weisse, 1997; Garcés *et al.*, 1998a; Carrias *et al.*, 2001). Contudo, dado que o objectivo global deste estudo consistiu na avaliação dos fluxos de carbono na teia alimentar microbiana e que as câmaras com membranas com $\phi > 0,2 \mu\text{m}$ não permitem a retenção quantitativa do bacterioplâncton heterotrófico, esta estratégia não foi considerada.

As características de difusão *in situ* das câmaras A e B foram investigadas através da variação da concentração de PO_4^{3-} no interior de câmaras previamente cheias com água do mar filtrada por $0,2 \mu\text{m}$ e enriquecida com KH_2PO_4 (massa molar: 136,1 g). As câmaras foram suspensas *in situ*, a cerca de 50 m da Estação Laguna, e amostradas regularmente ao longo de 24 h. A realização de ensaios *in situ* é mais realista dado que as taxas de difusão podem variar até cerca uma ordem de grandeza com diferentes níveis de turbulência (Kohler, 1997). A experiência decorreu no Verão (24°C), em situação de amplitude de maré intermédia, idêntica à utilizada para as experiências de crescimento e predação. A concentração de fosfatos ($\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$) foi determinada num autoanalisador (Skalar SAN plus) com base no método espectrofotométrico clássico (ex.: Grasshoff *et al.*, 1983). As concentrações iniciais de $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ no ambiente externo (Estação Laguna) e no interior das câmaras foram $0,50 \pm 0,03 \mu\text{M}$ e $980 \pm 20 \mu\text{M}$, respectivamente.

O decréscimo da concentração de fosfato no interior das câmaras A e B ao longo do tempo ajustou-se a um modelo exponencial do tipo $X_t = X_0 e^{Dt}$ onde X_0 representa a concentração inicial de fosfato (ca. 1 mM), X_t a concentração de fosfato após um período de tempo t (h), e a constante D (h^{-1}), em módulo, representa a taxa de difusão do fosfato. A taxa de difusão (D) e o tempo necessário para obter um decréscimo de 50% da concentração inicial de fosfato ($t_{1/2}$), equivalente ao tempo necessário para o intercâmbio por difusão de metade do volume da câmara, foram utilizados como indicadores das propriedades de difusão das câmaras. Os valores de D e $t_{1/2}$ foram $0,245 \pm 0,006 \text{ h}^{-1}$ e $0,236 \pm 0,004 \text{ h}^{-1}$ e 2,8 e 2,9 h para as câmaras A e B, respectivamente (ver Fig. 2.4). O valor de $t_{1/2}$ da câmara A (2,8 h) foi basicamente idêntico ao obtido por Galvão (1990) para câmaras idênticas equipadas com membranas Nucleopore de $1 \mu\text{m}$ e avaliadas em ensaios *in vitro* (19°C) com o corante safranina ($\text{C}_{20}\text{H}_{19}\text{N}_4\text{Cl}$, massa molar: 350,9 g), ca. 3 h. Apesar de apresentarem valores de A_d/V relativamente reduzidos, as características de difusão das câmaras, em particular os valores de $t_{1/2}$

(ca. 3 h) aproximaram-se dos valores referidos em outros estudos, geralmente entre 1 h, para modelos com razão A_d/V superior, e 5 h (Furnas, 1982a,b; Stoecker *et al.*, 1983; Furnas, 1991; Kohler, 1997; Garcés *et al.*, 1998a; Carrias *et al.*, 2001; Crosbie & Furnas, 2001).

Ao contrário do esperado, apesar das diferenças a nível da razão A_d/V entre os dois tipos de câmaras (ca. 2x), as propriedades de difusão não foram significativamente distintas ($p>0,05$). De acordo com os resultados de Galvão (1990), um aumento de 2,2x na razão A_d/V em câmaras estruturalmente idênticas conduziu a um aumento aproximadamente proporcional na taxa de difusão (ca. 2,5x). Porém, segundo Crosbie & Furnas (2001), um aumento de ca. 10x na razão A_d/V gerou um aumento de apenas ca. 5x na taxa de difusão. No presente estudo, a resposta parece ter-se aproximado mais da referida por Crosbie & Furnas (2001). Todavia, a semelhança entre as propriedades de difusão nos dois tipos de câmaras pode ter resultado de uma resposta diferencial das mesmas à turbulência.

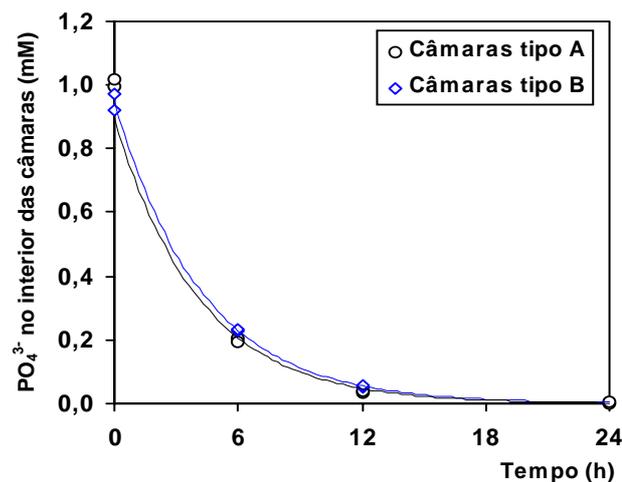


Figura 2.4 - Variação da concentração de $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ (X_t , em mM) ao longo do tempo (t , em h) no interior de câmaras de difusão tipo A ($n=2$) e tipo B ($n=2$) incubadas *in situ* (Estação Laguna, Ria Formosa), e respectivos modelos exponenciais de ajustamento. Câmaras tipo A: $X_t=0,90.e^{-0,245t}$ ($n=8$, $R^2_a=0,996$); Câmaras tipo B: $X_t=0,95.e^{-0,236t}$ ($n=6$, $R^2_a=0,998$).

Apesar das diferenças entre as câmaras A e B, ligeiras a nível de propriedades de difusão e atenuação da luz, mas acentuadas a nível da capacidade das câmaras (170-1000 mL), as taxas de crescimento do bacterioplâncton heterotrófico, dos nanoflagelados applastídicos e de vários grupos de fitoplanctontes e ciliados (ver Secção 2.2.4), medidas durante experiências preliminares efectuadas em Fevereiro e Junho 1991, não foram significativamente distintas nos dois tipos de câmaras ($p>0,05$).

2.2.3 Protocolo experimental: montagem, fixação e amostragem das câmaras de difusão

Antes do início de cada experiência, os vários componentes das câmaras de difusão foram lavados sequencialmente com água destilada, HCl (10%, Merck suprapur) durante 24h, água destilada e água Milli-Q (2x). Após secagem ao ar em zona protegida, as câmaras foram equipadas com filtros de policarbonato com diâmetro de poro de 0,2 μm (Nucleopore, 25,4 x 20,3 cm), montadas e inseridas em recipientes individuais de policarbonato. O material utilizado durante a preparação dos diferentes tratamentos experimentais e amostragem foi igualmente lavado sequencialmente com HCl e água destilada. O processamento do material referido e das amostras foi efectuado com luvas de plástico descartáveis. A selecção dos materiais utilizados nas experiências (ex.: policarbonato, silicone, plástico inerte) foi efectuada de modo a minimizar efeitos tóxicos para os microrganismos e a adsorção de compostos potencialmente bioactivos (Bernhard & Zattera, 1970; Fitzwater *et al.*, 1982; Price *et al.*, 1986).

Cada experiência foi iniciada pela colheita da amostra num local a cerca de 50 m a oeste da Estação Laguna. A colheita da amostra foi efectuada em situação de vazante, entre as 07H00 e 09H00. As amostras foram colhidas a cerca de 20 cm da superfície, com o auxílio de colectores de plástico previamente lavados (3x) com água do local. As amostras foram imediatamente protegidas da luz e o seu processamento foi iniciado cerca de 15 minutos após a amostragem e decorreu em condições de fraca luminosidade. A amostra (5 L) foi dividida em três fracções: <0,8 μm , <10 μm e <100 μm .

As fracções <10 μm e <100 μm foram preparadas por filtração da amostra por gravidade através de filtros de Nitex de 10 μm e 100 μm , respectivamente. Para esta fase utilizou-se um funil de filtração de policarbonato, com diâmetro de 47 mm, com canalização directa do volume filtrado para as câmaras de difusão através de um tubo de silicone. Durante o processo de filtração, o funil foi mantido numa posição inclinada relativamente à posição vertical, o filtro não ficou exposto ao ar e, sempre que possível, o tubo de silicone foi mantido imerso no interior das câmaras de modo a minimizar a turbulência. Os filtros foram substituídos frequentemente durante este processo. Estes cuidados pretenderam minimizar a danificação e ruptura das células e o aumento da concentração de compostos dissolvidos (ex.: Landry, 1993). Contudo, a utilização de um processo de filtração reversa teria sido mais adequada (ex.: Verity *et al.*, 1993a).

A fracção <0,8 μm foi preparada através da filtração da amostra, previamente pré-filtrada sequencialmente por 100 μm e 10 μm , por um filtro de policarbonato com diâmetro de poro de 0,8 μm (Nucleopore). Antes da filtração da amostra, cada filtro foi lavado com água destilada esterilizada de forma a diminuir a eventual introdução de matéria orgânica (Bloem *et al.*, 1989). Os filtros foram substituídos com frequência. A filtração foi efectuada num sistema de filtração de policarbonato, com diâmetro de 47

mm, a uma pressão de vácuo inferior a 50 mm Hg de modo a evitar a danificação das células e o aumento de matéria orgânica dissolvida (Goldman & Dennett, 1985; Stockner *et al.*, 1990). Durante a filtração evitou-se a exposição dos filtros sob pressão ao ar dado que este processo pode aumentar de forma significativa a produção de matéria orgânica dissolvida (Goldman & Dennett, 1985; Nagata & Kirchman, 1990). A fracção <0,8 µm foi cuidadosamente transferida para as câmaras de difusão através de um tubo de silicone.

Considerando a totalidade das experiências (n=7), em média, o fraccionamento da amostra por 0,8 µm permitiu a passagem de 62±11% do bacterioplâncton heterotrófico e apenas 26±9% do picofitoplâncton inicialmente presentes nas amostras. A presença de nanoflagelados applastídicos nesta fracção só foi detectada no final de duas experiências. O fraccionamento da amostra por 10 µm permitiu a passagem de 93±2% dos nanoflagelados plastídicos, 93±2% dos nanoflagelados applastídicos e 51±9% das diatomáceas inicialmente presentes nas amostras. Os ciliados só foram detectados nesta fracção no final de uma das experiências. O fraccionamento da amostra por 100 µm permitiu a passagem de 59±3% dos ciliados inicialmente presentes nas amostras.

As fracções <0,8 µm e <10 µm foram incubadas, em duplicado, em quatro câmaras de difusão do tipo A e a fracção <100 µm foi incubada, em duplicado, em duas câmaras de difusão do tipo B. Dado que em experiências preliminares o crescimento dos diversos grupos de microrganismo não foi significativamente distinto nos dois tipos de câmaras, A e B ($p>0,05$, ver Secção 2.2.2), considerou-se que as diferenças registadas entre as taxas de crescimento nas diferentes fracções deveram-se, exclusivamente, à actividade de predadores (ver avaliação crítica na Secção 2.2.10).

As seis câmaras, quatro câmaras tipo A e duas câmaras tipo B, foram suspensas a partir de uma embarcação ancorada a cerca de 50 m a oeste da Estação Laguna, a meio do canal, num local com uma profundidade variável entre ca. 2,0 m e 3,5 m em situação de baixa-mar e preia-mar, respectivamente. O sistema de fixação consistiu na utilização de cabos individuais com destorcedores para cada uma das câmaras, fixados a dois cabos que percorriam as amuras da embarcação, de popa a proa. As câmaras foram incubadas a um nível de profundidade onde a intensidade da radiação PAR no interior das câmaras igualou a intensidade média da radiação PAR na camada de mistura (I_m). A profundidade de incubação foi estimada após o cálculo da relação entre I_m e I_0 (ver equações 1 e 2; Secção 2.1.2.2) e a integração da redução da intensidade da radiação PAR causada pelas câmaras A e B (27% e 31%, respectivamente). Na totalidade das experiências, o valor de I_m variou entre 0,32 I_0 e 0,37 I_0 e a profundidade de incubação das câmaras variou entre cerca de 0,70 e 0,76 m. De um modo geral, entre a colheita da amostra e a fixação das câmaras decorreram aproximadamente duas horas.

As câmaras **B** (fracção <100 µm) foram amostradas diariamente para a análise dos ciliados. As seis câmaras foram amostradas duas vezes por dia durante os primeiros três dias de cada experiência e uma vez por dia no período subsequente para a análise do fitoplâncton e nanoflagelados applastídicos. No caso do bacterioplâncton heterotrófico, as seis câmaras foram amostradas três vezes no primeiro dia, duas vezes no segundo e uma vez por dia no período subsequente. Imediatamente antes da amostragem, cada câmara, enquanto imersa, foi agitada manualmente de forma suave para homogeneizar o seu conteúdo, inserida num recipiente de policarbonato contendo água do local e transferida para a embarcação, ao abrigo da luz.

No caso do fitoplâncton, nanoflagelados applastídicos e bacterioplâncton heterotrófico, as amostras (5-15 mL) foram extraídas com uma seringa e agulha esterilizadas (Ø 0,9 mm) através da perfuração da rolha de silicone, colocada inicialmente na abertura da câmara e protegida por uma tampa de rosca (ver Fig. 2.3). No caso dos ciliados, as amostras (10-50 mL) foram extraídas com uma pipeta automática de volume regulável após a abertura da tampa. As amostras foram imediatamente fixadas com gluteraldeído e transportadas para o laboratório em malas isotérmicas refrigeradas. Posteriormente, foram processadas de acordo com a metodologia descrita anteriormente para avaliação da composição, abundância e biomassa do fitoplâncton (Secção 2.1.3), bacterioplâncton heterotrófico (Secção 2.1.4) e protistas fagotróficos (ver Secção 2.1.5). Em cada momento, a abundância de microrganismos no interior das câmaras foi corrigida relativamente à diluição induzida pela amostragem (ver Kohler & Bosse, 1998). A colmatação das membranas foi analisada microscopicamente no final de cada experiência, após a coloração directa de fragmentos das membranas com acridina laranja e processamento de acordo com o método de Hobbie *et al.* (1979).

2.2.4 Cálculo das taxas de crescimento e produção

A taxa de crescimento *in situ* dos grupos de microrganismos considerados neste estudo (*i*), por vezes referida como taxa de crescimento instantânea ou real, foi designada por μ_i (em h⁻¹) e calculada como o declive da recta representativa da variação do logaritmo neperiano da abundância do grupo *i* (ln A_i) ao longo do tempo (*t*, em horas), na ausência de predadores (ver equação 16). O tempo de duplicação ou replicação celular do grupo *i*, DT_i (h), foi calculado através da equação 17 (Verity *et al.*, 1993a).

$$\ln A_i = (a \pm 1SE_a) + (\mu_i \pm 1SE_{\mu_i}) \cdot t \quad \text{(equação 16)}$$

$$DT_i = \ln 2 / \mu_i \quad \text{(equação 17)}$$

A taxa de crescimento *in situ* foi calculada para o bacterioplâncton heterotrófico, para a assembléia de nanoflagelados applastídicos, para diferentes grupos funcionais de

ciliados (tintinídeos, microciliados aloricados, nanociliados aloricados e *Mesodinium rubrum*) e para diferentes classes dimensionais (<2 µm, 2-20 µm, 20-100 µm) e grupos morfológicos e/ou taxonómicos de fitoplâncton (picofitoplâncton eucariótico, *Synechococcus*, dinoflagelados plastídicos, nanoflagelados plastídicos e diatomáceas). As taxas de crescimento (μ_i) do bacterioplâncton heterotrófico, picofitoplâncton eucariótico e *Synechococcus* foram estimadas com base na evolução destes grupos no tratamento experimental <0,8 µm, as taxas de crescimento dos nanoflagelados plastídicos, nanoflagelados applastídicos e diatomáceas foram estimadas com base na análise do tratamento experimental <10 µm e as taxas de crescimento dos ciliados foram avaliadas no tratamento experimental <100 µm.

Para além da justificação fisiológica associada ao crescimento de organismos unicelulares, a selecção de um modelo exponencial deveu-se ao facto deste modelo ter permitido um ajustamento igual ou superior ao modelo linear, em todas as situações analisadas. Independentemente da duração efectiva de cada experiência (mínimo cinco dias), o cálculo das taxas de crescimento (μ_i) baseou-se no menor tempo de incubação possível (ver Marin *et al.*, 1986), de modo a minimizar os problemas causados pelo confinamento prolongado (ver Secção 2.2.10). De uma forma geral foram utilizados ciclos diários completos de forma a minimizar os problemas associados à variabilidade diurna (ex.: Li, 1989). O período útil de cada experiência variou geralmente entre ca. 24 e 48 h no caso do bacterioplâncton heterotrófico, fitoplâncton e nanoflagelados applastídicos. Porém, no caso dos ciliados, o período útil atingiu 70 h nas experiências efectuadas em Novembro 1991 e Fevereiro 1992. O período experimental utilizado para calcular a taxa de crescimento dos diferentes grupos funcionais de ciliados não foi necessariamente idêntico. De facto, períodos de forte aumento da abundância de tintinídeos coincidiram por vezes com a diminuição da abundância de nanociliados aloricados. Em consequência, o período experimental utilizado para calcular a taxa de crescimento dos nanociliados ou da assembleia de ciliados foi geralmente inferior ao utilizado para o cálculo do crescimento dos tintinídeos.

O número de pontos (n) utilizado para a estimativa da taxa de crescimento de cada grupo e respectivo erro-padrão (SE_{μ_i} , ver equação 16) em cada um dos dois replicados foi variável mas sempre igual ou superior a dois e inferior a seis pontos. As taxas de crescimento em cada replicado foram comparadas estatisticamente através da aplicação de um Teste t, com um nível de significância de 0,05. Nos casos onde não foi detectada uma diferença significativa entre ambas, a estimativa de μ_i e respectivo SE_{μ_i} baseou-se na aplicação de um modelo de regressão linear à totalidade dos resultados obtidos nos dois replicados. No caso dos ciliados as estimativas do crescimento basearam-se em 4 a 6 pontos enquanto no caso do bacterioplâncton heterotrófico, fitoplâncton e nanoflagelados applastídicos as estimativas basearam-se em 6 a 12 pontos.

O erro associado a cada estimativa específica dependeu da precisão de contagem do *taxa* respectivo no início e final da experiência. Assim, e devido à restrição do volume de cada amostra, os erros associados a *taxa* com crescimento relativamente lento ou *taxa* pouco abundantes na amostra inicial (ex.: diatomáceas e dinoflagelados plastídicos com dimensões superiores a 20 µm) impossibilitaram ou condicionaram a estimativa das respectivas taxas de crescimento e predação (ver Furnas, 1990, 1991; Furnas & Crosbie, 2001).

No geral, as estimativas de crescimento devem ser consideradas conservativas devido, entre outros factores, à remoção incompleta dos predadores e de outros processos de mortalidade (ver análise crítica da estratégia experimental na Secção 2.2.10). Ao contrário das taxas de crescimento do fitoplâncton, do bacterioplâncton heterotrófico e dos nanoflagelados aplastídicos, consideradas estimativas (conservativas) do crescimento instantâneo ou real, as taxas de crescimento dos ciliados, obtidas na fracção <100 µm, foram consideradas estimativas do crescimento líquido (Lonsdale *et al.*, 1996; ver avaliação crítica da estratégia experimental na Secção 2.2.10). No caso do bacterioplâncton heterotrófico, as estimativas de crescimento obtidas representam sobre-estimativas do crescimento da fracção das bactérias em estado fisiológico não viável ou não activo e certamente sub-estimaram a taxa de crescimento das bactérias em elevado estado de actividade. De facto, em cada amostra, diferentes grupos de bactérias apresentam diferentes taxas de crescimento *in situ* (ver Gasol *et al.*, 2002; Yokokawa *et al.*, 2004).

A taxa de crescimento da comunidade fitoplanctónica, μ_F (em d⁻¹), foi estimada com base na biomassa total de fitoplâncton (B_F , em µgC.L⁻¹) e na produção da comunidade fitoplanctónica (PP_F , em µgC.L⁻¹.d⁻¹; ver equação 19), assumindo crescimento exponencial, através da equação 18.

$$\mu_F = \ln [(PP_F + B_F) / B_F] \quad (\text{equação 18})$$

A produção de cada grupo i (P_i , em µg C.L⁻¹.d⁻¹) foi calculada através da equação 19 (Vaulot *et al.*, 1995),

$$P_i = B_i (e^{\mu_i} - 1) \quad (\text{equação 19})$$

onde B_i (em µgC.L⁻¹) e μ_i (em d⁻¹) representam a biomassa registada no início de cada experiência e a taxa de crescimento do grupo i , respectivamente. A produção fitoplanctónica total e a produção dos ciliados foi estimada como a soma da produção associada a cada um dos seus i elementos. Estas estimativas de produção devem ser consideradas como estimativas da produção líquida ou particulada dado que não foram

contabilizadas as perdas de carbono associadas à respiração, exsudação e egestão de carbono orgânico dissolvido (DOC). Em paralelo, as estimativas da produção fitoplanctónica não incluíram o contributo de diatomáceas e dinoflagelados microplancónicos e as estimativas da produção dos protistas fagotróficos não incluíram o contributo dos dinoflagelados heterotróficos ou mixotróficos.

As estimativas do crescimento ou produção da comunidade fitoplanctónica baseadas na aplicação simultânea de uma técnica de redução da predação (filtração ou diluição) e do método clássico de incorporação de ^{14}C -bicarbonato de Steemann Nielsen são no geral concordantes e por vezes estatística-mente idênticas (Furnas, 1982b; Laws *et al.*, 1984; Fahnenstiel *et al.*, 1995; Moigis & Gocke, 2003). Porém, Tamigneux *et al.* (1997) referem resultados variáveis enquanto Moigis (1999) apresenta estimativas significativamente superiores com base na primeira estratégia.

A estratégia utilizada para avaliar a produção bacteriana não se enquadra no grupo de técnicas geralmente utilizadas. As técnicas utilizadas com maior frequência, a incorporação de timidina tritiada no DNA bacteriano (Fuhrman & Azam, 1982) e a incorporação de leucina marcada na fracção proteica (Kirchman *et al.*, 1985), baseiam-se na incubação de amostras em recipientes experimentais de volume reduzido, durante períodos de incubação curtos. Esta estratégia permite a análise de um elevado número de amostras, em tempo quase real, e a exploração da variabilidade temporal e espacial em escala reduzida. Os problemas associados à conversão do substrato marcado incorporado em produção bacteriana implicam geralmente a calibração destas técnicas para vários locais e/ou períodos do ciclo anual. Paradoxalmente, a calibração envolve geralmente a utilização, em simultâneo, destas técnicas e da técnica de filtração ou diluição (ver Barbosa *et al.*, 2001). A aplicação simultânea dos dois tipos de técnicas apresenta resultados no geral concordantes (Fuhrman & Azam, 1980; Riemann, 1984; Berman *et al.*, 1994), estimativas superiores no método de filtração (Scavia & Laird, 1987; Witek *et al.*, 1997) ou estimativas superiores no método com radioisótopos (Krossbacher *et al.*, 1992).

2.2.5 Avaliação do grau de limitação do crescimento do fitoplâncton e do protistoplâncton fagotrófico

O grau de limitação do crescimento do fitoplâncton, que incluiu os efeitos da temperatura, luz, nutrientes e a acção de outros compostos bioactivos, estimuladores ou inibidores, foi avaliado através da comparação entre a taxa de crescimento obtida *in situ* (μ_{is}) e a taxa máxima de crescimento (μ_{max}). A estimativa de μ_{max} da comunidade fitoplanctónica (μ_{max-F} , em d^{-1}), que pressupõe condições ideais a nível de ambiente nutricional e luminoso, foi efectuada com base na temperatura (T , em $^{\circ}\text{C}$), através da equação 20,

$$\mu_{max-F} = 0,97 \cdot e^{0,0633 T} \quad (\text{equação 20})$$

que representa a modificação do modelo de Eppley (1972) proposta por Brush *et al.* (2002). Apesar de alguns inconvenientes (ver Brush *et al.*, 2002), os valores previstos directamente pelo modelo, baseados em culturas com fotoperíodo de 24 h, foram corrigidos através de extrapolação linear para o fotoperíodo real, estimado de acordo com Spencer (1971).

A estimativa de μ_{max} (em d⁻¹) para as diatomáceas (μ_{max-DI}), flagelados plastídicos com exclusão de dinoflagelados (μ_{max-FP}) e dinoflagelados (μ_{max-DP}), para uma temperatura de 20 °C, foi efectuada com base no volume celular médio (MCV , em $\mu\text{m}^3 \cdot \text{célula}^{-1}$) ou no conteúdo celular médio em carbono (CC , pg C.célula⁻¹) e na aplicação dos modelos propostos por Tang (1995), descritos pelas equações 21, 22 e 23.

$$\mu_{max-DI-20^\circ\text{C}} = \ln 2 \cdot 5,37 \cdot MCV^{-0,17} \quad (\text{equação 21})$$

$$\mu_{max-FP-20^\circ\text{C}} = \ln 2 \cdot 3,56 \cdot CC^{-0,19} \quad (\text{equação 22})$$

$$\mu_{max-DP-20^\circ\text{C}} = \ln 2 \cdot 2,26 \cdot CC^{-0,18} \quad (\text{equação 23})$$

As taxas máximas de crescimento para a temperatura de 20°C foram posteriormente convertidas para a temperatura registada *in situ*, através da aplicação de um valor de Q_{10} de 1,88 (Eppley, 1972) e da equação 24,

$$Q_{10} = (\mu_{max.2} / \mu_{max.1})^{(10 / (T_2 - T_1))} \quad (\text{equação 24})$$

onde $\mu_{max.2}$ e $\mu_{max.1}$ representam as taxas máximas de crescimento correspondentes às temperaturas t_2 e t_1 , respectivamente (ver Eppley, 1972).

O grau de limitação do crescimento dos nanoflagelados applastídicos e ciliados, que incluiu os efeitos da temperatura, alimento bio-disponível e a acção de compostos bioactivos, estimuladores ou inibidores, foi avaliado através da comparação entre a taxa de crescimento obtida *in situ* (μ_{is}) e a taxa máxima de crescimento (μ_{max}). A estimativa de μ_{max} para a assembleia de nanoflagelados applastídicos ($\mu_{max-NFA}$, em h⁻¹), para uma temperatura de 20°C, foi efectuada de acordo com Hansen *et al.* (1997), com base no volume celular médio dos nanoflagelados applastídicos (MCV_{NFA} , $\mu\text{m}^3 \cdot \text{célula}^{-1}$), através da aplicação da equação 25.

$$\log \mu_{max-NFA} = -0,45 - 0,26 \cdot \log MCV_{NFA} \quad (\text{equação 25})$$

Os valores de $\mu_{max.NFA}$ previstos para uma temperatura de 20°C foram posteriormente convertidos para a temperatura registada *in situ* através da aplicação de um valor de Q_{10} de 2,45 (ver Hansen *et al.*, 1997; ver equação 24).

No caso dos ciliados, a estimativa de $\mu_{max.CIL}$ (em d⁻¹) foi efectuada através da aplicação do modelo empírico de Muller & Geller (1993), baseado na temperatura (T, em °C) e no volume celular médio (MCV_{CIL}, em µm³.célula⁻¹) (ver equação 26).

$$\ln \mu_{max.CIL} = 1,52 \ln T - 0,27 \cdot \ln MCV_{CIL} - 1,44 \quad (\text{equação 26})$$

Este modelo de regressão múltipla baseia-se na análise de um conjunto de dados muito vasto (n=102), cobrindo uma gama de temperaturas entre 4 e 23°C e uma gama de volumes celulares entre 4x10² e 2,3x10⁵ µm³.ciliado⁻¹. A sua aplicação prevê valores de Q_{10} variáveis entre 11,8 (4-9°C) e 2,1 (18-23°C) o que está de acordo com o aumento de Q_{10} com a diminuição da temperatura referido por diversos autores (Fenchel, 1968; Martinez, 1980; Verity, 1985; Muller & Geller, 1993; Massana *et al.*, 1994). Contudo, devido à elevada percentagem de variação não explicada pelo modelo (63%), a sua aplicação não é aconselhável a espécies isoladas mas apenas a comunidades ou conjuntos de espécies, onde as sobre-estimativas e sub-estimativas de μ_{max} se equilibrem (Muller & Geller, 1993; Montagnes, 1996). De acordo com Montagnes (1996), estas estimativas de $\mu_{max.CIL}$ foram provavelmente conservativas para valores de temperatura superiores a ca. 20°C. Os valores de MCV dos ciliados utilizados para estimar μ_{max} foram calculados assumindo que, no caso dos tintinídeos, a célula ocupa metade do volume da lórica (Gilron & Lynn, 1989a). Os valores foram multiplicados por um factor de 1,4 para correcção do efeito do fixador (Muller & Geller, 1993; Carrias *et al.*, 2001).

2.2.6 Cálculo das taxas de predação e do impacto da predação

Na situação experimental com presença de predadores, a taxa de crescimento de grupos específicos de microrganismos (*i*), designada taxa de crescimento líquido ou aparente e representada por r_i , resulta da diferença entre a taxa de crescimento (μ_i) e a taxa de predação sobre o grupo referido, g_i . Assim, a taxa de predação exercida pelos predadores *j* (nanoflagelados aplastídicos \cong planctontes inferiores a 10 µm ou planctontes com dimensões entre 10 e 100 µm) sobre o grupo específico *i*, $g_{i,j}$, foi calculada como a diferença entre a taxa de crescimento do grupo *i*, obtida na ausência de predadores, μ_i (em h⁻¹), e a taxa de crescimento líquido do grupo *i*, r_i (em h⁻¹), obtida na presença de predadores *j* (ver equação 27).

$$g_i = \mu_i - r_i \quad (\text{equação 27})$$

A taxa de crescimento líquido, $r_{i,j}$ (em h^{-1}), foi calculada como o declive da recta representativa da variação do logaritmo neperiano da abundância do grupo i ($\ln A'_i$) ao longo do tempo (t) na presença de predadores tipo j (ver equação 28, Verity *et al.*, 1993a).

$$\ln A'_i = (a \pm 1 SE_a) + (r_i \pm 1 SE_{r_i}) \cdot t \quad (\text{equação 28})$$

Apesar de cada experiência ter tido uma duração mínima de cinco dias, o cálculo de r_i , μ_i e g_i baseou-se no menor tempo de incubação possível, geralmente 48h, de modo a minimizar os problemas causados pelo confinamento prolongado (ver Secção 2.2.10). As taxas de crescimento aparente em cada replicado foram comparadas estatisticamente através da aplicação de um Teste t, com um nível de significância de 0,05. Nos casos onde não foi detectada uma diferença significativa entre ambas, a estimativa de r_i e respectivo erro-padrão (SE_{r_i}) baseou-se na aplicação de um modelo de regressão linear à totalidade dos resultados obtidos nos dois replicados ($6 < n < 12$).

O significado estatístico da taxa de predação g_i , isto é, da diferença $[(\mu_i \pm 1 SE_{\mu_i}) - (r_i \pm 1 SE_{r_i})]$, foi avaliado através da utilização de um Teste t com um nível de significância de 0,05. Nos casos onde a diferença entre as duas taxas referidas não foi significativa, a taxa de predação foi considerada como não significativamente diferente de zero. Nos casos onde foi detectada uma diferença significativa, com $\mu_i > r_i$, g_i (em h^{-1}) foi considerada significativamente diferente de zero e calculada como $\mu_i - r_i$ enquanto o respectivo erro-padrão, SE_{g_i} , foi calculado como $(SE_{\mu_i}^2 + SE_{r_i}^2)^{0,5}$ (Fowler & Cohen, 1992; ver Verity *et al.*, 1993a).

Todavia, se o crescimento dos predadores ao longo das experiências foi significativo, a taxa de predação obtida através deste cálculo constitui uma sobreestimativa relativamente à situação no início das experiências. Assim, as taxas de predação foram corrigidas, isto é, multiplicadas por P_0/P_n , onde P_0 e P_n representam a abundância de predadores no início da experiência e a abundância média de predadores entre o início e o final do período útil da experiência (Dolan *et al.*, 2000). A concentração média de predadores, P_n , foi calculada com base no pressuposto de crescimento exponencial através da equação 29,

$$P_n = (P_t - P_0) / (\ln P_t - \ln P_0) \quad (\text{equação 29})$$

onde P_0 e P_t representam a concentração de predadores no início e final do intervalo de tempo considerado (Frost, 1972). Este cálculo assumiu que a actividade fagotrófica do fitoplâncton, mixotrofia (Havskum & Riemann, 1996; Safi & Hall, 1999; Sanders *et al.*, 2000), foi negligenciável e que os principais predadores nas fracções $< 10 \mu m$ e $10-100 \mu m$ foram os nanoflagelados aplastídicos e os ciliados, respectivamente (ver Sherr *et al.*, 1989b; Sanders *et al.*, 1992; Solic & Krustolovic, 1994; González, 1999; Iriarte *et al.*,

2003). O contributo de planctontes com dimensões entre 10 e 100 μm , dominados numericamente por ciliados, na predação exercida pela fracção <100 μm sobre o picoplâncton autotrófico e heterotrófico ($g_{i.10-100}$) foi estimado assumindo que a taxa de filtração *per capita* dos nanoflagelados applastídicos foi idêntica nos tratamentos experimentais <10 μm e <100 μm (ver Solic & Krstulovic, 1994).

O impacto da predação exercida pelos predadores tipo j (nanoflagelados applastídicos \cong planctontes inferiores a 10 μm ou planctontes com dimensões entre 10 e 100 μm sobre o grupo específico i , $(I_{i,j})$, apresentado como a percentagem da produção do grupo i removida diariamente pelos predadores tipo j , foi estimado através da aplicação da equação 30,

$$I_{i,j} = 100. [(B_i \cdot e^{\mu_i} - B_i) - (B_i \cdot e^{(\mu_i - g_{i,j})} - B_i)] / (B_i \cdot e^{\mu_i} - B_i) \quad (\text{equação 30})$$

onde B_i (em $\mu\text{gC.L}^{-1}$) e μ_i (em d^{-1}) representam a biomassa registada no início da experiência e a taxa de crescimento do grupo i , e $g_{i,j}$ (em d^{-1}) representa a taxa de predação corrigida exercida pelos predadores tipo j sobre o grupo i . O impacto da predação sobre a produção da comunidade fitoplanctónica total ou de classes dimensionais específicas foi estimado através do cálculo dos somatórios da produção e do consumo da totalidade dos seus i elementos.

O impacto dos predadores sobre o volume celular do bacterioplâncton heterotrófico foi avaliado através da aplicação da análise de variância não paramétrica de Kruskal-Wallis por ordenação, indicado para amostras independentes (ver Siegel & Castelan, Jr., 1988), aos volumes celulares médios das bactérias nos tratamentos experimentais sem (<0,8 μm) e com presença de predadores (<10 μm e <100 μm).

2.2.7 Dieta alimentar e eficiência de crescimento da assembleia de nanoflagelados applastídicos

A análise da dieta alimentar da assembleia de nanoflagelados applastídicos baseou-se no cálculo da ingestão de picofitoplâncton eucariótico, *Synechococcus* e bacterioplâncton heterotrófico. As reduzidas dimensões deste grupo, dominado por células inferiores a 3 μm geralmente classificadas como bacterívoras (Verity, 1986a; Sherr *et al.*, 1991), e as observações dos conteúdos vacuolares corroboraram esta estratégia.

O consumo de cada presa i pelos nanoflagelados applastídicos, C_{i-NFA} (em $\mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$) foi calculado de acordo com a equação 31,

$$C_{i-NFA} = (B_i \cdot e^{\mu_i} - B_i) - (B_i \cdot e^{(\mu_i - g_{i,NFA})} - B_i) \quad (\text{equação 31})$$

onde B_i (em $\mu\text{gC.L}^{-1}$) e μ_i (em d^{-1}) representam a biomassa e a taxa de crescimento da presa i e $g_{i,NFA}$ representa a taxa de predação corrigida exercida pelos nanoflagelados applastídicos sobre a presa i . A taxa de predação exercida pelos nanoflagelados applastídicos sobre a presa i foi calculada de acordo com as equações 27 e 28 (Secção 2.2.6). Posteriormente foi corrigida, isto é, multiplicada por P_0/P_n , onde P_0 e P_n representam a abundância de nanoflagelados applastídicos no início da experiência e a abundância média de nanoflagelados applastídicos entre o início e o final do período útil da experiência (Dolan *et al.*, 2000; ver Secção 2.2.6 e equação 29).

A taxa de filtração *per capita* dos nanoflagelados applastídicos, isto é, o volume de água processado por cada protista por unidade de tempo, foi calculado assumindo que o consumo de presas picoplanctónicas na fracção $<10 \mu\text{m}$ se deveu exclusivamente à acção dos nanoflagelados applastídicos (ver Solic & Krstulovic, 1994; Iriarte *et al.*, 2003). Assim, a taxa de filtração baseada no consumo da presa i , $F_{i,NFA}$ (volume água.flagelado applastídico $^{-1}.\text{h}^{-1}$), foi calculada com base na taxa de predação corrigida exercida pelos nanoflagelados applastídicos sobre a presa i ($g_{i,NFA}$, em h^{-1}) e na abundância de nanoflagelados applastídicos registada no início da experiência (A_{NFA}), através da equação 32.

$$F_{i,NFA} = g_{i,NFA} / A_{NFA} \quad (\text{equação 32})$$

Em cada experiência, a relação entre a taxa de filtração obtida para cada uma das presas consideradas (picofitoplâncton eucariótico, *Synechococcus* e bacterioplâncton heterotrófico) e a taxa máxima de filtração foi utilizada como indicador da sua eficiência de ingestão (ver Christaki *et al.*, 2001) e a taxa máxima de filtração foi considerada a taxa real de filtração.

A eficiência de crescimento da assembleia de nanoflagelados applastídicos, GGE_{NFA} (em %), foi estimada com base na aplicação da equação 33,

$$GGE_{NFA} = 100 * P_{NFA} / \Sigma C_i \quad (\text{equação 33})$$

onde P_{NFA} (em $\mu\text{gC.L}^{-1}\text{d}^{-1}$) representa a produção da assembleia de nanoflagelados applastídicos (ver equação 19) e ΣC_i (em $\mu\text{gC.L}^{-1}\text{d}^{-1}$) representa o consumo total de picoplâncton, somatório do consumo de picofitoplâncton eucariótico, *Synechococcus* e bacterioplâncton heterotrófico. Todavia, dado que não foram contabilizadas algumas fontes de carbono orgânico utilizáveis pelos nanoflagelados applastídicos, como matéria orgânica dissolvida, coloidal ou particulada detritica (Sherr, 1988; Tranvik *et al.*, 1993; Posch & Arndt, 1996), esta abordagem pode ter sobreestimado a sua eficiência de crescimento.

2.2.8 Dieta alimentar de planctontes com dimensões entre 10 µm e 100 µm

A análise da dieta alimentar dos planctontes com dimensões entre 10 µm e 100 µm, dominados numericamente por ciliados (ver Thiele-Gliesche, 1992), foi calculada com base na ingestão de todas as classes dimensionais de fitoplâncton consideradas, de bacterioplâncton heterotrófico e de nanoflagelados applastídicos. Assim, o consumo de cada presa i pelos planctontes com dimensões entre 10 µm e 100 µm, $C_{i-10-100}$ (em µgC.L⁻¹.d⁻¹), foi calculado de acordo com a equação 34, onde B_i (em µgC.L⁻¹) e μ_i (em d⁻¹) representam a biomassa e a taxa de crescimento da presa i e $g_{i-10-100}$ representa a taxa de predação corrigida exercida pelos planctontes com dimensões entre 10 µm e 100 µm sobre a presa i .

$$C_i = (B_i \cdot e^{\mu_i} - B_i) - (B_i \cdot e^{(\mu_i - g_{i-10-100})} - B_i) \quad (\text{equação 34})$$

A taxa de predação exercida pelos planctontes com dimensões entre 10 µm e 100 µm sobre a presa i foi calculada de acordo com as equações 27 e 28 (Secção 2.2.6). Posteriormente foi corrigida, isto é, multiplicada por P_0/P_n , onde P_0 e P_n representam a abundância de ciliados no início da experiência e a abundância média de ciliados entre o início e o final do período útil da experiência (Dolan *et al.*, 2000; ver Secção 2.2.6 e equação 29). A taxa de predação exercida pelos planctontes com dimensões entre 10 µm e 100 µm sobre o bacterioplâncton heterotrófico e picofitoplâncton foi calculada assumindo que a taxa de filtração *per capita* dos nanoflagelados applastídicos foi idêntica nos tratamentos experimentais <10 µm e <100 µm (ver Solic & Krstulovic, 1994). Apesar dos dinoflagelados heterotróficos não terem sido quantificados no decorrer deste estudo, a sua actividade de predação foi incluída na análise da fracção <100 µm.

A existência de diversos grupos de protistas fagotróficos na fracção <100 µm, alguns dos quais não avaliados de forma quantitativa neste estudo (ex.: dinoflagelados heterotróficos), e a eventual presença de micrometazoários, mais provável nas experiências de Verão (ver Secção 2.2.10), impediu a determinação da taxa de filtração e da eficiência de crescimento dos ciliados, numericamente dominantes na fracção 10-100 µm. Porém, a estimativa grosseira da taxa de filtração *per capita* dos ciliados ($F_{i,CIL}$), calculada com base na taxa de predação corrigida exercida pelos planctontes com dimensões entre 10 µm e 100 µm sobre diferentes tipo de presas ($g_{i-10-100}$, em h⁻¹) e na abundância de ciliados registada no início da experiência (A_{CIL} ; ver equação 32), foi efectuada para avaliar a acurácia das taxas de predação obtidas experimentalmente (ver Dolan & McKeon, 2004). Os valores obtidos, entre 0,4 e 1,5 µL.ciliado⁻¹.h⁻¹, enquadram-se na gama de valores aceitáveis referida na revisão de Dolan & McKeon (2004). A razão entre a produção de ciliados e o consumo total efectuado pelos planctontes com

dimensões entre 10 µm e 100 µm foi calculada e utilizada como indicador da eventual importância da ingestão de outro tipo de alimento não considerado no presente estudo.

2.2.9 Demanda bacteriana de carbono

A demanda bacteriana de carbono orgânico (*BCD*, em µg C.L⁻¹.d⁻¹) foi estimada com base na produção da comunidade bacteriana (*PB*, em µgC.L⁻¹.d⁻¹; ver equação 19) e na sua eficiência de crescimento (*GGE*) de acordo com a equação 35. A eficiência de crescimento do bacterioplâncton heterotrófico foi estimada com base na produção bacteriana (*PB'*, em µgC.L⁻¹.h⁻¹) através da aplicação da equação 36, proposta por del Giorgio & Cole (1998).

$$BCD = PB / GGE \quad (\text{equação 35})$$

$$GGE = (0,037 + 0,65 * PB') / (1,8 + PB') \quad (\text{equação 36})$$

Dado que a eficiência de crescimento do bacterioplâncton heterotrófico pode apresentar uma ampla gama de variação (ver Barbosa *et al.*, 2001; ver revisão del Giorgio & Cole, 1998, 2000), esta estimativa da demanda bacteriana de carbono orgânico deve ser encarada como preliminar. A razão entre a demanda bacteriana de carbono (*BCD*) e a produção fitoplanctónica particulada, obtida experimentalmente (ver equação 19), foi utilizada como um indicador da importância relativa de substratos orgânicos alóctones ao sistema pelágico para o metabolismo da bacterioplâncton heterotrófico.

2.2.10 Avaliação crítica da estratégia e condições experimentais

As principais vantagens da estratégia experimental utilizada, a filtração diferencial, para avaliar as taxas de crescimento de grupos específicos de microrganismos e a sua predação pelo microzooplâncton são a sua aplicabilidade à generalidade dos grupos, o potencial de resolução taxonómico elevado, a estimativa das taxas de crescimento e predação independente de factores de conversão (Furnas, 1990; Herndl *et al.*, 1993a; Coffin & Connolly, 1997) e relativa à mesma escala temporal, e o cálculo das taxas de predação com base nas comunidades naturais de presas e predadores (ver Landry, 1994 e Barbosa, 1996a, b). O último aspecto é particularmente importante dado que a composição específica afecta significativamente a actividade alimentar dos protistas fagotróficos, geralmente selectiva (Rassoulzadegan & Étienne, 1981; Verity & Stoecker, 1982; Stoecker, 1988; Taniguchi & Takeda, 1988; Verity, 1991a; Hansen *et al.*, 1992; Stoecker *et al.*, 1995; Buskey, 1997; Strom & Loukos, 1998; Jurgens *et al.*, 1999; Muller & Schlegel, 1999; Suzuki, 1999; Roseta & McManus, 2003; Clough & Strom, 2005). Adicionalmente, o período de incubação, necessariamente prolongado (ca. 48 h), possibilitou a integração da variabilidade diária do fitoplâncton (MacCaull & Platt,

1977; Vandeveld *et al.*, 1989), bacterioplâncton heterotrófico (Moriarty & Pollard, 1982; Hagstrom & Larsson, 1984; Chin-Leo & Benner, 1991; Shiah & Ducklow, 1995a; Gasol *et al.*, 1998) e do protistoplâncton fagotrófico (Taniguchi & Kawakami, 1985; Wikner *et al.*, 1990; Jacobson & Anderson, 1993; Christoffersen, 1994; Strom, 2001; Tsai *et al.*, 2005).

De facto, de acordo com Furnas (1990), a aplicação da filtração diferencial, acoplada à utilização de câmaras permeáveis incubadas *in situ*, parece representar a melhor abordagem para a determinação das taxas de crescimento de um maior número de *taxa* em condições ambientais. As vantagens enumeradas justificam a utilização continuada desta abordagem experimental no estudo do crescimento e predação *in situ* de diversos microrganismos planctónicos (Kudoh *et al.*, 1990; Furnas, 1991; Mura & Agusti, 1996; Mura *et al.*, 1996; Ferrier-Pagès & Gattuso, 1997; Garcés *et al.*, 1998a; Kohler & Bosse, 1998; Carrias *et al.*, 2001; Crosbie & Furnas, 2001; Samuelsson & Andersson, 2003).

Contudo, a estratégia da filtração diferencial apresenta diversas desvantagens, algumas das quais podem ter afectado os pressupostos referidos na Secção 2.2.1. Para além da morosidade associada à análise microscópica, destacam-se: (1) a reduzida resolução a nível temporal devido à elevada duração do período de incubação (ca. 48 h); (2) a incapacidade de obter informação sobre a predação efectuada por grupos específicos de protistas fagotróficos, incluindo fitoplanctontes mixotróficos; (2) a reduzida precisão para espécies pouco abundantes (ex.: microdinoflagelados, ver Furnas, 1990); (3) o stress físico e fisiológico imposto pela filtração (Goldman & Dennett, 1985; Gifford, 1993; Choi, 1994), particularmente danoso para espécies sensíveis ou com reduzida protecção externa (Stoecker *et al.*, 1983; Dolan, 1991b; Carrick *et al.*, 1992; Nielsen & Kiorboe, 1994; Pérez *et al.*, 1997; Carrias *et al.*, 2001; ver Bamstedt *et al.*, 2000); (4) o enriquecimento artificial dos tratamentos experimentais em matéria orgânica, devido à libertação de materiais associados aos filtros (Bloem *et al.*, 1989) ou à lise de células durante o processo de filtração (Ferguson *et al.*, 1984; Fuhrman & Bell, 1985; Goldman & Dennett, 1985), que pode estimular o crescimento bacteriano; (5) a remoção diferencial de importantes fontes de nutrientes inorgânicos para o crescimento do fitoplâncton, os protistas fagotróficos (Ferrier-Pagès & Rassoulzadegan, 1994); (6) a remoção diferencial de importantes fontes de matéria orgânica dissolvida para o crescimento bacteriano, os protistas fagotróficos (Nagata & Kirchman, 1991b; Strom *et al.*, 1997); (7) a sub-estimação das taxas de crescimento devido à exclusão incompleta de várias fontes de mortalidade, aspecto discutido posteriormente; e (8) os efeitos do confinamento relativamente prolongado.

O confinamento induz alterações físicas e químicas relativamente ao ambiente natural com potenciais consequências a nível do crescimento do fitoplâncton (Venrick *et al.*, 1977; Fahnenstiel & Scavia, 1987) e da sua composição relativa, a qual condiciona a

actividade dos protistas fagotróficos. Para além das alterações nas variáveis químicas, o confinamento induziu alterações no ambiente luminoso devido à eliminação da radiação ultravioleta e à alteração da variabilidade natural de curto período. De facto, as incubações decorreram a uma intensidade equivalente a I_m e, naturalmente, as células transitam entre a superfície e o fundo. Estas modificações no ambiente luminoso podem ter alterado as taxas de crescimento do fitoplâncton (Mallin & Paerl, 1992; Kohler, 1997), do bacterioplâncton heterotrófico (Sieracki & Sieburth, 1986; Herndl *et al.*, 1993b; Pakulsky *et al.*, 1998) e a predação exercida pelo protistoplâncton fagotrófico (Sommaruga *et al.*, 1996; Hansen & Nielsen, 1997; Ochs & Eddy, 1998; Chen & Chang, 1999; Strom, 2001).

Embora parte da turbulência natural induzida pela acção do vento e, em particular, pela corrente de maré, tenha sido transmitida ao interior das câmaras, as alterações relativamente ao regime natural podem ter induzido alterações na taxa de crescimento do fitoplâncton e na predação efectuada pelo protistoplâncton (Thomas & Gibsen, 1990b; Shimeta *et al.*, 1995; Peters & Gross, 1994; ver Peters & Marrasé, 2000). Algumas destas alterações podem ter afectado diferencialmente diferentes espécies e/ou períodos do ano e poderiam ser minimizadas, mas não completamente eliminadas, com a utilização de sistemas de incubação dinâmicos a nível vertical (Madden & Day, 1992; Gocke & Lenz, 2004) e horizontal (Kohler, 1997).

A diminuição da concentração de protistas fagotróficos associada à filtração inicial da amostra (redução de 7% dos nanoflagelados aplastídicos após filtração por 10 μm e 41% dos ciliados após filtração por 100 μm) pode diminuir a competição e aumentar artificialmente a taxa de crescimento (Peters, 1994; Carrias *et al.*, 2001). Em paralelo, a taxa de crescimento de protistas fagotróficos cujo crescimento se encontre limitado pela disponibilidade de alimento pode ser artificialmente incrementada se ocorrer um aumento na abundância das presas (ver Montagnes, 1993, 1996). Este problema pode ter influenciado as estimativas da taxa de crescimento dos ciliados na experiência efectuada em Fevereiro 1992, onde a abundância média de flagelados plastídicos no período útil da experiência foi cerca de 192% superior à abundância no início das experiências. Apesar dos problemas potencialmente associados ao confinamento prolongado, de acordo com Gilron & Lynn (1989b), Marrasé *et al.* (1992) e Vaqué *et al.* (1992), a utilização de um período de incubação de 48 h, utilizado na maior parte das experiências efectuadas neste estudo, não induz alterações significativas na actividade dos protistas fagotróficos relativamente a um período de 24 h. Porém, Landry *et al.* (1995) referem um aumento da taxa de predação em experiências com um período de incubação de 48 h relativamente a 24 h.

Apesar das desvantagens associadas à técnica de filtração diferencial, a utilização de câmaras de difusão incubadas *in situ* permitiu transmitir parte da variabilidade

natural de curto período, particularmente acentuada na Ria Formosa (ex.: temperatura, radiação PAR à superfície, concentração de substratos inorgânicos e orgânicos e de outros compostos dissolvidos bioactivos, estimuladores ou inibitórios), às unidades experimentais. Esta estratégia certamente minimizou alguns dos problemas referidos, em particular os associados à acumulação de produtos de excreção ou ao desacoplamento físico entre as fontes de substratos inorgânicos e orgânicos (ex.: protistas fagotróficos, ambiente sedimentar) e o fitoplâncton e bacterioplâncton heterotrófico. Em microcosmos fechados, esta situação pode induzir a limitação diferencial do crescimento do fitoplâncton nos vários tratamentos experimentais (Landry, 1994) ou causar o aumento da actividade específica do bacterioplâncton na situação experimental com predação (ver Galvão, 1990; Solic & Krstulovic, 1994).

No geral, a utilização de microcosmos permeáveis permite a obtenção de taxas de crescimento de fitoplâncton mais elevadas (Prakash *et al.*, 1973; Furnas, 1982a; Ferrier-Pagès & Rassoulzadegan, 1991, 1994), fases exponenciais mais longas e densidades máximas superiores a microcosmos fechados, factos que reflectem a maior capacidade de suporte dos primeiros (Prakash *et al.*, 1973; Owens *et al.*, 1977). No grupo dos microcosmos permeáveis, as câmaras de difusão, equipadas com membranas com diâmetro de poro (ϕ) igual ou superior a 0,2 μm , permitem o estabelecimento de comunidades fitoplanctónicas mais diversas e com maior taxa de crescimento que as câmaras de diálise com $0,24 < \phi < 0,48$ nm (Furnas, 1982a). No caso das bactérias heterotróficas, a utilização de microcosmos permeáveis permite também a obtenção de taxas de crescimento e períodos de crescimento exponencial superiores aos observados em microcosmos fechados (Baskett & Lulves, 1974; Turley & Lochte, 1985, 1986).

De acordo com Sieburth (1979), os valores de $t_{1/2}$ das câmaras de difusão devem ser iguais ou inferiores a metade do tempo de duplicação do(s) microrganismo(s) avaliados. Os valores de $t_{1/2}$ medidos *in situ* para as câmaras A e B (ca. 3 h) foram de facto inferiores a metade do tempo mínimo de duplicação celular (DT) obtido no presente estudo para o fitoplâncton (DT: 7 e 8 h para picofitoplâncton eucariótico e *Skeletonema costatum*, respectivamente) e bacterioplâncton heterotrófico (DT: 17,8 h, Julho 1991). Para valores de $t_{1/2}$ superiores, em particular em ambientes onde a comunidade fitoplanctónica se encontre limitada pelo ambiente nutricional, a taxa de crescimento obtida experimentalmente pode constituir uma subestimativa do crescimento (Vyhnálek & Budejovice, 1989; Kohler, 1997). No caso do fitoplâncton, este problema poderá ter ocorrido, pontualmente, apenas na experiência efectuada em Julho 1991.

De facto, num cenário médio, assumindo as concentrações médias de azoto total inorgânico dissolvido (DIN) e silicatos (SiO_4^{4-}) previamente referidas para a Estação Laguna por Newton (1995), ca. 10 μM e 17 μM , respectivamente, uma percentagem de exudação média de carbono orgânico dissolvido de 13% (Nagata, 2000), uma razão

entre a produção fitoplanctónica bruta e a respiração de 15:1 (Raymont, 1982) e um consumo de acordo com a razão molar 106C:16N:16Si (Redfield *et al.*, 1963; Brzezinski, 1985), a produção fitoplanctónica particulada média obtida nas experiências (389 $\mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$) seria responsável pelo desaparecimento de DIN em 49 h e de SiO_4^{4-} em 83 h, na ausência de fontes de nutrientes. Estes valores são notoriamente superiores aos valores de $t_{1/2}$ para as câmaras de difusão. Numa situação de Primavera, assumindo a concentração mínima de DIN (1 μM) referida por Cortez (1992) para a Estação Laguna em Maio 1991, a produção fitoplanctónica particulada estimada para a experiência de 09 Junho 1992 (300 $\mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$, ver Capítulo III, Secção 3.24) seria responsável pelo desaparecimento de DIN em 6 h. Porém, no pior cenário, assumindo a concentração mínima de DIN (3 μM) referida por Newton (1995) para a Estação Laguna no Verão, a produção fitoplanctónica máxima estimada no Verão 1991 (2000 $\mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$, ver Capítulo III, Secção 3.24), seria responsável pelo desaparecimento de DIN em apenas 2 h, na ausência de fontes de nutrientes.

As taxas de difusão obtidas *in situ* para uma temperatura de 24°C podem constituir sobre-estimativas no período de Outono-Inverno, caracterizado por temperaturas significativamente inferiores (ver Schultz & Gerhardt, 1969). Porém, assumindo que a resposta da taxa de difusão (D) a variações de temperatura decorreu de acordo com um valor de Q_{10} de 2, o valor de D estimado para a temperatura mínima registada nas experiências (11,7 °C), 0,11 d^{-1} , permitiu um valor de $t_{1/2}$ (6 h) ainda inferior a metade do tempo mínimo de duplicação celular na situação experimental referida (DT: 17 h para picofitoplâncton eucariótico, *Synechococcus* e dinoflagelados gimnodinóides inferiores a 10 μm).

A colmatação das membranas de difusão no decorrer do período de incubação pode ter induzido a diminuição da taxa de difusão relativamente aos valores medidos *in situ* durante um período de 24 horas (Flierman & Gorden, 1977; Owens *et al.*, 1977). Porém, a colonização intensa das membranas, com bactérias heterotróficas e diatomáceas pinuladas, foi observada apenas na experiência de Julho 1991 e após um período de incubação de 5 dias, superior ao período útil da generalidade das experiências (48 h). Para além destes factores, é importante enfatizar que as taxas de difusão reais dos compostos utilizados e/ou produzidos durante as experiências podem ter sido superiores devido à manutenção de elevados gradientes de concentração entre o interior e o exterior das câmaras (Schultz & Gerhardt, 1969; Vyhnálek & Budejovice, 1989; Galvão, 1990).

Apesar da utilização de diferentes níveis de fraccionamento (<0,8 μm , <10 μm e <100 μm), do extremo cuidado utilizado no manueamento e preparação dos diferentes tratamentos experimentais, da utilização de recipientes permeáveis incubados *in situ* e da restrição do tempo útil da experiência a ca. 48 h, é importante enfatizar que as

estimativas de crescimento devem ser consideradas conservativas. Este facto deve-se: (1) à sensibilidade extrema de alguns *taxa* ao manuseamento, confinamento (ver Furnas, 1982a, 1990; Fahnesntiel *et al.*, 1995; Carrias *et al.*, 2001) ou aos componentes dos microcosmos e sistemas de fixação (ver Bernhard & Zattera, 1970; Metaxas, 1989); (2) à acção de outros processos de mortalidade, como a autólise, a lise viral (Suttle *et al.*, 1986; Bratbak *et al.*, 1990; Nagasaki *et al.*, 1993; Garza & Suttle, 1995) e parasitas (Stoecker *et al.*, 1983; Coats, 1988; Coats *et al.*, 1994, 1996); e (3) à remoção incompleta dos predadores.

O último problema pode ter resultado de defeitos de manufactura dos filtros, da elevada flexibilidade de alguns protistas (Runge & Ohman, 1982; Cynar *et al.*, 1985; Stockner *et al.*, 1990; Carrias *et al.*, 2001) e da ocorrência de várias transferências tróficas (cascatas tróficas) em cada uma das fracções analisadas (ver Wikner & Hagstrom, 1988; Dolan, 1991a; Carrick *et al.*, 1992; Ferrier-Pagès & Gattuso, 1997; Reckermann & Veldhuis, 1997; Calbet *et al.*, 2001; Samuelsson & Anderson, 2003). Em alguns casos, a similaridade entre as dimensões de presas e predadores (Suttle *et al.*, 1986; Goldman & Dennett, 1990; Verity *et al.*, 1993a; Kuhn *et al.*, 1996), agravada no caso de alguns dinoflagelados fagotróficos com dimensões inferiores às dimensões das suas presas (Strom & Buskey, 1993; Skovgaard, 1996a; ver Hansen *et al.*, 1997), pode impedir a separação física entre os protistas fagotróficos e os restantes grupos de microrganismos. Neste estudo, a reduzida abundância relativa de dinoflagelados heterotróficos certamente diminuiu os problemas potencialmente associados à remoção incompleta dos predadores (ver Hansen & Calado, 1999).

Assim, as taxas de crescimento do bacterioplâncton heterotrófico, de *Synechococcus* e do picofitoplâncton eucariótico, medidas na fracção <0,8 µm, podem ter sido subestimadas devido à passagem de nanoflagelados applastídicos através deste filtro (Fuhrman & McManus, 1984; Wright & Coffin, 1984b; Cynar *et al.*, 1985; Parslow *et al.*, 1986). Contudo, este problema parece pouco provável dado que a abundância destes predadores foi extremamente reduzida na fracção <0,8 µm.

A taxa de crescimento dos nanoflagelados plastídicos, medida na fracção <10 µm, pode ter sido subestimada devido ao seu consumo por nanoflagelados mixotróficos (Legrand *et al.*, 1996; Tillmann, 1998), nanoflagelados heterotróficos (Caron *et al.*, 1985; Goldman & Caron, 1985; Goldman & Dennett, 1992; Sherr *et al.*, 1991), nanodinaoflagelados heterotróficos (Goldman *et al.*, 1989; Kuparinen & Bjornsen, 1992; Hansen *et al.*, 1996) e/ou mixotróficos (Havskum & Hansen, 1997; Jakobsen & Hansen, 1997; Stoecker *et al.*, 1997; Li *et al.*, 1999) ou nanociliados (Havskum & Hansen, 1997; Jakobsen & Hansen, 1997). No caso dos nanoflagelados applastídicos, a taxa de crescimento pode ter sido subestimada devido ao seu consumo por nanodinaoflagelados heterotróficos (Lessard & Swift, 1985), nanoflagelados applastídicos inferiores a 10 µm

(Arndt & Mathes, 1991; Muller, 1996; Samuelsson & Andersson, 2003) ou nanociliados (Carrick *et al.*, 1992; Verity *et al.*, 1993b; Solic & Krstulovic, 1994; Kuuppo-Leinniki *et al.*, 1994; Cleven, 1996; Jurgens *et al.*, 1996; Carrias *et al.*, 2001). Contudo, a reduzida dimensão celular dos flagelados applastídicos, dominados por formas inferiores a 3 µm geralmente consideradas predadoras de bacterioplâncton heterotrófico (Verity, 1986a; Sherr *et al.*, 1991), e a detecção de nanociliados na fracção <10 µm apenas em uma das sete experiências e após o período útil da experiência, parecem indicar que a subestimativa do crescimento dos flagelados applastídicos foi pouco provável.

A subestimativa do crescimento das diatomáceas na fracção <10 µm parece menos provável dado que não foram observadas diatomáceas no interior de nanoflagelados heterotróficos, por vezes referidos como consumidores de diatomáceas (Goldman *et al.*, 1989; Kuhn *et al.*, 1996; Schweikert & Schnepf, 1997; Schnepf & Kuhn, 2000). Em paralelo, os protistas geralmente associados ao consumo de diatomáceas, dinoflagelados microplanctónicos tecados (Jacobson & Anderson, 1986; Strom & Buskey, 1993; Legrand *et al.*, 1998) ou nús (Odate & Maita, 1990; Hansen, 1992; Buck & Newton, 1995; Archer *et al.*, 1996) e ciliados microplanctónicos (Smetacek, 1981; Sime-Ngando *et al.*, 1995; ver Nejtgaard *et al.*, 1997; Urrutxurtu *et al.*, 2003) não foram detectados na fracção <10 µm.

A taxa de crescimento dos microdinoflagelados plastídicos não foi determinada devido à sua reduzida abundância no início das experiências. Todavia, não se registou um aumento notório deste grupo no decorrer das experiências facto que pode ter resultado, em parte, da sua ingestão por ciliados (Stoecker *et al.*, 1981, 1983; Gifford, 1985; Hansen, 1989, 1995; Havskum & Hansen, 1997; Kamiyama, 1997; Urrutxurtu *et al.*, 2003), observada no decorrer deste estudo, ou mesmo por dinoflagelados (Hansen, 1992; Strom & Buskey, 1993; Buskey *et al.*, 1994; Jeong & Latz, 1994; Nakamura *et al.*, 1995; Jacobson & Anderson, 1996; Skovgaard, 1996a; Hansen & Nielsen, 1997; Jeong *et al.*, 1997; Jeong *et al.*, 1999; Matsuyama *et al.*, 1999).

No caso dos ciliados, a taxa de crescimento pode ter sido subestimada devido ao seu consumo por micro-metazoários inferiores a 100 µm (Lonsdale *et al.*, 1996), mais provável no período de Primavera-Verão (ver Capítulo III), dinoflagelados (Hansen, 1991a; Bockstahler & Coats, 1993; Skovgaard, 1996a; Jacobson & Anderson, 1996; Uchida *et al.*, 1997), ciliados predadores (Wessenberg & Antipa, 1970; Stoecker & Evans, 1985; Dolan, 1991b; Dolan & Coats, 1991; Ricci & Verni, 1994) ou ciliados filtradores, aloricados (Gifford, 1985) ou tintinídeos (Robertson, 1983; Stoecker *et al.*, 1983; Verity, 1986b). De facto, diversos estudos referem taxas de crescimento de ciliados superiores após a filtração da amostra por filtros com menor diâmetro de poro (Dolan, 1991b: fracções <10 µm e <64 µm; Carrick *et al.*, 1992: fracções <30 µm e <152 µm; Verity & Vernet, 1992: fracções <10 µm e <200 µm; Verity *et al.*, 1993b: fracções <8

μm e $<200 \mu\text{m}$; Losdale *et al.*, 1996: fracções $<64 \mu\text{m}$ e $<202 \mu\text{m}$). Porém, Nielsen & Kiorboe (1991, 1994) não detectaram diferenças significativas entre as taxas de crescimento dos ciliados inferiores a $40 \mu\text{m}$ nas fracções $<50 \mu\text{m}$ e $<200 \mu\text{m}$ e Leakey *et al.* (1994a) não detectaram diferenças significativas entre as taxas de crescimento dos ciliados nas fracções $<10 \mu\text{m}$ e $<200 \mu\text{m}$.

Para além da subestimativa da taxa de crescimento de alguns fitoplanctontes, é importante enfatizar que a predação exercida por planctontes com dimensões entre $10 \mu\text{m}$ e $100 \mu\text{m}$ pode não ter incluído o contributo dos protistas fagotróficos de maiores dimensões (ex.: dinoflagelados) e ter incluído o contributo de metazoários inferiores a $100 \mu\text{m}$. De facto, a filtração de amostras do interior da Ria Formosa por um filtro de $100 \mu\text{m}$ pode ter permitido a passagem de uma fracção considerável de larvas de bivalves (ca. 75%) e *nauplius* da amostra (ca. 50%, ver Sprung & Santos, 1993). Atendendo às abundâncias máximas destas formas larvares observadas na Ria Formosa (Sprung, 1994; Chicharo, 1996), no pior cenário (final Primavera-Verão), a fracção $<100 \mu\text{m}$ poderá ter incluído ca. 8 larvas bivalves.L⁻¹ e ca. 45 *nauplii*.L⁻¹.

Em experiências futuras seria aconselhável: (1) utilizar câmaras idênticas; (2) utilizar um nível de fraccionamento adicional, entre $10 \mu\text{m}$ e $100 \mu\text{m}$ (ex.: $<20\text{-}30 \mu\text{m}$); (3) efectuar o fraccionamento através de um processo de filtração reversa; (4) quantificar a concentração de nutrientes e a densidade de metazoários no interior das câmaras no início e final das experiências; e (5) colher amostras com maior volume que permitam a análise de fitoplanctontes e protistoplanctontes fagotróficos menos abundantes, geralmente com dimensões celulares superiores.

A análise crítica de estratégias metodológicas alternativas para avaliar a predação exercida pelo microzooplâncton sobre o bacterioplâncton heterotrófico e fitoplâncton foi efectuada por Landry (1994), Barbosa (1996 a,b) e Bamstedt *et al.* (2000). A técnica mais frequentemente utilizada pela comunidade científica, a técnica de diluição de Landry & Hassett (1982), é geralmente considerada uma abordagem pouco invasiva a nível de imposição de stress físico mas pode ser extremamente invasiva a nível comportamental (ver Barbosa, 1996a,b; Murrell & Hollibaugh, 1998; Dolan *et al.*, 2000; Moigis & Gocke, 2003; Dolan & McKeon, 2004). A aplicação simultânea das técnicas de filtração diferencial e diluição, efectuada por Landry *et al.* (1984) e Verity *et al.* (1993b), não produziu resultados significativamente distintos. Porém, as estimativas de crescimento do fitoplâncton são ligeiramente inferiores na técnica de filtração possivelmente porque esta técnica não elimina completamente as perdas por predação. A aplicação recente da técnica de diluição a amostras da Ria Formosa e da zona costeira adjacente conduziu a estimativas de crescimento e predação da comunidade fitoplanctónica dentro dos valores obtidos no âmbito deste estudo (Barbosa, dados não publicados).

2.3 Tratamento estatístico

O tratamento dos resultados relativos à amostragem regular (Secção 2.1) e ao estudo experimental (Secção 2.2) foi efectuado com recurso ao programa Statistica versão 5.0 para Windows. A notação para os parâmetros estatísticos segue a comumente utilizada, sendo n o número de observações, \bar{x} a média, SE o erro padrão, r_s o coeficiente de correlação ordinal de Spearman, R^2 o coeficiente de determinação (simples ou múltipla), R_a^2 o coeficiente de determinação ajustado em função do número de preditores do modelo e do número de observações, F a estatística de teste da análise de variância e p a probabilidade de se verificar uma determinada hipótese nula (H_0), rejeitada para $p < 0,05$ (ver Sokal & Rohlf, 1995). Os valores médios foram apresentados com os respectivos erros padrão, antecidos do sinal \pm ($\bar{x} \pm 1SE$). A verificação dos pressupostos associados à análise estatística paramétrica, isto é, a normalidade e a homogeneidade e independência entre a variância e a média, foi efectuada através da aplicação dos testes de Shapiro-Wilk e de Levene, respectivamente, a dados brutos ou transformados. A violação destes pressupostos conduziu à utilização de estatística não paramétrica (Siegel & Castellan, 1988).

A comparação dos valores medianos (M) das variáveis ambientais e microbiológicas nas Estações Laguna (A) e Barra (B) foi efectuada através da utilização do Teste de Mann-Whitney com correcção para ordens empatadas. A hipótese nula (H_0) e a hipótese alternativa (H_1) utilizadas foram $H_0: M_A \geq M_B$ e $H_1: M_A < M_B$ (Siegel & Castellan, 1988).

O efeito da fase do ciclo semi-diurno de maré (baixa-mar: BM; preia-mar: PM; meia-vazante: VAZ; meia-enchente: ENCH) nas variáveis analisadas foi investigado, em cada estação de amostragem, com base na análise de variância não paramétrica de Friedman por ordenação, aplicável a casos não independentes, e comparações múltiplas (Siegel & Castellan, 1988). A análise da variabilidade associada ao ciclo quinzenal de maré foi avaliada apenas na Estação Laguna, amostrada semanalmente. Para o efeito, a relação entre as variáveis e a amplitude de maré, relativa à Barra de Faro-Olhão (Instituto Hidrográfico, 1991, 1992, 1993), foi avaliada quantitativamente com base na utilização do coeficiente de correlação ordinal de Spearman (r_s) e de um nível de significância, α , de 0,05. Adicionalmente, os ciclos de maré com amplitude igual ou inferior a 2 m (MM) foram comparados com os ciclos de maré com amplitude superior a 2 m (MV) através da utilização do Teste de Mann-Whitney, com correcção para ordens empatadas. A hipótese nula (H_0) e a hipótese alternativa (H_1) utilizadas foram $H_0: M_{MM} \geq M_{MV}$ e $H_1: M_{MM} < M_{MV}$ (Siegel & Castellan, 1988).

A variação tidal semi-diurna média de cada variável foi comparada com a sua variação sazonal média, de forma a investigar se as duas escalas de variabilidade temporal se diferenciaram. A variação em cada ciclo de maré semi-diurno i foi calculada através do coeficiente de variação (CV_i), como $100 \cdot (SD_i/X_i)$, onde SD_i e X_i ($n=4$) representam o desvio padrão e o valor médio de cada uma das variáveis analisadas, respectivamente. A variação média ao longo dos n ciclos semi-diurnos de maré analisados foi calculada como o coeficiente de variação médio, $CVs-d$, igual a $\Sigma CV_i/n$ (ex.: Cloern *et al.*, 1989). A amplitude de variação sazonal foi calculada, para cada situação de maré (BM, ENCH, VAZ, PM) separadamente, como o coeficiente de variação ao longo de todo o período de estudo. A amplitude de variação sazonal média, $CVsaz$, foi calculada como o coeficiente de variação médio entre as quatro fases do ciclo de maré semi-diurno.

O efeito da estação do ano, considerado a nível individual (Primavera: P; Verão: V; Outono: O; Inverno: I) ou integrado (exs.: P-V; O-I) foi investigado, em cada estação de amostragem, com base na análise de variância não paramétrica de Friedman por ordenação, com comparações múltiplas (Siegel & Castellan, 1988). As relações entre variáveis foram inicialmente exploradas graficamente para detecção de padrões não necessariamente monotónicos mas com interesse biológico. Posteriormente, a relação linear entre variáveis foi avaliada quantitativamente com base na utilização do coeficiente de correlação ordinal de Spearman (r_s) e de um nível de significância, α , de 0,05. As relações significativas detectadas não foram obviamente consideradas relações de causa-efeito, em particular quando a probabilidade de reflectirem relações espúrias foi elevada. Neste contexto, a auto-correlação entre algumas variáveis analisadas e os problemas associados à autocorrelação gerada pela frequência de amostragem relativamente elevada (Legendre, 1993) dificultaram a análise do significado destas relações.

As respostas dos microrganismos às alterações do ambiente externo ocorrem com maior ou menor rapidez em função da variável considerada (Harris, 1980; Legendre & Demers, 1984). Incrementos na velocidade do vento ou na amplitude de maré, por exemplo, podem ter um impacto quase imediato na comunidade fitoplanctónica da Ria Formosa devido à ressuspensão de microfítobentos. Porém, a resposta da abundância de fitoplâncton a variações na intensidade da radiação é detectável apenas após um período obrigatoriamente mais longo. Assim, as características das comunidades microbianas em determinado momento resultam não só do ambiente externo contemporâneo mas também do ambiente externo imediatamente anterior. Dado que, com excepção da variável Q_y , as relações estabeleceram-se com base em resultados relativos às datas de amostragem, a variabilidade nas escalas temporais de resposta pode igualmente dificultar a análise das relações entre variáveis.

No caso da Estação Laguna, amostrada com maior frequência, avaliaram-se as relações entre a taxa de crescimento aparente e a taxa de crescimento *in situ* de diversos grupos de microrganismos e as variáveis ambientais. A taxa de crescimento aparente, que reflectiu o crescimento líquido entre datas de amostragem consecutivas, foi relacionada com os valores médios das variáveis ambientais analisadas, entre datas consecutivas (ver Cloern, 1996).

A previsão de variáveis dependentes (Y) em função de uma ou várias variáveis independentes ou preditores (X_i) foi efectuada através do estabelecimento de modelos de regressão simples e múltipla, linear e curvilínea. No geral, estes modelos são descritos pela equação 37,

$$Y = b_0 + b_1.X_1 + b_2.X_2 + b_3.X_3 + \dots + b_k.X_k + \varepsilon \quad (\text{equação 37})$$

onde X_i e b_i representam as k variáveis independentes e respectivas constantes e ε representa um termo de erro, considerado em média nulo (Sokal & Rohlf, 1995). No caso de relações lineares entre duas variáveis medidas com erro (ex.: concentração de clorofila a versus biomassa fitoplanctónica), foi utilizado o modelo de regressão funcional tipo II, da média geométrica (Laws & Archie, 1981; Sokal & Rohlf, 1995).

Nos modelos curvilíneos foram utilizados termos quadráticos de diversas variáveis independentes (ex.: $X_k = X_1^2$) de modo a integrar a existência de relações não lineares ou não monotónicas entre variáveis (ex.: relação entre a taxa de crescimento e a temperatura ou intensidade luminosa; ver Peters & Downing, 1984). Em alguns casos, foram utilizadas variáveis compostas (ex.: $X_k = X_1.X_2$; ver revisão Brush *et al.*, 2002). Os dados foram transformados ($\log X_k$ ou $\log (X_k+1)$) de modo a normalizar a distribuição das variáveis e garantir a homogeneidade e independência entre a variância e a média. Os coeficientes do modelo (b_k) foram apresentados com os respectivos erros padrão, antecidos do sinal \pm (ex.: $b_k \pm 1$ SE).

No caso dos modelos de regressão múltipla, a selecção das variáveis foi efectuada com base numa abordagem tipo *forward stepwise* com um nível de significância para entrada no modelo de $p < 0,15$ e um nível de significância para manutenção no modelo de $p < 0,05$ (Draper & Smith, 1981). A selecção de determinado modelo de regressão foi efectuada com base na maximização do coeficiente de determinação ajustado, R^2_a , na minimização do erro padrão da estimativa, SE_y , e na minimização do número de variáveis utilizadas. Os coeficientes parciais de regressão estandardizados (coeficientes *beta*, β) foram utilizados para avaliar a contribuição relativa de cada variável independente como preditor da variável dependente (ver Sokal & Rohlf, 1995).

CAPÍTULO III

**Estrutura e dinâmica sazonal da comunidade
fitoplanctónica no interior da Ria Formosa e
na interface com a zona costeira adjacente**

1. Introdução

O fitoplâncton, principal produtor primário do ambiente marinho, fixa cerca de 50 Gt de carbono por ano, representando assim quase metade da produção primária global do planeta. A sua actividade condiciona os processos bioquímicos e climáticos a nível global e determina a produtividade de níveis tróficos superiores, pelágicos e bentónicos, por vezes explorados pelo Homem (ver revisão Cloern & Duford, 2005). Assim, o estudo da comunidade fitoplanctónica e dos seus factores reguladores constitui uma etapa fundamental para a avaliação dos fluxos de carbono no sistema aquático. Em paralelo, dado que muitas das alterações observadas em ambientes marinhos, em particular as associadas à actividade antrópica na interface terra-oceano, se relacionam directa ou indirectamente com o fitoplâncton, o seu estudo é fundamental para a previsão do comportamento dos ecossistemas costeiros e para o estabelecimento de medidas de gestão ambiental eficientes (Cloern, 1996, 2001).

Porém, como as consequências bioquímicas e as vias e eficiência de transferência da produção fitoplanctónica são determinadas pela composição da comunidade, é necessário investigar os factores reguladores não apenas a nível da comunidade mas em particular a nível de grupos de fitoplanctontes (Cloern & Dufford, 2005). Relativamente à composição, a utilização de classes dimensionais de fitoplâncton revela-se de particular importância dado que a dimensão celular controla, directa e indirectamente, as vias de transferência da produção fitoplanctónica no ambiente aquático e a estrutura geral dos povoamentos planctónicos e bentónicos (Kiorboe, 1993; Cloern & Dufford, 2005). A dimensão de um fitoplanctonte condiciona a sua taxa máxima de crescimento, a cinética de utilização de nutrientes inorgânicos, a taxa de sedimentação (Malone, 1980; Chisholm, 1992), a exsudação de carbono orgânico dissolvido, DOC (Teira *et al.*, 2001) e o tipo e velocidade de resposta dos seus predadores preferenciais (Riegman *et al.*, 1993; Sommer *et al.*, 2002b). Assim, enquanto uma comunidade de fitoplanctontes de dimensões elevadas, caracterizada por uma taxa de sedimentação superior, pode ser consumida de forma eficiente por metazoários, uma comunidade fitoplanctónica dominada por células de dimensões reduzidas é geralmente consumida por uma série de protistas fagotróficos, os quais, ao contrário dos metazoários, apresentam mobilidade reduzida e produzem material fecal menos denso. No geral, a última situação conduz a uma diminuição da eficiência relativa da transferência de carbono entre fitoplanctontes e metazoários e retarda a exportação vertical de carbono biogénico para o ambiente bentónico (Legendre & Rassoulzadegan, 1996; Legendre & Michaud, 1998; Cloern & Duford, 2005). No caso de um sistema lagunar ou estuarino, estes aspectos podem igualmente controlar a retenção da produção no sistema e a sua exportação para o oceano costeiro adjacente.

Contudo, dado que podem existir diferenças fisiológicas e ecológicas notórias entre *taxa* com dimensões idênticas (ex.: diatomáceas *versus* dinoflagelados, Goericke, 2002), a utilização simultânea da dimensão e da afiliação taxonómica para a análise da composição e dinâmica do fitoplâncton é aconselhável. Actualmente, esta estratégia é particularmente relevante face ao efeito de determinados grupos de fitoplâncton sobre o crescimento e sucesso reprodutivo dos seus predadores (Beukema & Cadée, 1991; Poulet *et al.*, 1994; Bricelj & Lonsdale, 1998), ao papel de determinadas espécies a nível de alterações globais (Carpenter *et al.*, 1993; Verity & Smetacek, 1996) e à crescente ocorrência de florescências prejudiciais de fitoplâncton (*Harmful Algal Blooms*), quase mono-específicas, que podem ter graves consequências para a economia, funcionamento das zonas costeiras e saúde pública (Smayda, 1990; Hallegraeff, 1993).

No geral, a biomassa e a produção da comunidade fitoplanctónica são controladas por variáveis reguladoras do crescimento (exs.: luz, macronutrientes e micronutrientes inorgânicos, compostos alelopáticos, outros compostos bio-activos) e por processos de remoção (exs.: mortalidade celular, predação, sedimentação, lise viral) e/ou introdução (advecção horizontal, advecção vertical de células vegetativas ou esporos) de biomassa. Em ambientes costeiros expostos e protegidos de clima temperado, a acção conjunta destes factores traduz-se geralmente em ciclos sazonais unimodais, com máximos de biomassa fitoplanctónica no período de Verão, ou ciclos bimodais com máximos relativos na Primavera e Outono (ver revisões de Knoppers, 1994 e Cébian & Valiela, 1999).

Porém, em cada momento, a importância relativa destas variáveis ou processos reguladores e o ciclo sazonal variam em função do grupo de fitoplâncton considerado (Furnas, 1982b, 1991; Strom & Welschmeyer, 1991; McManus & Ederington-Cantrell, 1992; Granéli *et al.*, 1993; Riegman *et al.*, 1993; Abreu *et al.*, 1994a; Andersson *et al.*, 1994; Fahnesntiel *et al.*, 1995; Sandersen & Frost, 1996; Latasa *et al.*, 1997; Kohler & Bosse, 1998; Lewitus *et al.*, 1998; Sakka *et al.*, 1999; Tamigneaux *et al.*, 1999; Pinckney *et al.*, 2000; Brown *et al.*, 2002; Goericke, 2002; Samuelsson & Andersson, 2003). A composição da comunidade fitoplanctónica e a sua variabilidade resultam da interacção entre as taxas de crescimento líquido específicas, as quais conjugam a variabilidade das taxas de crescimento e de remoção das várias espécies. Assim, teoricamente, a dominância relativa de determinada espécie pode justificar-se por duas estratégias eco-fisiológicas completamente distintas, a maximização da taxa de crescimento ou a minimização dos processos de perda.

A compreensão da dinâmica fitoplanctónica e do seu significado biogeoquímico e ecológico implica necessariamente o estudo simultâneo das taxas de crescimento e de remoção *in situ* das diferentes espécies, grupos taxonómicos acima do nível específico ou grupos funcionais ataxonómicos (ex.: classes dimensionais). Esta estratégia permite avaliar a importância relativa dos diferenciais de crescimento e dos processos de

remoção específicos na regulação da composição e sucessão da comunidade fitoplanctónica (Knoechel & Kalff, 1978; Crumpton & Wetzel, 1982; Fahnenstiel *et al.*, 1995) permitindo assim aumentar a actual capacidade preditiva face a alterações nos sistemas naturais (ver Cloern & Dufford, 2005). Em alguns sistemas os diferenciais de crescimento parecem determinantes (Sin *et al.*, 1999), enquanto noutros sistemas os processos de remoção específicos apresentam um papel preponderante na regulação da produção e composição da comunidade fitoplanctónica (Knoechel & Kalff, 1978; Crumpton & Wetzel, 1982; Fahnenstiel *et al.*, 1995; Mura *et al.*, 1996; Gaul & Antia, 2001; Goericke, 2002; Obayashi & Tanoue, 2002).

O estudo das taxas de crescimento e remoção do fitoplâncton em ambientes costeiros, geralmente efectuado ao nível da comunidade total, tem abordado principalmente o impacto da predação exercida pelo microzooplâncton. Actualmente, a predação exercida pelo microzooplâncton, geralmente dominado por protistas fagotróficos, é considerada o principal processo de remoção da biomassa fitoplanctónica não apenas em ecossistemas oceânicos oligotróficos mas, igualmente, em ecossistemas costeiros expostos (Paranjape, 1990; Kamyama, 1994; Fahnenstiel *et al.*, 1995; Verity *et al.*, 2002; Odate & Imai, 2003; ver apêndice em Calbet & Landry, 2004; Stelfox-Widdicombe *et al.*, 2004) e estuarinos (Burkill, 1982; Verity, 1986a; Thiele-Gliesche, 1992; Lehrter *et al.*, 1999; Gobler *et al.*, 2002; ver apêndice em Calbet & Landry, 2004; Juhl & Murrell, 2005). De acordo com a revisão recente de Calbet & Landry (2004), o microzooplâncton consome diariamente, em média, entre 59 e 74% da produção fitoplanctónica em diversos ambientes marinhos. A variabilidade temporal da predação exercida pelo protistoplâncton pode igualmente determinar o início, a duração e a finalização de *blooms* de fitoplâncton, por vezes dominados por células de dimensões relativamente elevadas e/ou tóxicas (Sautour *et al.*, 2000; Strom *et al.*, 2001; Calbet *et al.*, 2003; Odate & Imai, 2003; Clough & Strom, 2005).

Todavia, os estudos de crescimento e remoção de grupos específicos de fitoplâncton em ambientes costeiros são relativamente reduzidos (Furnas, 1982b; Burkill *et al.*, 1987; Furnas, 1991; McManus & Ederington-Cantrell, 1992; Fahnenstiel *et al.*, 1995; Ferrier-Pagès & Gattuso, 1997; Crosbie & Furnas, 2001; Brown *et al.*, 2002; Goericke, 2002; Samuelsson & Andersson, 2003). Apesar da dinâmica fitoplanctónica em sistemas costeiros temperados apresentar uma variabilidade sazonal marcada, apenas o estudo de McManus & Ederington-Cantrell (1992), efectuado na Baía de Chesapeake (EUA), analisou a variação das taxas de crescimento e remoção de grupos específicos de fitoplâncton ao longo de um ciclo anual. Assim, a avaliação da progressão sazonal de variáveis reguladoras do crescimento e biomassa de vários grupos taxonómicos ou classes dimensionais de fitoplâncton em ambientes costeiros temperados ainda se encontra numa fase verdadeiramente incipiente.

A Ria Formosa é um sistema de ilhas barreira, separadas entre si por várias barras, que protege uma laguna costeira mesotidal do Oceano Atlântico (Pilkey *et al.*, 1989). O sistema lagunar apresenta uma profundidade reduzida, uma coluna de água misturada (ver Newton & Mudge, 2003) e é responsável por cerca de 90% da produção anual de bivalves em Portugal (Chícharo & Chícharo, 2001). Apesar da potencial importância do fitoplâncton para o ecossistema em geral e, para a sustentabilidade das fases larvar e adulta desta produção em particular, o conhecimento da dinâmica fitoplanctónica neste sistema é relativamente reduzido e fragmentário. A maioria dos estudos da composição da comunidade fitoplanctónica, em consequência da técnica utilizada (microscopia de inversão), incluiu apenas as diatomáceas e parte da assembleia de dinoflagelados, alguns dos quais heterotróficos obrigatórios (Assis *et al.*, 1984; Marques, 1988; Broeckel, 1990; Loureiro *et al.*, 2005). Assim, com excepção do estudo pontual de Edwards *et al.* (2005), não existe informação quantitativa relativa aos componentes picoplanctónico e nanofitoplanctónico neste sistema. A variabilidade espacial e temporal da biomassa (Benoliel, 1989; Barbosa, 1991; Thiele-Gliesche, 1992), produção fitoplanctónica (Marques, 1988; Falcão *et al.*, 1991) e predação do fitoplâncton por microzooplâncton (Thiele-Gliesche, 1992) na Ria Formosa, avaliada apenas a nível da comunidade, não permite a análise da dinâmica de grupos específicos de fitoplâncton no sistema. Mesmo a nível da comunidade global, a informação disponível não permite avaliar a importância relativa da diminuição do crescimento *versus* aumento da mortalidade no decréscimo da biomassa fitoplanctónica observada no Verão (Falcão *et al.*, 1991).

Face à reduzida importância de cursos de água doce, a origem da água na Ria Formosa é essencialmente a zona costeira adjacente. Assim, o conhecimento da dinâmica fitoplanctónica na plataforma continental algarvia parece importante para compreender a dinâmica no interior do sistema lagunar. Porém, o conhecimento da biomassa, produção e composição da comunidade fitoplanctónica na zona costeira adjacente à Ria Formosa e restante plataforma continental algarvia é notoriamente reduzido. Os estudos da distribuição da clorofila *a* à superfície com base em imagens de satélite, efectuados por Sousa & Bricaud (1992) e Pelíz & Fiúza (1999), permitem a análise da variabilidade temporal em diferentes escalas, em particular no período de menor cobertura nebulosa, mas apenas a nível da comunidade total e de mesoescala. As campanhas oceanográficas dirigidas ao estudo do fitoplâncton na margem continental algarvia foram geralmente efectuadas apenas uma vez por estação do ano (Pisarra *et al.*, 1993; Cavaco *et al.*, 1995; Palma, 1996; Moita, 2001). De facto, as principais fontes de informação da dinâmica da comunidade de fitoplâncton na zona costeira algarvia são estudos baseados na amostragem mensal (Assis *et al.*, 1984; Marques, 1988; Falcão *et al.*, 1991) ou semanal (Broeckel, 1990a) de barras da Ria Formosa, em situação de enchente. Os estudos da composição da comunidade fitoplanctónica na costa algarvia anteriormente referidos, tal como os estudos da

restante margem continental portuguesa (Mendes, 1997, 1999), incluíram apenas a quantificação de microfítoplâncton e cocolitoforídeos.

Neste contexto, o presente capítulo pretende analisar a dinâmica sazonal da comunidade fitoplanctónica na Ria Formosa com ênfase nos processos de crescimento de grupos específicos de fitoplâncton e predação pelo protistoplâncton fagotrófico. Assim, os objectivos específicos deste capítulo são:

- (1) Avaliar a variabilidade tidal e sazonal da abundância, biomassa e composição da comunidade fitoplanctónica, a nível de classes dimensionais e grupos taxonómicos, no interior do sector oeste da Ria Formosa e numa região exterior, na interface com a zona costeira adjacente;
- (2) Estimar os fluxos de biomassa fitoplanctónica entre a zona costeira adjacente e a sub-bacia oeste da Ria Formosa;
- (3) Analisar a variabilidade sazonal das taxas de crescimento *in situ* de grupos específicos de fitoplâncton no interior da Ria Formosa e a sua contribuição relativa para a produção fitoplanctónica;
- (4) Analisar a variabilidade sazonal das taxas e impacto da predação exercida pelo microzooplâncton, dominado por protistas fagotróficos, sobre grupos específicos de fitoplâncton no interior da Ria Formosa;
- (5) Avaliar a importância relativa dos diferenciais de crescimento *versus* processos de remoção na dinâmica sazonal de grupos específicos de fitoplâncton no interior da Ria Formosa;
- (6) Identificar e discutir o impacto de variáveis reguladoras da dinâmica sazonal dos principais grupos de fitoplâncton no sector oeste da Ria Formosa e na zona costeira adjacente.

2. Material e métodos

O estudo da dinâmica sazonal da comunidade fitoplanctónica no sector oeste da Ria Formosa decorreu entre Março 1991 e Janeiro 1993 e baseou-se em duas estratégias distintas: (A) estudo de campo com amostragem regular de duas estações (Estação Barra e Estação Laguna) para avaliar a variabilidade tidal e sazonal da composição, abundância e biomassa do fitoplâncton; (B) estudo experimental, efectuado na estação interior do sistema, para avaliar a variabilidade sazonal das taxas de crescimento de grupos específicos de fitoplâncton e a sua predação pelo microzooplâncton inferior a 100 μm , grupo dominado por protistas fagotróficos (ver Thiele-Gliesche, 1992). A abordagem metodológica utilizada foi apresentada e analisada de forma crítica no Capítulo II.

3. Resultados

3.1 Programa de amostragem regular

3.1.1 Caracterização geral do ambiente

3.1.1.1 Ambiente físico

Os valores médios da temperatura e salinidade da água na Estação Laguna, localizada no interior da sub-bacia oeste da Ria Formosa, no período compreendido entre Março de 1991 e Janeiro de 1993, foram $19,5 \pm 0,3$ °C e $36,20 \pm 0,15$, respectivamente (Fig. 3.1 A). Os valores medianos da temperatura e salinidade em ciclos de maré com amplitude superior ou igual ou inferior a 2 m, ou nas quatro fases do ciclo semi-diurno de maré amostradas (baixa-mar, enchente, preia-mar e vazante) não foram significativamente distintos entre si ($p > 0,05$). Porém, a amplitude térmica diária por vezes atingiu valores elevados (0,1 e 4,5 °C). A nível sazonal, a temperatura apresentou uma amplitude de variação elevada, entre 9,8 e 30,0 °C, com valores máximos no período de Verão e mínimos no Inverno. A salinidade na Estação Laguna oscilou entre 15,10 e 38,96 e apresentou valores nitidamente inferiores em períodos de forte pluviosidade e valores superiores no Verão (Fig. 3.1 A). A temperatura e a salinidade correlacionaram-se de forma positiva e significativa nesta estação ($p < 0,00001$).

Os valores médios da temperatura e salinidade da água na Estação Barra, localizada numa das principais barras da Ria Formosa (Barra de Faro-Olhão), no período compreendido entre Março de 1991 e Janeiro de 1993, foram $17,0 \pm 0,3$ °C e $35,97 \pm 0,05$ respectivamente (Fig. 3.1 B). Estes valores não foram significativamente distintos dos valores médios calculados com base nas situações de preia-mar e enchente ($17,0 \pm 0,4$ °C e $35,99 \pm 0,06$), que reflectem maior influência oceânica. Os valores medianos da temperatura e salinidade nas quatro fases do ciclo semi-diurno de maré amostradas, baixa-mar, enchente, preia-mar e vazante, não foram significativamente distintos entre si ($p > 0,05$). Porém, no período de Primavera-Verão os valores de temperatura e salinidade foram superiores em situação de máxima influência lagunar, em baixa-mar enquanto no período de Outono-Inverno os valores foram superiores em situação de máxima influência oceânica, em preia-mar. A nível sazonal, a temperatura da água na Estação Barra apresentou uma menor amplitude de variação, entre 12,8 e 23,1 °C, com valores máximos no Verão e mínimos no Inverno. A salinidade na Estação Barra apresentou igualmente uma menor amplitude de variação (33,83-36,60; ver Fig. 3.1 B) e não se correlacionou significativamente com a temperatura ($p > 0,05$).

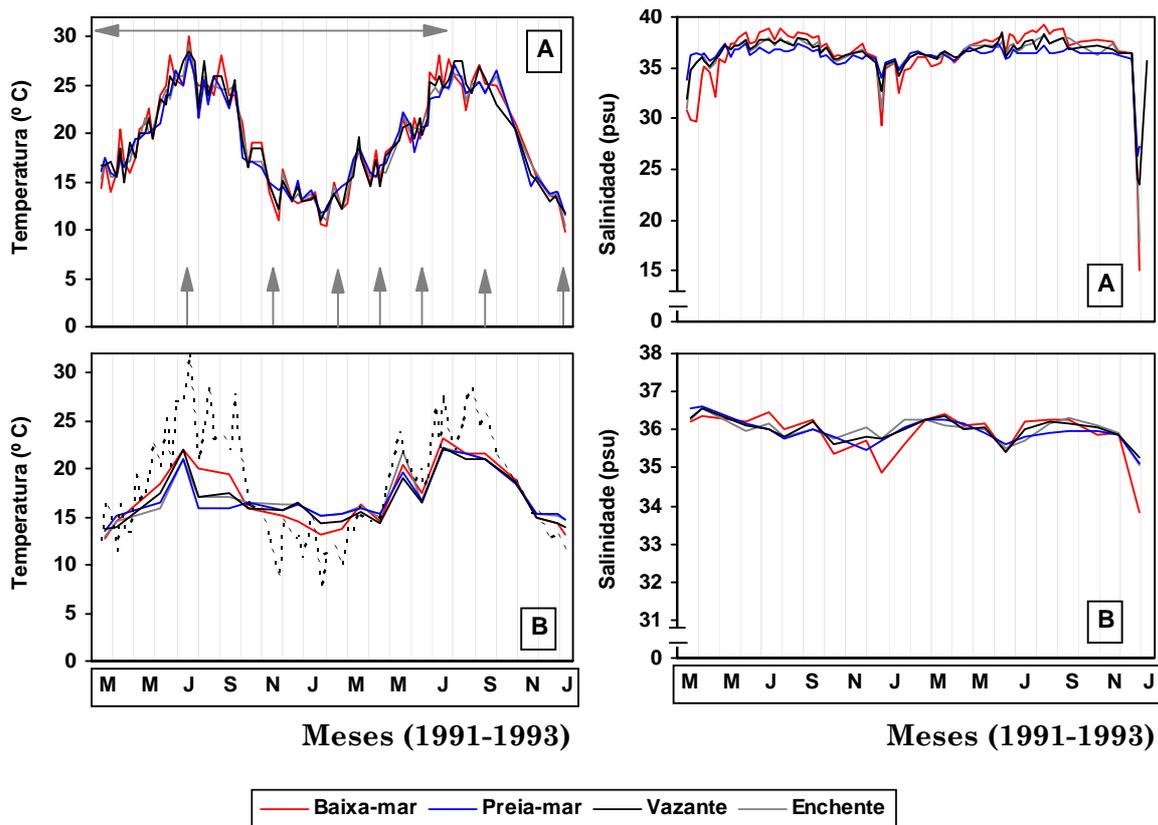


Figura 3.1 - Variação da temperatura (coluna esquerda) e salinidade (coluna direita) em amostras sub-superficiais de água numa região interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março de 1991 a Janeiro de 1993, em diferentes situações de maré. A linha negra descontínua representa a variação da temperatura média diária do ar (Estação Meteorológica do Aeroporto de Faro). A seta horizontal indica o período utilizado para a análise sazonal da comunidade fitoplanctónica e as setas verticais indicam a localização das experiências de crescimento e predação efectuadas na Estação Laguna.

Os valores medianos da temperatura e salinidade nas Estações Laguna e Barra não foram significativamente diferentes entre si ($p > 0,05$). Porém, no período de Primavera-Verão a temperatura da água na Estação Barra foi inferior à temperatura registada na Estação Laguna enquanto no período de Outono-Inverno verificou-se a situação oposta.

A distribuição vertical da densidade da água, analisada pontualmente nas Estações Laguna e Barra, indicou a ausência de estratificação da coluna de água na generalidade dos casos. A situação de máxima estratificação ($\Delta\sigma_t = 0,17 \text{ m}^{-1}$) foi observada no dia 18 de Maio 1992 na Estação Barra mas restringiu-se à situação de preia-mar. Assim, considerou-se que a camada de mistura se estendeu até ao fundo nas duas estações amostradas.

3.1.1.2 Ambiente luminoso

A intensidade da radiação PAR no nível superficial da coluna de água (I_0) no período de Março 1991 a Janeiro 1993 apresentou uma variação sazonal notória com valores mínimos no Inverno ($213 \mu\text{E PAR.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, Janeiro 1991) e máximos no final da Primavera ($1024 \mu\text{E PAR.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, Maio 1991) e um valor médio de $692 \pm 22 \mu\text{E PAR.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. A radiação incidente à superfície foi atenuada de forma distinta nas duas estações. Na Estação Laguna, a profundidade de desaparecimento do disco de Secchi (Z_S) no período de Março 1991 a Janeiro 1993 apresentou um valor médio de $1,34 \pm 0,03$ m e fluctuou entre 0,7 e 2,0 m, sem uma variação sazonal significativa ($p > 0,05$). Na Estação Barra, Z_S apresentou um valor médio de $3,41 \pm 0,49$ m e fluctuou entre 1,5 e 8,0 m, igualmente sem uma variação sazonal significativa ($p > 0,05$). Estas diferenças reflectiram-se nos valores do coeficiente de extinção (K_e) que apresentou valores médios de $1,04 \pm 0,02 \text{ m}^{-1}$ e $0,60 \pm 0,02 \text{ m}^{-1}$ e amplitudes de variação entre $-1,7$ e $-0,90 \text{ m}^{-1}$ e entre $-0,72$ e $-0,50 \text{ m}^{-1}$ nas Estações Laguna e Barra, respectivamente. Quando comparados os valores medianos nas duas estações, a Estação Laguna apresentou um valor de Z_S significativamente inferior e um valor de K_e significativamente superior aos registados na Estação Barra ($p < 0,00001$).

A intensidade média da radiação PAR na camada de mistura, I_m , na Estação Laguna, que integrou a radiação incidente à superfície, a sua velocidade de atenuação na coluna de água e a profundidade da camada de mistura, apresentou um valor médio de $254 \pm 9 \mu\text{E PAR.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e variou entre 61 e $363 \mu\text{E PAR.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Fig. 3.2). Os valores obtidos na estação Laguna em ciclos de maré com amplitude igual ou inferior ou superior a 2 m não foram significativamente diferentes entre si ($p > 0,05$). Na Estação Barra, I_m variou entre 50 e $101 \mu\text{E PAR.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e apresentou um valor médio de $76 \pm 5 \mu\text{E PAR.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Fig. 3.2). Em ambas as estações os valores de I_m foram significativamente superiores no período de Primavera-Verão ($p < 0,00001$).

Apesar da Estação Laguna apresentar um valor de K_e significativamente superior à Estação Barra ($1,04$ versus $0,60 \text{ m}^{-1}$), isto é, uma turbidez superior, I_m foi significativamente superior na Estação Laguna. De facto, devido à profundidade reduzida (ca. 2,5 m), a profundidade da zona eufótica (Z_e) foi sistematicamente superior à profundidade da camada de mistura (Z_m) nesta estação. Pelo contrário, na Estação Barra, a profundidade da camada eufótica foi sistematicamente inferior à profundidade da camada de mistura (16 m) e o quociente Z_e/Z_m variou entre 0,3 e 0,6 e apresentou um valor médio de $0,49 \pm 0,01$.

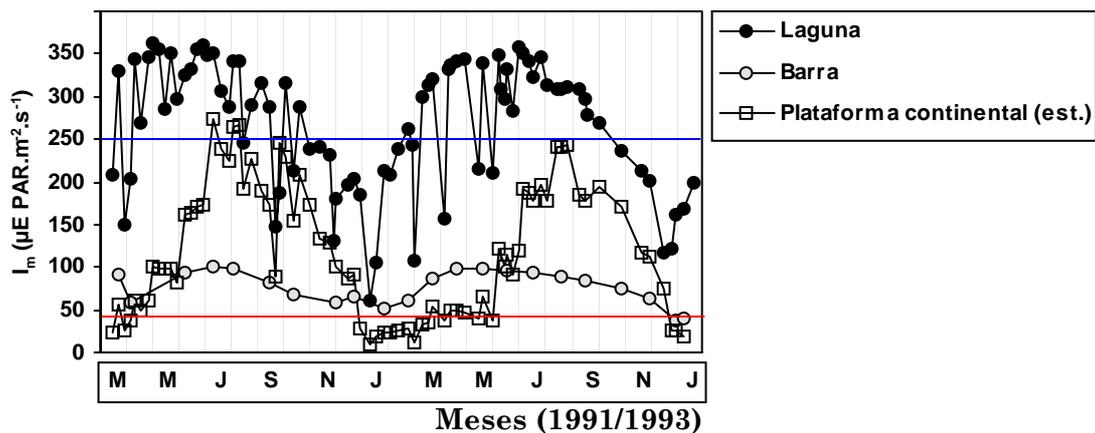


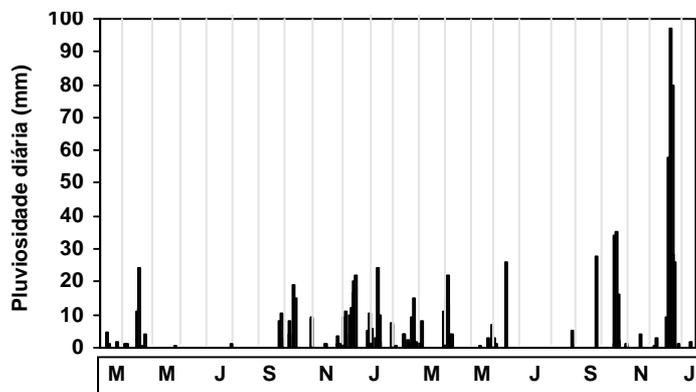
Figura 3.2 - Variação da intensidade média da radiação PAR na camada de mistura (I_m) numa região interior da Ria Formosa (Estação Laguna), numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra) e valores estimados para a plataforma continental algarvia no período de Março de 1991 a Janeiro de 1993. A linha vermelha indica o nível crítico de Riley e a linha azul indica a intensidade de saturação (ver texto).

Contudo, a massa de água amostrada na Estação Barra, encontra-se numa situação transitória a nível do ambiente luminoso entre o ambiente lagunar, que apresenta uma profundidade de mistura reduzida e fixa e um coeficiente de extinção relativamente elevado, e a zona costeira adjacente que apresenta um coeficiente de extinção inferior e uma espessura da camada de mistura sazonalmente variável. A intensidade média da radiação PAR na camada de mistura na plataforma adjacente, estimada com base nos valores de I_0 obtidos neste estudo e em valores médios de Z_m e K_e disponíveis para esta zona, apresentou um valor médio de $117 \pm 9 \mu\text{E PAR.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e uma amplitude de variação entre 9 e $274 \mu\text{E PAR.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. De facto, foi claramente superior aos valores de I_m da Estação Barra no período de Primavera-Verão e inferior no Outono-Inverno (ver Fig. 3.2). Este padrão deveu-se, em parte, ao facto da camada de mistura na plataforma continental no Outono-Inverno ($Z_m = 30\text{-}70 \text{ m}$; ver Afonso-Dias, 1996a) exceder a profundidade da Estação Barra e do valor de K_e na plataforma ser notoriamente inferior no período de Verão (ca. $0,2 \text{ m}^{-1}$, ver Benoliel, 1984, 1985, 1989).

3.1.1.3 Ambiente climatológico / nutricional

O ambiente nutricional no interior da Ria Formosa foi estimado indirectamente através da utilização de variáveis climatológicas. De um modo geral, a precipitação diária na Estação Meteorológica do Aeroporto de Faro no período de Março 1991 a Janeiro 1993 variou entre 0 e 40 mm e concentrou-se nos meses de Abril, Setembro-Outubro e Dezembro-Fevereiro (Fig. 3.3). Porém, o ano de 1991 foi mais seco, com uma precipitação mensal média (26 mm.mês^{-1}) inferior à normal climatológica correspondente a 1964-1980 para esta estação meteorológica (43 mm.mês^{-1} ; Instituto Nacional de Meteorologia e Geofísica, 1991b) enquanto em 1992 a precipitação mensal média (59

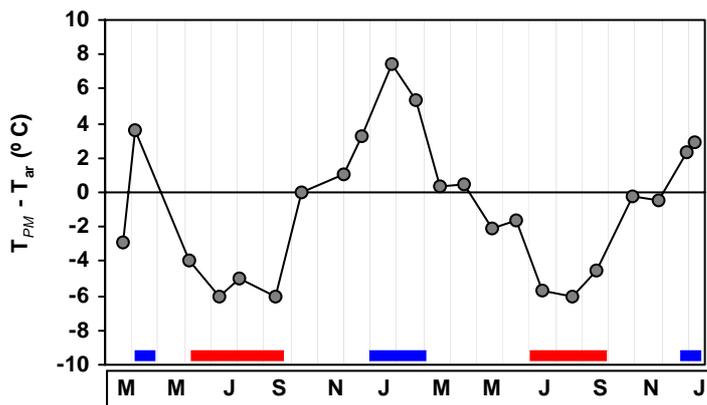
mm.mês⁻¹) foi claramente superior a este valor. Esta diferença deveu-se essencialmente ao forte evento de pluviosidade registado entre 21 e 22 Dezembro 1992, com valores diários entre 80 e 97 mm (ver Fig.3.3). No geral, considerou-se que os períodos de maior pluviosidade coincidiram com uma importação potencial de macronutrientes inorgânicos do continente para o interior da Ria Formosa.



Meses (1991-1993)

Figura 3.3 - Variação da precipitação diária na zona ocidental da Ria Formosa (Estação Meteorológica do Aeroporto de Faro) no período de Março de 1991 a Janeiro de 1993.

A diferença entre a temperatura da água na Estação Barra em situação de máxima influência oceânica (preia-mar, T_{PM}) e a temperatura média do ar (T_{ar}), utilizada como indicador grosseiro do período de provável mistura convectiva, variou entre ca. -6°C e $+8^{\circ}\text{C}$, registados no período de Verão (Julho - Setembro 1991 e 1992) e em Janeiro 1992 (Fig. 3.4). A variabilidade observada denotou a provável ocorrência de estratificação



Meses (1991-1993)

Figura 3.4 - Variação da diferença entre a temperatura da água na Estação Barra em situação de máxima influência oceânica (T_{PM}) e a temperatura média diária do ar na Estação Meteorológica do Aeroporto de Faro (T_{ar}) no período de Março de 1991 a Janeiro de 1993. As barras horizontais azuis indicam a ocorrência provável de mistura convectiva e as barras horizontais vermelhas indicam a ocorrência provável de estratificação térmica com formação de termoclina sazonal.

térmica com formação da termoclina sazonal ($T_{PM} \ll T_{ar}$) no período de Junho a Setembro e de mistura convectiva ($T_{PM} \gg T_{ar}$) no período de Dezembro a Fevereiro. No geral, considerou-se que no último período ocorreu maior concentração de macronutrientes inorgânicos nas camadas superficiais do oceano costeiro.

No período compreendido entre Março de 1991 e Janeiro de 1993 a velocidade média diária do vento na Estação Meteorológica do Aeroporto de Faro apresentou um valor médio de $3,6 \pm 0,1 \text{ m.s}^{-1}$ e variou entre $0,4$ e $9,5 \text{ m.s}^{-1}$ com valores superiores nos períodos de Primavera e Inverno (Fig. 3.5). Os ventos do quadrante oeste, favoráveis ao afloramento costeiro (*upwelling*) na costa Algarvia, dominaram durante a maior parte do ano e apresentaram uma frequência particularmente elevada nos meses de Março, Junho e Julho de 1991 e Março, Abril, Junho, Agosto e Outubro 1992. Pelo contrário, os ventos do quadrante este, favoráveis à convergência ou subsidência costeira (*downwelling*) dominaram claramente nos meses de Maio, Novembro e Dezembro 1991 e Janeiro, Fevereiro e Dezembro 1992. A distribuição diária da direcção do vento em alguns dos meses referidos, a nível percentual (ver Fig. 3.6), foi claramente distinta das “normais climatológicas” referentes à Estação Meteorológica do Aeroporto de Faro para o período 1970-1980 (Instituto Nacional de Meteorologia e Geofísica, 1991b). No geral, no período de Março 1991 a Janeiro 1993, os ventos favoráveis ao afloramento foram mais intensos e constantes durante a Primavera.

No período de Março 1991 a Janeiro 1993, o valor médio diário do transporte de Ekman perpendicular à linha de costa (Q_y) variou entre -3598 e $+1863 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}.\text{km}^{-1}$ e indicou a provável existência de ciclos de intensificação e relaxamento do afloramento, de intensidade variável, intercalados com eventos de convergência costeira (ver Fig. 3.7). A maior parte dos ciclos de afloramento-relaxamento sugeridos pela variabilidade de Q_y foram identificados como eventos de afloramento por Relvas (1999), com um desfasamento de três a quatro dias (ver Fig. 3.7). Porém, em Julho 1991, dois períodos de 4 dias consecutivos de vento favorável e velocidade média diária entre $3,3$ - $5,9$ e $3,6$ - $4,7 \text{ m.s}^{-1}$ não foram identificados por Relvas (1999) como eventos de afloramento. O transporte de Ekman em direcção ao largo ($Q_y < 0$), indicador da ocorrência de afloramento costeiro, foi particularmente intenso ($E < -1000 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}.\text{km}^{-1}$, ver Mendes, 1997) em Março 1991 e Março-Abril 1992. Apesar de menos intensos, os eventos de afloramento observados entre Maio e Junho de 1991 e 1992 foram particularmente prolongados. Os restantes episódios de afloramento, distribuídos especialmente no período de Primavera-Verão, foram mais breves e moderados ou fracos. Nos meses de Maio e Dezembro de 1991 e 1992, e Janeiro e Fevereiro de 1992, os valores de $Q_y (> 1000 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}.\text{km}^{-1})$ indicaram transporte intenso em direcção à costa, indicador da ocorrência de convergência costeira (ver Fig. 3.7).

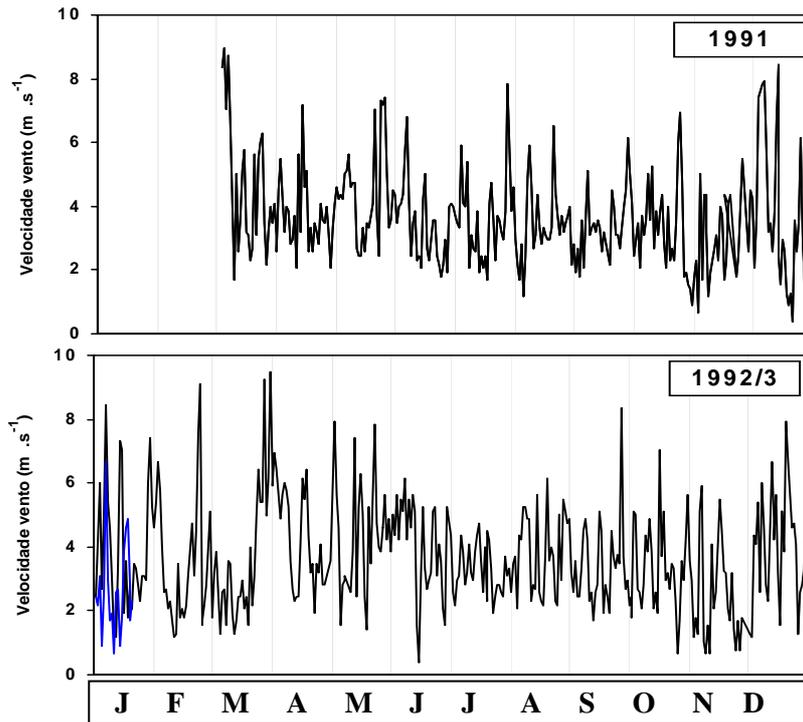


Figura 3.5 - Variação da velocidade média diária do vento ($m \cdot s^{-1}$) na Estação Meteorológica do Aeroporto de Faro no período de Março 1991 a Janeiro 1993 (Janeiro 1993 a azul).

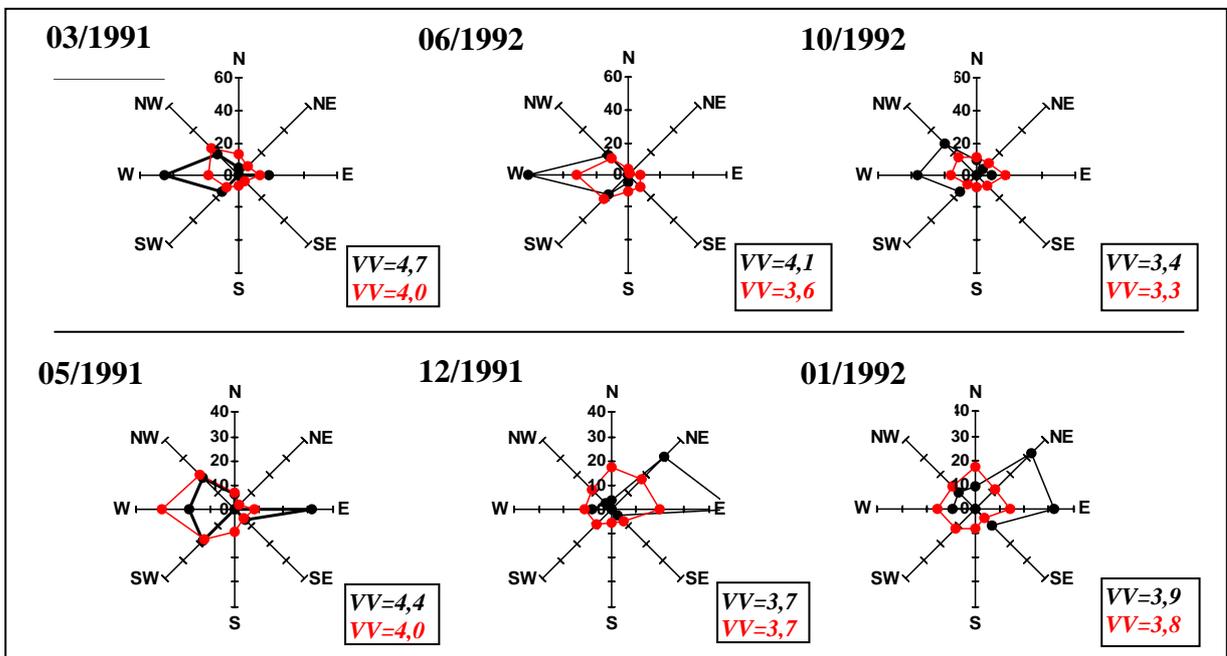


Figura 3.6 - Distribuição diária da direcção do vento por octantes (% de ocorrências) e velocidade média mensal do vento (VV, em $m \cdot s^{-1}$) medidas na Estação Meteorológica do Aeroporto de Faro em meses dominados por ventos do quadrante oeste (painel superior) e do quadrante este (painel inferior). Os valores representados a negro correspondem aos valores observados neste estudo e os valores a vermelho representam as normais climatológicas referentes ao período 1970-1980 (Instituto Nacional de Meteorologia e Geofísica, 1991b).

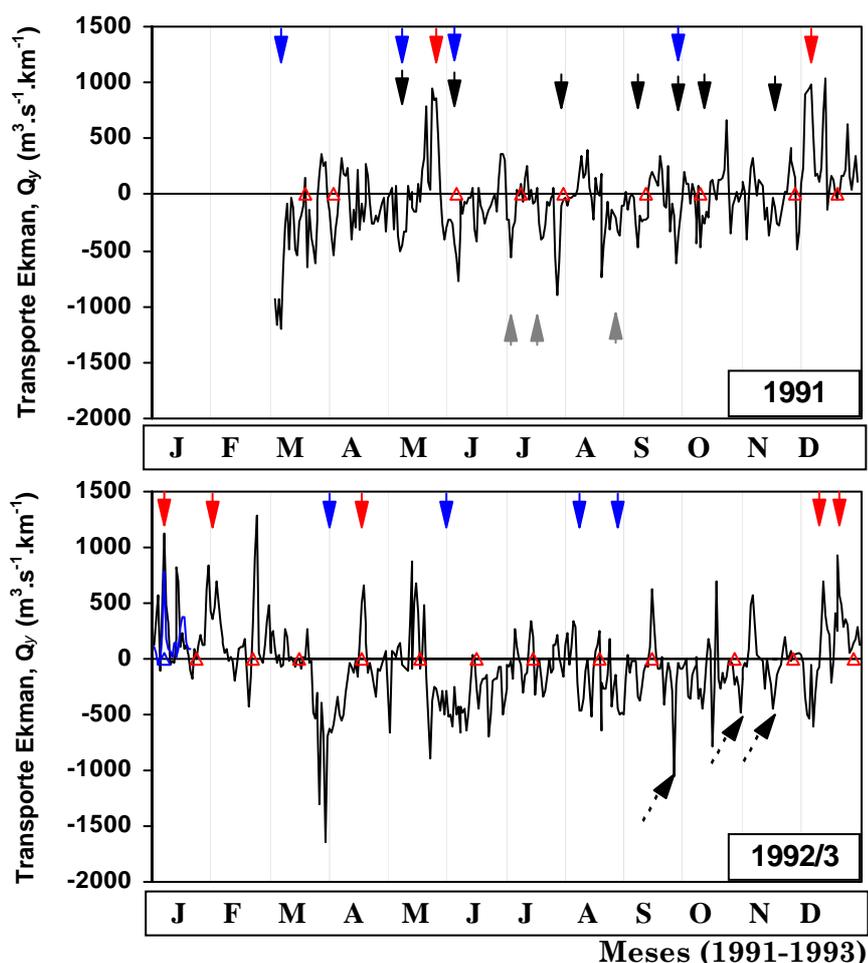


Figura 3.7 - Variação do transporte de Ekman médio diário (Q_y , $m^3.s^{-1}.km^{-1}$) na costa Algarvia calculado com base na intensidade e direcção do vento medidos na Estação Meteorológica do Aeroporto de Faro para os anos de 1991, 1992 e Janeiro 1993 (a azul). Valores de $Q_y < 0$ representam transportes de Ekman para o largo, indicadores de afloramento costeiro, e valores de $Q_y > 0$ representam transportes para a costa, indicadores de convergência costeira. Legenda - Δ , Δ : datas de amostragem da Estação Barra nos anos de 1991, 1992 (Δ) e 1993 (Δ); \square : eventos de afloramento no ano de 1991 identificados por Relvas (1999) com base na análise de imagens de satélite; \rightarrow : eventos não detectados por Relvas (1999); \square : eventos significativos de vento favorável a afloramento costeiro (*steady-state*) de acordo com os critérios de Mason *et al.* (2005); \square : eventos significativos de vento favorável a convergência costeira (*steady-state*) de acordo com os critérios de Mason *et al.* (2005); \blacktriangleright : eventos prováveis de afloramento (ver texto).

No ano de 1991, todos os eventos de afloramento referidos por Relvas (1999) na Primavera (2) foram previstos pelos critérios de Mason *et al.* (2005). Porém, alguns eventos de afloramento referidos por Relvas (1999) no Verão (2/3) e Outono (2/2) não foram previstos pelos critérios de Mason *et al.* (2005). Alguns destes eventos corresponderam a períodos de 4 a 7 dias consecutivos onde a direcção do vento foi adequada mas a velocidade média diária do vento atingiu níveis inferiores a $4 m.s^{-1}$

(Julho 1991: 3,8-7,8 m.s⁻¹, 4 d; Setembro 1991: 3,1-5,1 m.s⁻¹, 7 d; Outubro 1991: 2,7-5,3 m.s⁻¹, 5 d). De facto, a análise das imagens de satélite disponíveis para a região e período de estudo indicou uma distribuição da temperatura superficial da água característica da situação de afloramento costeiro, com aumento da temperatura em direcção ao largo, no final de Julho 1991 (ver Fig. 5.10 de Relvas, 1999) e em Setembro 1991. A imagem de 14 de Setembro 1991, obtida um dia após a amostragem da Estação Barra, evidenciou uma nítida situação de afloramento costeiro em toda a plataforma algarvia, com alguns filamentos a atingir a isobatimétrica dos 2000 m (Fig. 3.8). Assim, a aplicação dos critérios de Mason *et al.* (2005) sub-estimou a ocorrência dos eventos de afloramento na costa sul.

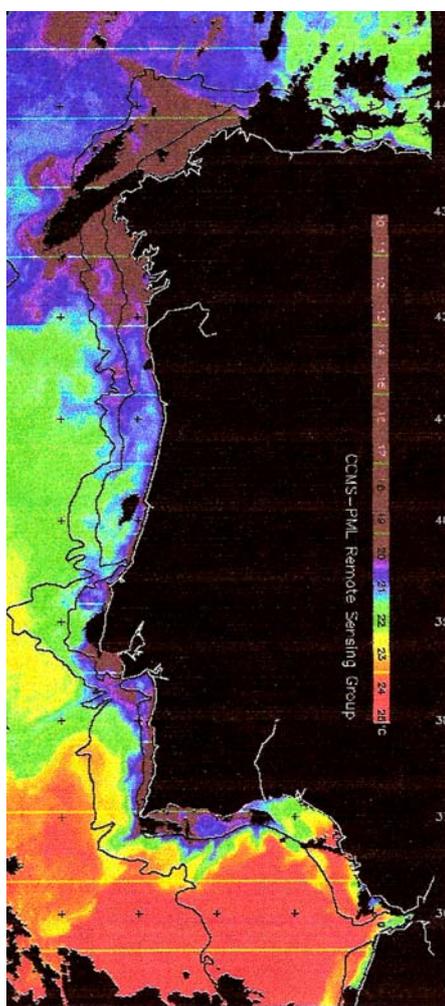


Figura 3.8 - Distribuição da temperatura superficial da água na Península Ibérica obtida por radiometria avançada de alta resolução (AVHRR), em 14 Setembro 1991 (03:32 TU). Imagens processadas, editadas e amavelmente cedidas pelo *Remote Sensing Data Analysis Service, Plymouth Marine Laboratory, U.K.* As linhas a negro representam as isobatimétricas dos 200 m e 2000 m. As áreas a negro representam áreas com elevada nebulosidade. O gradiente de cor violeta-vermelho representa o gradiente entre temperaturas mínimas e máximas, respectivamente.

A comparação entre os dois anos analisados indicou que na Primavera, os episódios de afloramento foram mais intensos e prolongados em 1992 (Fig. 3.7). De facto, a utilização dos critérios de Mason *et al.* (2005) indicou a ocorrência de 11 e 38 dias de afloramento na Primavera de 1991 e 1992, respectivamente. No Verão a utilização dos critérios de Mason *et al.* (2005), estratégia conservativa, previu a ocorrência de 5 e 8 dias de afloramento em 1991 e 1992, respectivamente. Porém, o ano de 1991 parece ter exibido ciclos de afloramento-relaxamento mais persistentes e mais prolongados, particularmente entre Julho e Setembro. Esta variabilidade inter-anual reflectiu-se de forma clara na temperatura da água na Estação Barra, em situação de preia-mar, que no período de Agosto-Setembro variou entre 15,8-16,0°C e 21-21,5°C em 1991 e 1992, respectivamente. As temperaturas registadas em 1991 foram claramente inferiores às temperaturas médias mensais de uma estação de referência da NODC (*National Oceanographic Data Center*), situada ao largo da costa algarvia, em Agosto e Setembro (22,5-22,8°C; Relvas, 1999). Atendendo ao regime de vento que gerou os eventos de afloramento identificados por Relvas (1999) e não previstos com base em Mason *et al.* (2005), os ciclos assinalados com uma seta negra descontínua na Fig. 3.7 podem ter correspondido a eventos de afloramento costeiro (Setembro 1992: 3,3-8,3 m.s⁻¹, 7 d; Outubro 1992: 3,8-4,9 m.s⁻¹, 4 d; Novembro 1992: 3,2-5,5 m.s⁻¹, 4 d).

As relações entre a temperatura e salinidade médias em situação de preia-mar e enchente na Estação Barra, possíveis indicadores de afloramento costeiro, e o transporte de Ekman médio nos quatro dias que antecederam as colheitas ($Q_{v,4}$) não foram significativas ($p>0,05$). Contudo, quando considerados apenas os períodos de Março a Setembro 1991 e 1992, a relação entre $Q_{v,4}$ e a temperatura foi positiva e significativa ($p<0,05$).

Com base na análise conjunta dos indicadores da importação de nutrientes para o interior da Ria Formosa e para as camadas superficiais da zona costeira adjacente considerou-se que a ocorrência de concentrações elevadas de macronutrientes inorgânicos foi relativamente mais provável: (a) entre Outubro e Abril, período com pluviosidade mais intensa, na Estação Laguna (ver Fig. 3.3); e (b) entre Dezembro e Fevereiro, período provável de mistura convectiva (ver Fig. 3.4), e nos períodos associados a eventos de afloramento costeiro, em particular a eventos fortes e/ou prolongados (ver Fig. 3.7), na zona costeira adjacente à Ria Formosa. Esta análise está de acordo com os resultados obtidos por Cortez (1992) nas Estações Laguna e Barra (ver Tab. III.1) e com os resultados obtidos por Cravo (1996) numa estação localizada na plataforma algarvia, a cerca de 26 km a oeste da Estação Barra, entre Abril 1991 e Maio 1992 (ver Anexo D).

Na plataforma continental, destacou-se a ocorrência de concentrações máximas de nitratos e silicatos no período de Dezembro 1991-Janeiro 1992, provavelmente associadas à mistura convectiva da coluna de água e à elevação da pluviosidade. Nos

períodos de Abril de 1992 e Setembro 1991, associados a eventos de afloramento na costa algarvia (ver Figs. 3.7 e 3.8), observaram-se máximos relativos de fosfatos, nitratos e silicatos com concentrações cerca de 3-4 x e 2-3 x superiores aos valores médios, respectivamente (ver Anexo I; Cravo, 1996).

Tabela III.1 - Concentração de macronutrientes inorgânicos (μM) em Fevereiro 1991, Maio 1991 e Outubro 1991 nas estações amostradas no presente estudo (extraído de Cortez, 1992). Legenda - ENCH: enchente; PM: preia-mar; VAZ: vazante; nd: valor não detectável.

Estação/Data	Fase maré	Si-SiO ₂	N-NO ₃	N-NH ₄	P-PO ₄
Estação Barra					
18 Fevereiro	ENCH-PM	22,0	9,3	1,0	3,8
14 Maio	PM	13,7	0,4	0,6	0,7
18 Outubro	VAZ	39,6	2,0	2,6	0,6
Estação Laguna					
18 Fevereiro	ENCH	44,4	3,2	3,1	1,8
14 Maio	VAZ	14,6	nd	0,7	1,0
18 Outubro	VAZ	144,0	2,5	2,8	0,6

3.1.1.4 *Protistoplâncton fagotrófico*

No período compreendido entre Março de 1991 e Março de 1992, as abundâncias médias de nanoflagelados applastídicos e ciliados, potenciais predadores do fitoplâncton, na Estação Laguna foram $2,9 \times 10^6 \pm 0,1 \times 10^6$ células.L⁻¹ e $39,1 \times 10^3 \pm 1,8 \times 10^3$ células.L⁻¹, respectivamente (ver Capítulo V). A nível sazonal, a abundância de nanoflagelados applastídicos na Estação Laguna variou entre $0,8 \times 10^6$ e $9,1 \times 10^6$ células.L⁻¹ e apresentou valores máximos e uma elevada variabilidade temporal na Primavera, em particular entre Maio e Junho, e valores mínimos no Verão (Fig. 3.9 A). A abundância de ciliados apresentou uma amplitude de variação relativamente superior, entre $7,2 \times 10^3$ e $138,3 \times 10^3$ células.L⁻¹, com valores máximos mas extremamente variáveis no final da Primavera e valores mínimos no Inverno (Fig. 3.9 A).

No mesmo período, a Estação Barra apresentou abundâncias medianas de nanoflagelados applastídicos e ciliados significativamente inferiores à Estação Laguna ($p < 0,0000001$) e abundâncias médias de $1,7 \times 10^6 \pm 0,1 \times 10^6$ células.L⁻¹ e $12,4 \times 10^3 \pm 1,1 \times 10^3$ células.L⁻¹, respectivamente (ver Capítulo V). Os padrões de variação sazonal foram claramente distintos em diferentes fases de maré. Em situação de vazante, que integrou a análise das amostras obtidas em baixa-mar e meia-vazante, a abundância

de nanoflagelados applastídicos apresentou uma amplitude de variação relativamente reduzida ($0,6-3,0 \times 10^6$ células.L⁻¹) e valores máximos no final da Primavera. A abundância de ciliados ($3,7-26,9 \times 10^3$ células.L⁻¹) atingiu valores máximos no início de Verão e valores mínimos no Inverno (Fig. 3.9 B). Em situação de enchente, que integrou a análise das amostras obtidas em preia-mar e meia-enchente, a abundância de nanoflagelados applastídicos apresentou uma amplitude de variação relativamente superior ($0,5-4,4 \times 10^6$ células.L⁻¹), com valores máximos em Julho e Setembro. A abundância de ciliados variou entre $1,5 \times 10^3$ e $27,9 \times 10^3$ células.L⁻¹ e atingiu valores máximos na Primavera e em Outubro (Fig. 3.9 B).

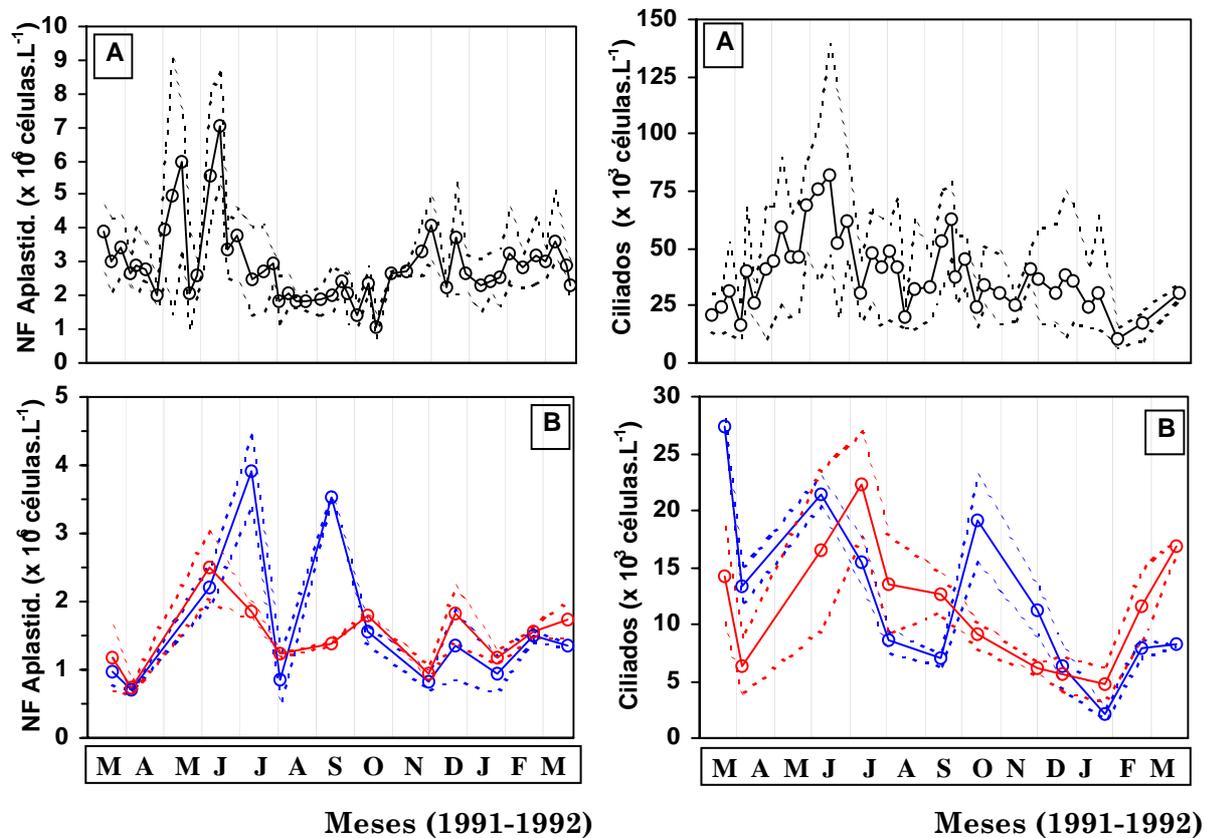


Figura 3.9 - Variação da concentração de nanoflagelados applastídicos (NF Aplast., $\times 10^6$ células.L⁻¹, coluna esquerda) e ciliados ($\times 10^3$ células.L⁻¹, coluna direita) numa região interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março de 1991 a Março de 1992. Estação Laguna: valores médios (n=4) e gama de variação ao longo de ciclos semi-diurnos de maré (O; ----); Estação Barra: valores médios (n=2) e gama de variação ao longo das fases de enchente (O; -- --) e vazante (O; ----).

3.1.2 Abundância, biomassa e composição da comunidade fitoplanctônica

3.1.2.1 Variabilidade espacial

3.1.2.1.1 Estrutura geral da comunidade

No período compreendido entre Março de 1991 e Março de 1992, a Estação Laguna apresentou valores médios anuais de abundância e biomassa de fitoplâncton de $50,8 \times 10^6 \pm 4,0 \times 10^6$ células.L⁻¹ e $134,1 \pm 1,2$ µgC.L⁻¹, respectivamente. A concentração de clorofila *a* (Chl *a*), indicador da biomassa fitoplanctônica, apresentou um valor médio anual de $3,23 \pm 0,29$ µg.L⁻¹. A Estação Barra apresentou valores médios anuais de abundância, biomassa de fitoplâncton e Chl *a* de $24,7 \times 10^6 \pm 2,2 \times 10^6$ células.L⁻¹, $55,1 \pm 6,0$ µgC.L⁻¹ e $1,25 \pm 0,11$ µgC.L⁻¹, respectivamente (ver Tabs. III.2 e III.3). Os valores medianos da abundância, biomassa de fitoplâncton e concentração de clorofila *a* foram significativamente superiores na Estação Laguna ($p < 0,01$). O volume celular médio do fitoplâncton na Estação Barra foi superior (ca. 2,5x) mas não significativamente distinto do registrado na Estação Laguna ($p > 0,05$; ver Tabs. III.2 e III.3).

A abundância e biomassa de diferentes grupos específicos de fitoplâncton nas Estações Laguna e Barra apresentaram igualmente diferenças acentuadas. Relativamente aos grupos taxonômicos e/ou morfológicos considerados, a abundância e biomassa de picofitoplantontes eucarióticos, flagelados plastídicos, diatomáceas e *Mesodinium rubrum* foram significativamente superiores na Estação Laguna. Pelo contrário, a abundância e biomassa de *Synechococcus* e a abundância de dinoflagelados plastídicos foram significativamente superiores na Estação Barra. Relativamente às classes dimensionais consideradas, a abundância das classes 2-5 µm, 5-20 µm e >20 µm e da biomassa das classes <2 µm e 5-20 µm foram significativamente superiores na Estação Laguna. A abundância da classe <2 µm e a biomassa das classes 2-5 µm e >20 µm não foram significativamente diferentes entre estações (ver Tabs. III.2 e III.3).

A análise da contribuição percentual média anual (Março 1991 - Março 1992) de cada grupo taxonômico e/ou morfológico para a abundância total de fitoplâncton (Fig. 3.10) denotou a importância do picofitoplâncton eucariótico na Estação Laguna (67%) e da cianobactéria *Synechococcus* na Estação Barra (56%). A nível da biomassa, os nanoflagelados plastídicos, com contribuições médias de 48% e 35%, e as diatomáceas, com contribuições médias de 28% e 32% nas Estações Laguna e Barra, respectivamente, representaram os grupos mais importantes (Fig. 3.10). A análise da contribuição percentual média de cada classe dimensional evidenciou a importância do picofitoplâncton que representou 82% da abundância total de fitoplâncton nas duas estações. A nível da biomassa, a classe dimensional 5-20 µm, dominada por criptofíceas, e a classe >20 µm, dominada por diatomáceas, constituíram os grupos

Tabela III.2 - Valores mínimos e máximos (Março 1991-Janeiro 1993, n=247) e valores médios anuais ($\pm 1SE$) e medianos (Março 1991-Março 1992, n=184) da concentração de clorofila *a* (Chl *a*, em $\mu\text{g.L}^{-1}$) e abundância (Ab: ▲: $\times 10^6$ células. L^{-1} ; ▲▲: $\times 10^3$ células. L^{-1}), volume celular médio (MCV, em $\mu\text{m}^3.\text{célula}^{-1}$) e biomassa (Bio, em $\mu\text{gC.L}^{-1}$) da comunidade e de grupos morfológicos e/ou taxonômicos de fitoplâncton no interior do sector oeste da Ria Formosa (**Estação Laguna**). Legenda - nd: inferior ao nível de detecção; asterisco: indica estação com valores medianos significativamente superiores, (*) $p < 0,01$ e (**) $p < 0,0001$; ns: indica variável não significativamente distinta entre estações ($p > 0,05$).

Grupo / Variável		Min-Max	Média $\pm 1SE$	Mediana	<i>p</i>
Comunidade	Chl <i>a</i>	0,18 - 19,22	3,23 \pm 0,29	2,64	**
Comunidade	Ab ▲	4,3 - 375,0	50,8 \pm 4,0	30,3	*
	MCV	4 - 343	27 \pm 2	20	ns
	Bio	15,9 - 1040,0	134,1 \pm 11,2	100,1	**
<i>Synechococcus</i>	Ab ▲	0,04 - 29,70	4,23 \pm 0,41	2,20	
	Bio	0,01 - 7,4	1,1 \pm 0,1	0,6	
Picofitop. eucariótico	Ab▲	1,64 - 369,30	40,84 \pm 3,95	17,97	**
	Bio	0,6 - 143,6	15,9 \pm 1,5	7,0	**
Flagelados Plastídicos	Ab ▲	0,79 - 15,0	4,14 \pm 0,15	3,69	**
	MCV	17 - 103	46 \pm 2	41	ns
	Bio	6,2 - 202,5	46,0 \pm 2,4	39,8	**
Dinoflagelados	Ab ▲▲	0,2 - 527	21,5 \pm 3,8	11,4	
	MCV	215 - 12817	3817 \pm 294	1990	*
	Bio	0,008 - 801,6	16,7 \pm 5,6	2,7	ns
Diatomáceas	Ab ▲	0,002 - 16,69	1,59 \pm 0,19	0,63	**
	MCV	97 - 7348	524 \pm 54	285	ns
	Bio	0,03 - 959,7	50,3 \pm 8,2	16,6	**
<i>Mesodinium rubrum</i>	Ab ▲▲	nd - 73,6	7,6 \pm 0,8	2,7	**
	MCV	570 - 13804	3315 \pm 99	3351	*
	Bio	nd - 42,0	4,6 \pm 0,5	1,4	**
< 2 μm	Ab ▲	3,30 - 369,40	45,07 \pm 3,89	23,67	ns
	Bio	1,2 - 143,6	16,9 \pm 1,5	8,5	*
2 - 5 μm	Ab ▲	0,07 - 10,12	1,99 \pm 0,12	1,62	*
	Bio	< 0,0001 - 46,7	9,8 \pm 0,6	7,8	ns
5 - 20 μm	Ab ▲	0,21 - 8,51	2,52 \pm 0,13	2,07	**
	Bio	2,3 - 202,0	40,2 \pm 2,5	33,3	**
> 20 μm	Ab ▲	0,001 - 15,69	1,28 \pm 0,18	0,35	**
	Bio	0,02 - 962,4	67,2 \pm 10,3	22,5	ns

Tabela III.3 - Valores mínimos e máximos (Março 1991-Janeiro 1993, n=60) e valores médios anuais ($\pm 1SE$) e medianos (Março 1991-Março 1992, n=48) da concentração de clorofila α (Chl α , em $\mu\text{g.L}^{-1}$) e abundância (Ab: ▲: $\times 10^6$ células. L^{-1} ; ▲: $\times 10^3$ células. L^{-1}), volume celular médio (MCV, em $\mu\text{m}^3.\text{célula}^{-1}$) e biomassa (Bio, em $\mu\text{gC.L}^{-1}$) da comunidade e de grupos morfológicos e/ou taxonômicos de fitoplâncton numa zona da Ria Formosa em contacto com a zona costeira adjacente (**Estação Barra**) no período de Março 1991 a Março de 1992. Legenda - nd: inferior ao nível de detecção; asterisco: indica estação com valores medianos significativamente superiores, (*) $p < 0,01$ e (**) $p < 0,0001$; ns: indica variável não significativamente distinta entre estações ($p > 0,05$).

Grupo / Variável		Min-Max	Média $\pm 1SE$	Mediana	<i>p</i>
Comunidade	Chl α	0,30 - 4,80	1,25 \pm 0,11	1,15	
Comunidade	Ab ▲	0,69 - 62,87	24,7 \pm 2,2	2,45	
	MCV	4 - 1196	72 \pm 29	15	ns
	Bio	5,9 - 447,9	55,1 \pm 6,0	43,0	
<i>Synechococcus</i>	Ab ▲	0,04 - 59,84	16,02 \pm 1,84	12,53	**
	Bio	0,01 - 15,0	4,0 \pm 0,5	3,1	**
Picofitop. eucariótico	Ab ▲	0,04 - 38,90	6,54 \pm 1,13	4,79	
	Bio	0,02 - 15,1	2,5 \pm 0,4	1,9	
Flagelados Plastídicos	Ab ▲	0,36 - 3,75	1,57 \pm 0,11	1,61	
	MCV	20- 149	48 \pm 4	39	ns
	Bio	4,0 - 38,2	16,9 \pm 1,4	15,1	
Dinoflagelados	Ab ▲▲	2,7 - 300,4	51,5 \pm 9,1	25,0	**
	MCV	202- 14583	2338 \pm 413	1302	
	Bio	0,1 - 115,8	10,5 \pm 2,2	3,3	ns
Diatomáceas	Ab ▲	0,005 - 5,0	0,50 \pm 0,12	0,16	
	MCV	94- 11128	1474 \pm 323	344	ns
	Bio	0,1 - 311,1	20,0 \pm 4,9	8,6	
<i>Mesodinium rubrum</i>	Ab ▲▲	nd - 6,3	1,4 \pm 0,3	0,8	
	MCV	950- 9048	2884 \pm 344	2710	
	Bio	nd - 4,0	0,7 \pm 0,2	0,4	
< 2 μm	Ab ▲	0,12 - 60,71	22,57 \pm 2,17	20,35	ns
	Bio	0,04 - 18,6	6,6 \pm 0,6	6,3	
2 -5 μm	Ab ▲	0,04 - 3,48	1,23 \pm 0,11	1,29	
	Bio	0,4 - 25,8	8,1 \pm 0,8	7,3	ns
5 - 20 μm	Ab ▲	0,04 - 1,74	0,502 \pm 0,06	0,33	
	Bio	0,8 - 45,7	11,9 \pm 1,6	7,6	
> 20 μm	Ab ▲	0,001 - 4,20	0,39 \pm 0,11	0,11	
	Bio	0,5 - 420,1	28,3 \pm 5,1	17,2	ns

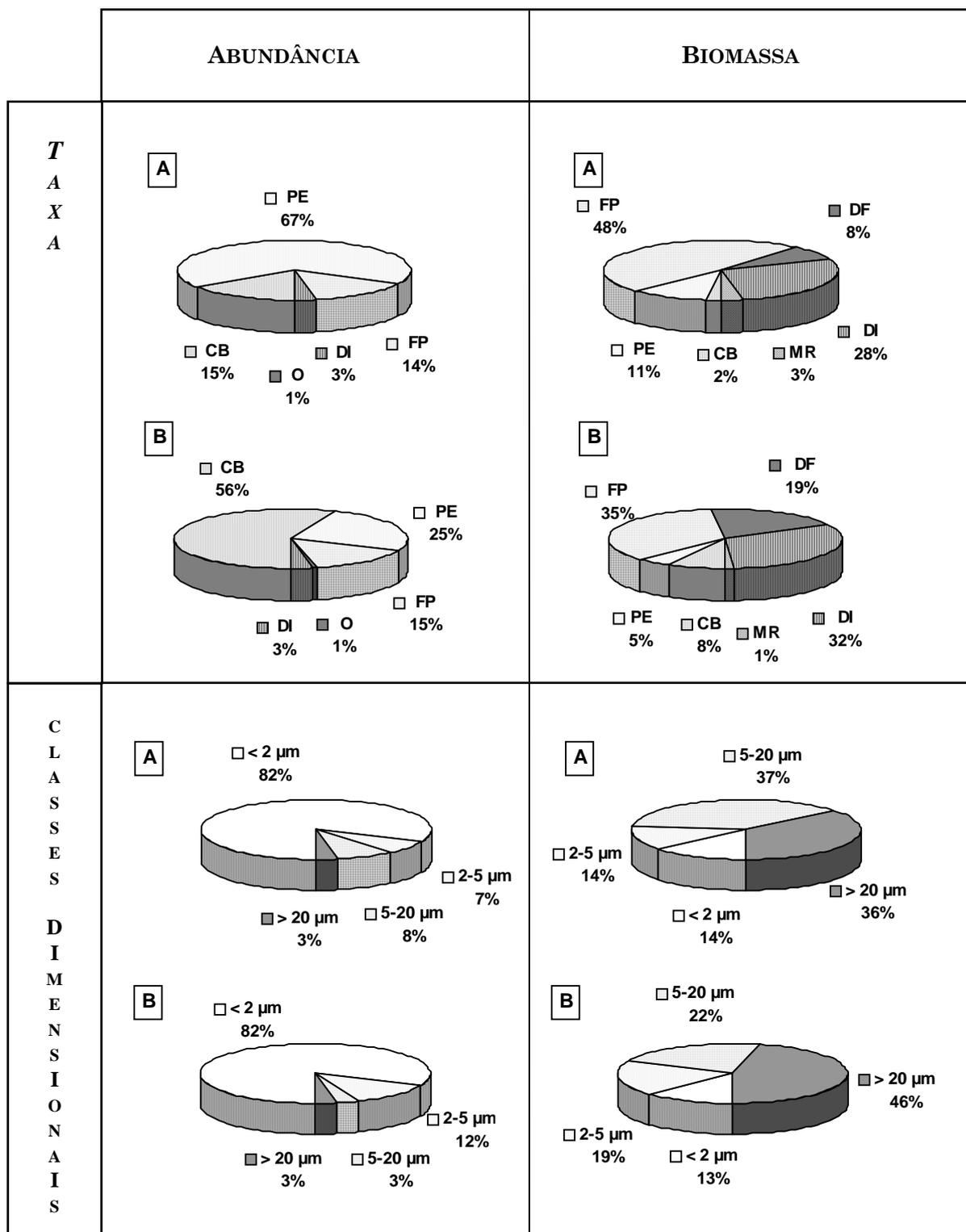


Figura 3.10 - Contribuição percentual média anual de vários grupos taxonômicos e/ou morfológicos e classes dimensionais para a abundância (coluna esquerda) e biomassa (coluna direita) totais de fitoplâncton nas Estações Laguna (A, n=184) e Barra (B, n=48) no período de Março 1991 a Março 1992. CB: cianobactérias *Synechococcus*; DF: dinoflagelados plastídicos; DI: diatomáceas; FP: outros flagelados plastídicos; MR: *Mesodinium rubrum*; O: conjunto de grupos com contribuições individuais médias inferiores a 1%; PE: picofitoplâncton eucariótico.

dominantes na Estação Laguna com contribuições médias de 37% e 36%, respectivamente. Na Estação Barra, a contribuição média da classe >20 µm (46%), dominada por diatomáceas, foi claramente superior à dos restantes grupos (Fig. 3.10). A inclusão das diatomáceas coloniais com dimensão celular inferior a 20 µm na classe 5-20 µm reduziria as contribuições do microplâncton para 19% e 41% e aumentaria as contribuições da classe 5-20 µm para 54% e 27% nas Estações Laguna e Barra, respectivamente.

As contribuições médias anuais do picofitoplâncton eucariótico ($p < 0,0000001$), flagelados plastídicos ($p < 0,01$) e da classe 5-20 µm ($p < 0,0001$) a nível da biomassa total foram significativamente superiores na Estação Laguna enquanto as contribuições de *Synechococcus* ($p < 0,0000001$), dinoflagelados plastídicos ($p < 0,00001$) e da classe 2-5 µm ($p < 0,001$) foram significativamente superiores na Estação Barra. A Estação Barra apresentou contribuições médias de microfitoplâncton ($46 \pm 6\%$ versus $36 \pm 3\%$) e de fitoplâncton inferior a 5 µm ($32 \pm 4\%$ versus $28 \pm 2\%$) superiores, mas não significativamente distintas ($p > 0,05$) das observadas na Estação Laguna (ver Fig. 3.10).

Quando consideradas apenas as amostras obtidas em situação de maior influência costeira (preia-mar e enchente), as contribuições médias das classes dimensionais <2 µm e 2-5 µm para a biomassa total de fitoplâncton na Estação Barra aumentaram de 13 para 15% e de 19 para 23%, respectivamente, e as contribuições relativas das classes dimensionais 5-20 µm e >20 µm diminuíram de 22 para 20% e de 46 para 42%, respectivamente. Apesar de terem amplificado as diferenças entre as duas estações, estas alterações percentuais médias não foram significativas ($p > 0,05$).

3.1.2.1.2 Estrutura de grupos específicos de fitoplâncton

As **cianobactérias** apresentaram valores médios anuais de abundância e biomassa de $4,2 \times 10^6 \pm 0,4 \times 10^6$ células.L⁻¹ e $1,1 \pm 0,1$ µgC.L⁻¹ na Estação Laguna e $16,0 \times 10^6 \pm 1,8 \times 10^6$ células.L⁻¹ e $4,0 \pm 0,5$ µgC.L⁻¹ na Estação Barra e, tal como previamente referido, foram significativamente superiores na Estação Barra (ver Tabs. III.2 e III.3). As cianobactérias foram dominadas por células arredondadas ou em forma de bastonete curto, geralmente solitárias ou em grupos de duas células, semelhantes às características do género *Synechococcus* (Waterbury *et al.*, 1986; Waterbury & Ripka, 1989).

O **picofitoplâncton eucariótico** apresentou valores médios anuais de abundância e biomassa de $40,8 \times 10^6 \pm 4,0 \times 10^6$ células.L⁻¹ e $15,9 \pm 1,5$ µgC.L⁻¹ na Estação Laguna e $6,5 \times 10^6 \pm 1,1 \times 10^6$ células.L⁻¹ e $2,5 \pm 0,4$ µgC.L⁻¹ na Estação Barra e foi significativamente superior na Estação Laguna (ver Tabs. III.2 e III.3). O picofitoplâncton eucariótico foi constituído por células de identidade taxonómica não avaliável com base na observação directa em microscopia de epifluorescência. Porém, a diversidade

morfológica deste grupo foi notoriamente inferior na Estação Laguna onde o picofitoplâncton foi dominado por células de forma arredondada e/ou elíptica, com dimensões entre 1,5 e 2,0 μm , um núcleo ovóide, um cloroplasto em forma de tigela, parietal e com auto-fluorescência vermelha muito fraca, e sem flagelos visíveis. Em microscopia óptica de campo claro estas células apresentaram uma coloração acastanhada e ausência de mobilidade. Estas características permitem a inclusão destas células nas Classes Chlorophyceae (tipo *Nannochloris* ou *Chlorella*), Eustigmatophyceae (tipo *Nannochloropsis*), Prasinophyceae (tipo *Bathycoccus*, *Ostreococcus* ou *Prasinococcus*) ou Pelagophyceae (Chrétiennot-Dinet, 1990; Eikrem & Throndsen, 1990; Andersen *et al.*, 1993; Guillou *et al.*, 2004).

Os **flagelados plastídicos** não picoplanctônicos, com exclusão de dinoflagelados, apresentaram valores médios anuais de abundância e biomassa de $4,1 \times 10^6 \pm 0,2 \times 10^6$ células.L⁻¹ e $46,0 \pm 2,4$ $\mu\text{gC.L}^{-1}$ na Estação Laguna e $1,6 \times 10^6 \pm 0,1 \times 10^6$ células.L⁻¹ e $16,9 \pm 1,4$ $\mu\text{gC.L}^{-1}$ na Estação Barra) e foram significativamente superiores na Estação Laguna (ver Tabs. III.2 e III.3). A observação em microscopia de epifluorescência permitiu o reconhecimento taxonômico de apenas um reduzido número de *taxa* que incluiu as criptofíceas (Classe Cryptophyceae), euglenofíceas (Classe Euglenophyceae), primnesiofíceas com haptonema (Classe Prymnesiophyceae) e alguns gêneros com morfologia distinta (*Apedinella*, *Chrysochromulina*, *Dictyocha* e *Dinobryon*).

Assim, os flagelados plastídicos foram classificados em nove grupos que incluíram três grupos com significado taxonômico (Grupo I: Classe Cryptophyceae; Grupo II: Classe Euglenophyceae; Grupo III: células com haptonema da Classe Prymnesiophyceae) e seis grupos morfológicos. O Grupo IX incluiu células com características distintas dos restantes grupos e o Grupo VII pode ter incluído células não portadoras de flagelos (ver Tab. III.4). Os grupos morfológicos considerados podem ter incorporado representantes de diferentes classes de fitoplâncton (exs.: Grupo IV: Classes Chlorophyceae e Prasinophyceae; Grupo V: Classes Chlorophyceae, Chrysophyceae, Eustigmatophyceae, Pelagophyceae, Prasinophyceae e Prymnesiophyceae; Grupo VI: Classes Chrysophyceae, Prasinophyceae e Prymnesiophyceae; Grupo VII: Classes Chlorophyceae, Eustigmatophyceae, Prasinophyceae, Pelagophyceae, Rodophyceae ou estádios palmelóides de outras classes; Grupo VIII: Classes Chlorophyceae, Prasinophyceae e Prymnesiophyceae). A abundância e biomassa de criptofíceas ($p < 0,0001$) e dos grupos morfológicos VII e VIII ($p < 0,01$) foram significativamente superiores na Estação Laguna enquanto o grupo VI foi significativamente mais abundante na Estação Barra ($p < 0,05$). A abundância dos restantes grupos não foi significativamente diferente entre estações ($p > 0,05$).

A nível de composição relativa, a assembleia de flagelados plastídicos na Estação Laguna foi dominada por criptofíceas que representaram, em média, 51% e 70% da

abundância e biomassa totais (Fig. 3.11 A). Na Estação Barra, a assembleia de flagelados plastídicos foi dominada, a nível de abundância, pelos grupos VI e V que representaram, em média, 35% e 32% da abundância total, e por criptofíceas a nível da biomassa (Fig. 3.11 B).

Tabela III.4 - Características gerais dos grupos morfológicos de flagelados plastídicos de afiliação taxonómica desconhecida com indicação da forma da célula, dimensão (em μm), número de cloroplastos e número e comprimento relativo dos flagelos. Legenda - d: flagelos com comprimento distinto; i: flagelos com comprimento idêntico; no: não observado.

Designação	Forma célula	Dimensão	Cloroplastos	Flagelos
Grupo IV	campânula	2 - 20	1	4, i
Grupo V	esférica	2 - 5	1	0-2 i,d
Grupo VI	esférica/ovóide	2 - 20	2 ou 6	1-2 i,d
Grupo VII	elipsoidal	2 - 5	1	no
Grupo VIII	lágrima	2 - 5	1	2, i

As contribuições medianas das criptofíceas e do grupo VII foram significativamente superiores na Estação Laguna enquanto as contribuições dos grupos V, VI e IX foram significativamente superiores na Estação Barra ($p < 0,05$). Quando consideradas apenas as amostras obtidas em situação de maior influência costeira (preia-mar e enchente), a contribuição média das criptofíceas para a biomassa total de flagelados plastídicos na Estação Barra diminuiu de 44 para 36% enquanto as contribuições relativas dos grupos V e VI aumentaram de 26 para 29% e de 25 para 30%, respectivamente. Apesar de terem amplificado as diferenças entre as duas estações, estas alterações percentuais não foram significativas ($p > 0,05$).

Os **dinoflagelados plastídicos** apresentaram valores médios anuais de abundância e biomassa de $21,5 \times 10^3 \pm 3,8 \times 10^3$ células. L^{-1} e $16,7 \pm 5,6$ $\mu\text{gC} \cdot \text{L}^{-1}$ na Estação Laguna e $51,5 \times 10^3 \pm 9,1 \times 10^3$ células. L^{-1} e $10,5 \pm 2,2$ $\mu\text{gC} \cdot \text{L}^{-1}$ na Estação Barra. Apesar da inexistência de diferenças significativas a nível da biomassa, a abundância de dinoflagelados na Estação Barra foi significativamente superior à observada na Estação Laguna ($p < 0,0001$; ver Tabs. III.2 e III.3). A análise em microscopia de epifluorescência, coadjuvada pela observação em microscopia de inversão, permitiu a classificação dos

dinoflagelados plastídicos em diversos *taxa*, alguns dos quais com vários morfotipos distintos (*Cochlodinium*, *Gymnodinium*, gimnodinóides inferiores a 10µm, *Gyrodinium* e *Oxytoxum*). A abundância e biomassa medianas das formas gimnodinóides com dimensões inferiores a 10 µm ($p < 0,0001$) e dos géneros *Dinophysis* ($p < 0,001$) e *Ceratium* ($p < 0,0001$) foram significativamente superiores na Estação Barra enquanto a abundância dos restantes grupos não foi significativamente diferente entre estações ($p > 0,05$).

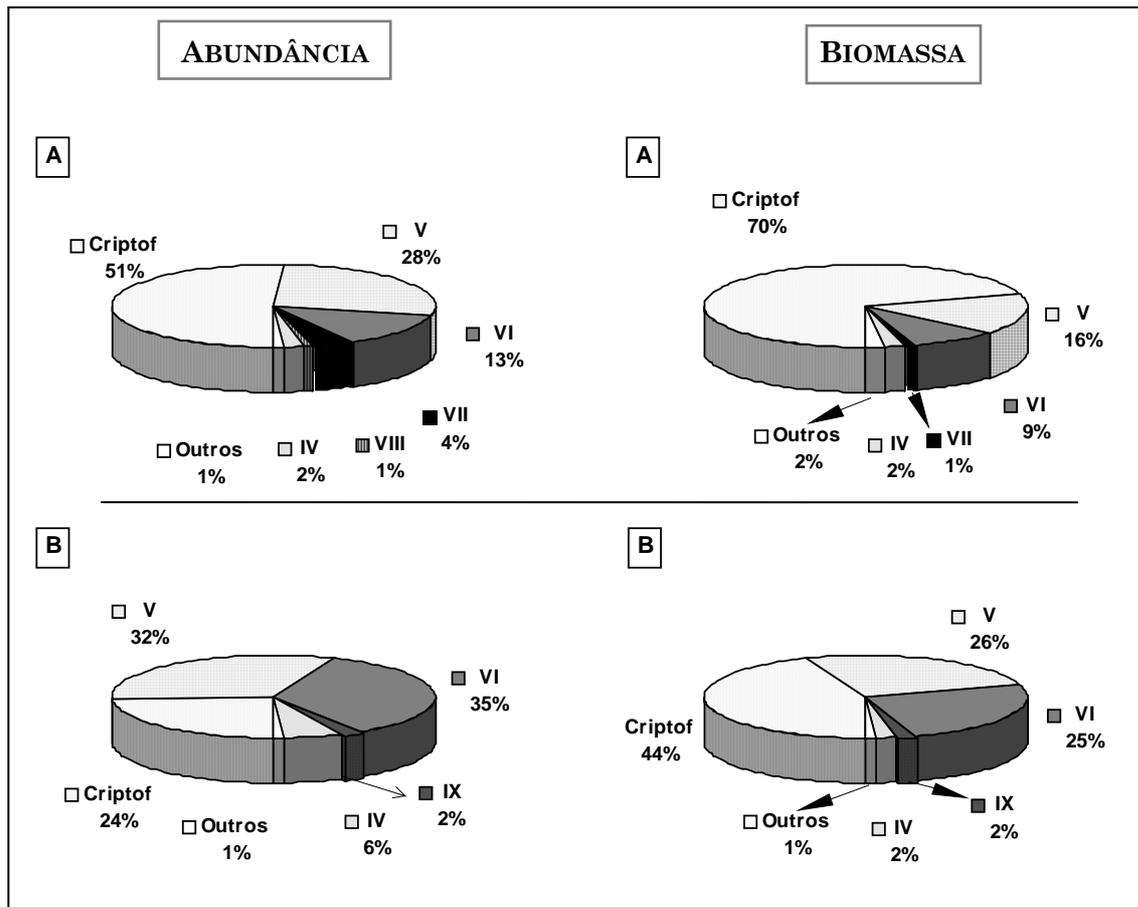


Figura 3.11 - Contribuição percentual média anual de vários grupos morfológicos e/ou taxonómicos para a abundância (coluna esquerda) e biomassa (coluna direita) totais de flagelados plastídicos nas Estações Laguna (A) e Barra (B) no período de Março 1991 a Março 1992. O grupo “Outros” representa o somatório dos grupos com contribuições individuais médias inferiores a 1%.

A composição da assembleia de dinoflagelados plastídicos na Estação Laguna foi dominada, a nível da abundância, por formas gimnodinóides com dimensões inferiores a 10 µm e *Prorocentrum* spp. com contribuições médias anuais de 30% e 25%, respectivamente. A nível da biomassa, destacaram-se *Prorocentrum* spp., formas gimnodinóides superiores a 10 µm, com inclusão da forma designada gimnodinóide tipo 1 (Gymn 1), gimnodinóides inferiores a 10 µm e *Scrippsiella* spp. com contribuições

médias de 29%, 28%, 19% e 14%, respectivamente (Fig. 3.12 A). Na Estação Barra, as formas gimnodinóides com dimensões inferiores a 10 μm representaram, em média, 74% e 48% da abundância e biomassa totais de dinoflagelados plásticos. Para além deste grupo, as formas gimnodinóides com dimensões superiores a 10 μm , *Scrippsiella* spp. e *Dinophysis* spp. destacaram-se a nível da biomassa com contribuições médias de 20%, 11% e 7%, respectivamente (Fig. 3.12 B). A abundância máxima da espécie microplanctónica designada gimnodinóide tipo 1, pertencente aos géneros *Gymnodinium* ou *Gyrodinium*, registada em Agosto de 1991, coincidiu com a ocorrência de elevada mortalidade de bivalves e peixes o que induziu a primeira interdição de apanha de moluscos bivalves na Ria Formosa e zona costeira adjacente.

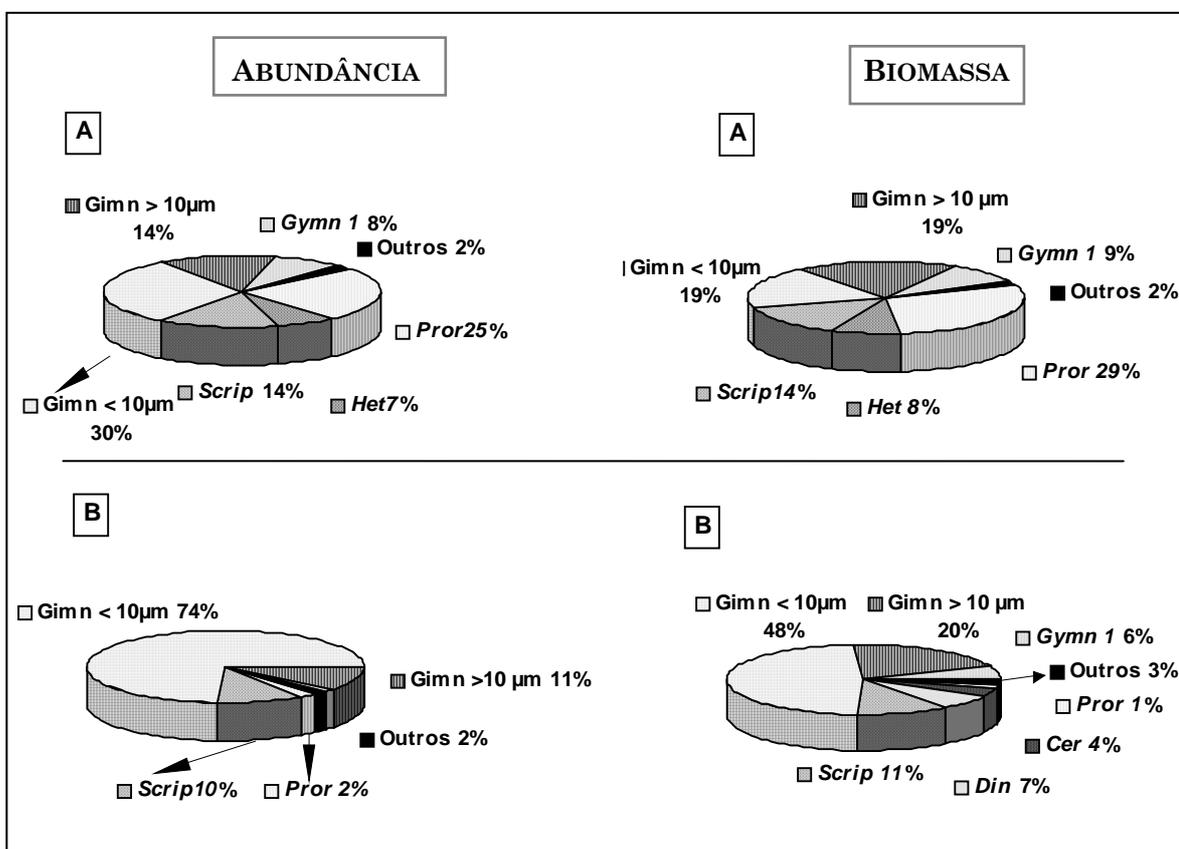


Figura 3.12 - Contribuição percentual média anual de diferentes *taxa* para a abundância (coluna esquerda) e biomassa (coluna direita) totais de dinoflagelados plásticos nas Estações Laguna (A) e Barra (B) no período de Março 1991 a Março 1992. Legenda: *Cer*-*Ceratium* spp.; *Din*-*Dinophysis* spp.; Gimn <10 μm -Gimnodinóides com dimensões inferiores a 10 μm ; Gimn >10 μm -Gimnodinóides com dimensões superiores a 10 μm com exclusão da espécie gimnodinóide tipo 1; *Gymn 1*: gimnodinóide (*Gymnodinium*/*Gyrodinium*) tipo 1; *Het*-*Heterocapsa* spp.; *Pror*-*Prorocentrum* spp.; *Scrip*-*Scrippsiella* spp. O grupo “Outros” representa o somatório dos contributos de *taxa* com contribuições individuais médias inferiores a 1%.

As contribuições medianas de gimnodinóides inferiores a 10 µm, *Ceratium* spp. e *Dinophysis* spp. foram significativamente superiores na Estação Barra enquanto as contribuições de *Heterocapsa* spp. e *Prorocentrum* spp. foram significativamente superiores na Estação Laguna ($p < 0,05$). As contribuições percentuais medianas dos restantes *taxa* nas Estações Laguna e Barra não foram significativamente distintas ($p > 0,05$). Quando consideradas apenas as amostras obtidas na Estação Barra em situação de maior influência costeira (preia-mar e enchente), as contribuições médias das formas gimnodinóides inferiores a 10 µm e de *Ceratium* spp. para a biomassa total de dinoflagelados plastídicos aumentaram de 48 para 50% e de 4 para 7%, respectivamente, e as contribuições de *Dinophysis* spp. e do gimnodinóide tipo 1 diminuíram de 7 para 3% e de 6 para 3%, respectivamente. Apesar de terem amplificado as diferenças entre as duas estações, estas alterações percentuais médias não foram significativas ($p > 0,05$).

As **diatomáceas** apresentaram valores médios anuais de abundância e biomassa de $1,6 \times 10^6 \pm 0,2 \times 10^6$ células.L⁻¹ e $50,3 \pm 8,2$ µgC.L⁻¹ na Estação Laguna e $0,5 \times 10^6 \pm 0,1 \times 10^6$ células.L⁻¹ e $20,0 \pm 4,9$ µgC.L⁻¹ na Estação Barra e foram significativamente superiores na Estação Laguna (ver Tabs. III.2 e III.3). A análise em microscopia de epifluorescência, coadjuvada pela observação em microscopia de inversão, permitiu a classificação das diatomáceas em vários *taxa*. A abundância e biomassa de *Chaetoceros* spp. ($p < 0,001$), *Thalassiosira* spp. ($p < 0,01$) e diatomáceas pinuladas não coloniais ($p < 0,00001$), potenciais indicadoras de ressuspensão, foram significativamente superiores na Estação Laguna enquanto *Guinardia striata* ($p < 0,001$), *Leptocylindrus* spp. ($p < 0,001$) e *Skeletonema costatum* ($p < 0,001$) foram significativamente mais abundantes na Estação Barra.

A composição da assembleia de diatomáceas na Estação Laguna foi dominada por diatomáceas pinuladas não coloniais e por células inferiores a 20 µm, organizadas em colônias, e pertencentes aos gêneros *Chaetoceros* e *Thalassiosira*. Os grupos referidos apresentaram contribuições médias de 39%, 24% e 16% para a abundância e 26%, 33% e 19% para a biomassa total de diatomáceas, respectivamente (Fig. 3.13 A). Na Estação Barra, as diatomáceas pinuladas não coloniais, *Chaetoceros* spp., o complexo *Guinardia* spp. + *Dactyliosolen* spp. e *Skeletonema costatum* destacaram-se a nível da abundância, com contribuições médias de 33%, 28%, 13% e 10%, respectivamente. A nível da biomassa, *Chaetoceros* spp., as diatomáceas pinuladas não coloniais, o complexo *Guinardia* spp. + *Dactyliosolen* spp. e *Guinardia striata* constituíram os *taxa* dominantes com contribuições individuais médias de 24%, 22%, 16% e 11%, respectivamente (Fig. 3.13 B).

A contribuição mediana de *Thalassiosira* spp. foi significativamente superior para a abundância e biomassa totais de diatomáceas na Estação Laguna enquanto as

contribuições de *Leptocylindrus* spp., *Skeletonema costatum*, *Guinardia striata* e do complexo *Guinardia* spp. + *Dactylisolen* spp foram significativamente superiores na Estação Barra ($p < 0,05$). As contribuições de *Chaetoceros* spp. e diatomáceas pinuladas não foram significativamente diferentes entre estações ($p > 0,05$). Todavia, na Estação Laguna, as diatomáceas pinuladas foram claramente dominadas por espécies bentônicas, geralmente solitárias (*Cylindrotheca closterium*, *Nitzschia* spp., *Navicula* spp.). Quando consideradas apenas as amostras obtidas em situação de maior influência costeira (preia-mar e enchente), as contribuições médias dos taxa referidos não sofreram alterações significativas ($p > 0,05$).

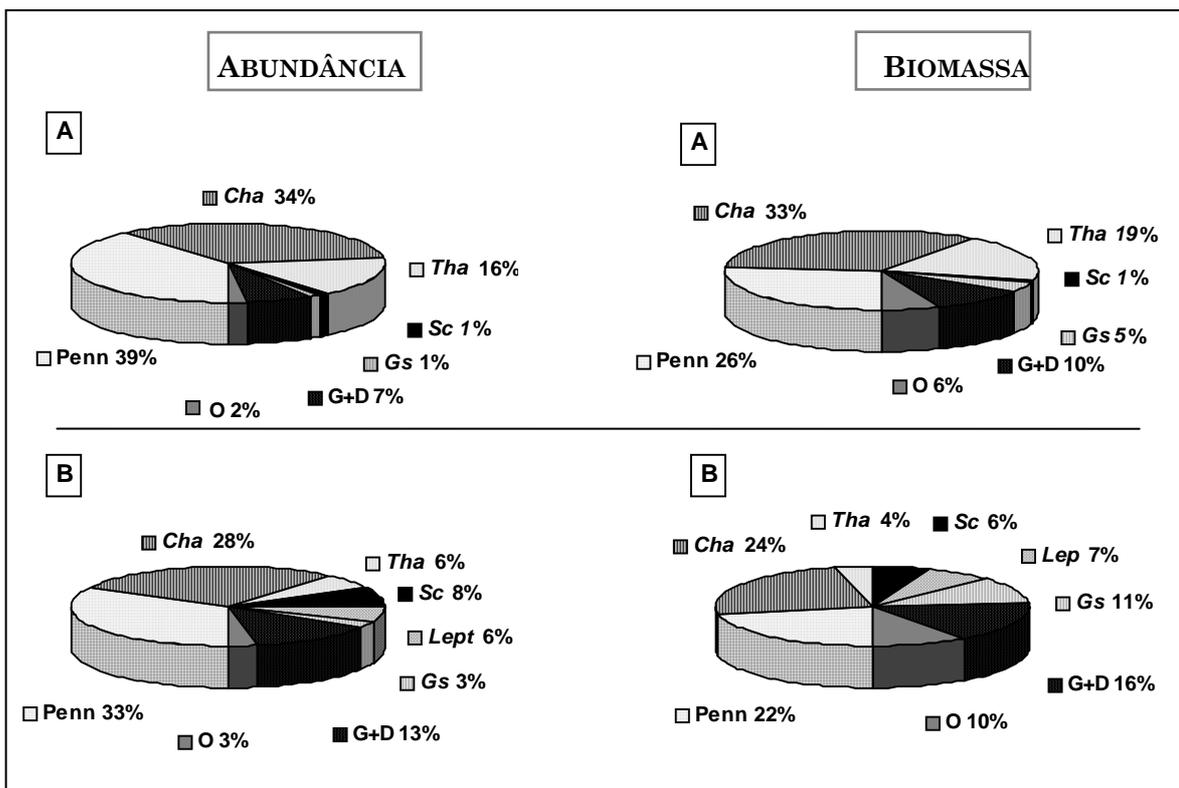


Figura 3.13 - Contribuição percentual média anual de diferentes taxa para a abundância (coluna esquerda) e biomassa (coluna direita) totais de diatomáceas nas Estações Laguna (A) e Barra (B) no período de Março 1991 a Março 1992. Legenda: Cha-*Chaetoceros* spp.; Gs-*Guinardia striata*; G+D: complexo *Guinardia* spp + *Dactylisolen* spp.; Lep-*Leptocylindrus* spp.; Penn-diatomáceas pinuladas; Sc-*Skeletonema costatum*; Tha-*Thalassiosira* spp.. O grupo “Outros” representa o somatório dos contributos de taxa com contribuições individuais médias inferiores a 1%.

3.1.2.1.3 Estrutura específica da comunidade fitoplanctónica

No período de Março 1991 a Março 1992, a composição média da comunidade fitoplanctónica na Estação Laguna (n=184), a nível da biomassa, foi dominada por criptofíceas, que representaram 33% da biomassa total, e por picofitoplâncton eucariótico e *Chaetoceros* spp. com contribuições relativas de cerca de 10%. Os

restantes grupos apresentaram contribuições médias inferiores a 10% (Fig. 3.14). De forma a contrastar a composição específica da comunidade fitoplanctónica entre o interior do sector oeste da Ria Formosa e a região exterior, situada na interface com a zona costeira adjacente, os valores relativos à Estação Barra basearam-se apenas na análise das amostras obtidas em situação de maior influência costeira (preia-mar e enchente).

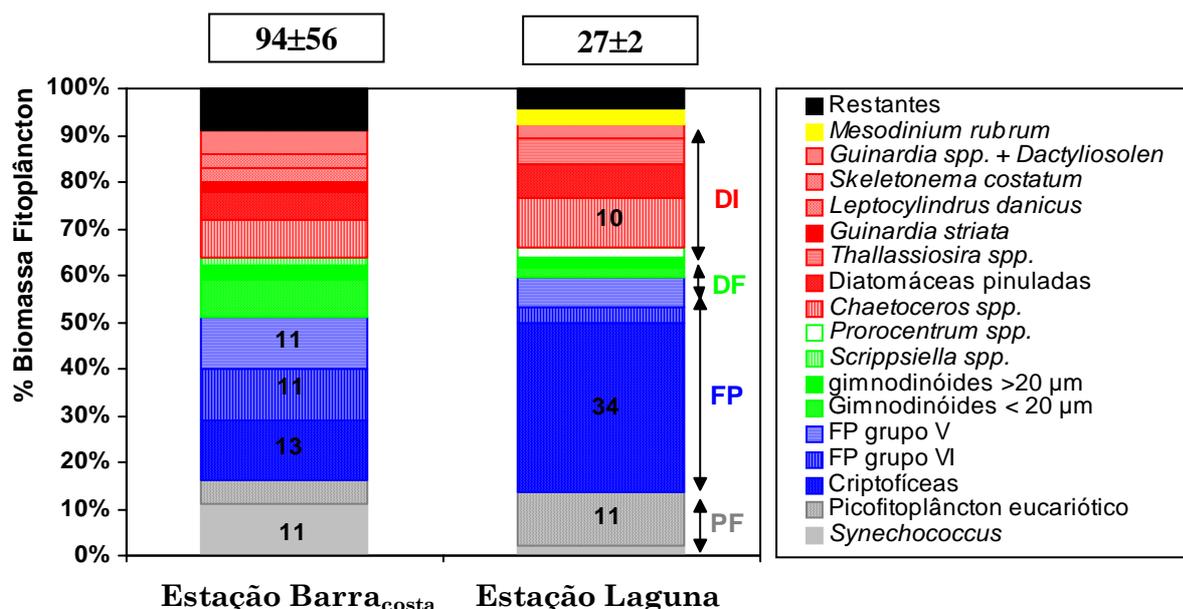


Figura 3.14 - Contribuição percentual média anual de diferentes grupos de fitoplâncton para a biomassa total na Estação Laguna (n=184) e na Estação Barra em situação de máxima influência costeira (B_{costa}, n=24), no período de Março 1991 a Março 1992. DF: dinoflagelados plásticos; DI: diatomáceas; FP: flagelados plásticos; PF: picofitoplâncton. O grupo “Restantes” inclui o somatório dos *taxa* com contribuições médias individuais inferiores a 2%. Os valores sobre as colunas indicam o volume celular médio ($\pm 1SE$) do fitoplâncton (em $\mu m^3 \cdot célula^{-1}$).

Nesta situação, a composição da comunidade fitoplanctónica na Estação Barra distribuiu-se de forma mais equilibrada. De facto, as contribuições relativas de *Synechococcus*, criptofíceas e flagelados plásticos pertencentes aos grupos morfológicos V e VI foram similares, variando entre 10 e 13% (ver Fig. 3.14). As contribuições relativas das criptofíceas, picofitoplanctontes eucarióticos, diatomáceas pinuladas e *Thalassiosira* spp. para a biomassa total de fitoplâncton foram significativamente superiores na Estação Laguna enquanto as contribuições relativas de *Synechococcus*, flagelados plásticos dos grupos V e VI, dinoflagelados inferiores a 10 μm , *Ceratium* spp., *Leptocylindrus* spp., *Skeletonema costatum* e *Guinardia striata* foram significativamente superiores na Estação Barra ($p < 0,05$). Tal como previamente referido, as diferenças a nível da composição taxonómica foram claramente superiores às diferenças registadas a nível da composição relativa por classes dimensionais (Fig. 3.14).

3.1.2.2 Variabilidade tidal

No período de Março 1991 a Julho 1992, os coeficientes médios de variação semi-diurna (CV_{s-d}) da abundância e biomassa totais de fitoplâncton e da concentração de clorofila α variaram, em ambas estações, entre 26,3 e 39,5%. Os fitoplanctontes de dimensões inferiores a 20 μm apresentaram valores de CV_{s-d} inferiores, geralmente entre 24 e 45%. Os fitoplanctontes com dimensões superiores apresentaram valores de CV_{s-d} mais elevados (>51%) e dentro destes, os grupos com maior mobilidade (dinoflagelados e *Mesodinium rubrum*) apresentaram valores superiores a 66%, em ambas as estações (ver Tab. III.5). Com excepção do CV_{s-d} das cianobactérias na Estação Laguna, os grupos de fitoplâncton com valores de CV_{s-d} inferiores apresentaram uma relação entre a concentração média nas duas estações inferior a ca. 2,5.

Apesar de alguns grupos de fitoplâncton apresentarem uma variabilidade semi-diurna notória (ver valores máximos de CV_{s-d} na Tab. III.5), em particular durante períodos onde a diferença entre as duas estações foi intensa, os valores medianos do coeficiente de variação semi-diurna, CV_{s-d} , foram significativamente inferiores aos valores medianos do coeficiente de variação sazonal, CV_{saz} , para a generalidade dos grupos e em ambas estações (ver Tab. III.5). Assim, a nível global, a variabilidade sazonal foi mais intensa que a variabilidade tidal para a generalidade dos grupos.

De uma forma geral, a análise da variabilidade tidal semi-diurna na Estação Laguna realçou a proximidade entre as situações de baixa-mar, meia-enchente e meia-vazante e destacou a situação de preia-mar. A abundância de *Synechococcus*, mais abundantes na Estação Barra relativamente à Estação Laguna, foi significativamente superior em preia-mar ($p < 0,01$), resultado que reflectiu a sua importação a partir da zona costeira adjacente. Pelo contrário, variáveis significativamente superiores na Estação Laguna, como a concentração de clorofila α , a biomassa de fitoplâncton e a abundância e biomassa de flagelados plastídicos, criptofíceas, células com dimensões entre 5 e 20 μm ($p < 0,05$) e picofitoplâncton eucariótico ($p < 0,01$) foram significativamente inferiores em preia-mar, resultado que reflectiu o efeito de diluição destes grupos. A abundância destes grupos não foi significativamente distinta nas situações de baixa-mar, meia-enchente e meia-vazante ($p > 0,05$). As abundâncias de dinoflagelados, picofitoplanctontes, gimnodinóides inferiores a 10 μm e diatomáceas pinuladas foram significativamente superiores em baixa-mar relativamente a preia-mar ($p < 0,05$).

Quando comparada com a Estação Laguna, a Estação Barra revelou uma menor diferenciação ao longo do ciclo semi-diurno de maré. Os valores da concentração de clo-

Tabela III.5 - Valores médio ($\pm 1SE$), mínimo e máximo (entre parêntesis) dos coeficientes de variação semi-diurna (CV_{s-d}) e sazonal (CV_{saz}) da concentração de clorofila a (Chl a), abundância e biomassa de fitoplâncton e abundância de diversos *taxa* e classes dimensionais no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra). Legenda - AFt: abundância total fitoplâncton; BFt: biomassa total fitoplâncton; CB: cianobactérias *Synechococcus*; DF: dinoflagelados plastídicos; DI: diatomáceas; EPP- picofitoplâncton eucariótico; FP: flagelados plastídicos; Mr: *Mesodinium rubrum*. O asterisco indica valor mediano de CV_{saz} significativamente superior a CV_{s-d} para $p < 0,05$ (*) ou $p < 0,01$ (**). ns: valores medianos de CV_{saz} e CV_{s-d} não significativamente distintos.

Variável	Estação	CV_{s-d} (%)	CV_{saz} (%)	
Chl a	Laguna	37,0 \pm 4,2 (3,0 - 115,0)	83,4 \pm 0,1 (83,3 - 83,5)	**
	Barra	39,5 \pm 8,2 (3,3 - 91,5)	41,4 \pm 4,8 (34,6 - 48,1)	ns
BFt	Laguna	33,8 \pm 3,2 (6,3 - 119,6)	103,8 \pm 11,3 (76,0 - 129,1)	**
	Barra	31,4 \pm 5,9 (9,9 - 73,4)	68,2 \pm 8,0 (53,8 - 91,1)	**
AFt	Laguna	26,3 \pm 2,1 (2,0 - 70,7)	97,5 \pm 12,5 (72,4 - 128,9)	**
	Barra	27,5 \pm 4,8 (8,0 - 61,9)	63,3 \pm 4,8 (53,3 - 73,5)	**
EPP	Laguna	29,1 \pm 2,3 (2,5 - 75,8)	119,7 \pm 12,2 (95,1 - 151,3)	**
	Barra	49,9 \pm 7,4 (12,6 - 95,5)	98,8 \pm 12,0 (74,1 - 132,6)	**
CB	Laguna	85,7 \pm 6,5 (20,4 - 182,3)	127,3 \pm 15,1 (100,0 - 170,4)	ns
	Barra	27,5 \pm 5,7 (5,7 - 69,5)	76,8 \pm 8,5 (60,3 - 100,6)	**
FP	Laguna	31,4 \pm 2,4 (5,0 - 83,5)	49,2 \pm 2,0 (44,2 - 54,1)	**
	Barra	23,6 \pm 4,1 (4,2 - 55,5)	50,1 \pm 5,6 (41,5 - 66,3)	**
DF	Laguna	72,7 \pm 5,6 (5,2 - 171,2)	179,6 \pm 41,6 (109,6 - 274,3)	**
	Barra	66,3 \pm 9,7 (12,1 - 129,7)	99,9 \pm 19,0 (68,0 - 150,7)	ns
DI	Laguna	51,3 \pm 4,8 (3,4 - 171,3)	155,2 \pm 8,8 (136,9 - 179,2)	**
	Barra	57,8 \pm 7,5 (17,0 - 114,2)	149,4 \pm 21,1 (106,5 - 192,5)	**
Mr	Laguna	92,2 \pm 7,2 (19,3 - 200,0)	138,2 \pm 14,8 (104,8 - 170,0)	*
	Barra	83,7 \pm 21,1 (11,0 - 200,0)	115,8 \pm 2,0 (111,0 - 120,4)	ns
< 2 μ m	Laguna	27,9 \pm 2,4 (0,8 - 78,0)	107 \pm 13,6 (77,1 - 140,3)	**
	Barra	32,1 \pm 5,5 (4,7 - 66,3)	68,8 \pm 4,6 (59,1 - 78,0)	**
2 - 5 μ m	Laguna	43,7 \pm 4,4 (4,2 - 141,0)	78,2 \pm 3,4 (71,6 - 87,9)	**
	Barra	32,6 \pm 4,7 (6,6 - 65,2)	61,3 \pm 3,3 (53,1 - 69,2)	**
5 - 20	Laguna	35,5 \pm 2,3 (6,7 - 66,0)	70,9 \pm 2,2 (66,5 - 77,1)	**
	Barra	44,8 \pm 5,2 (23,2 - 70,8)	91,8 \pm 8,3 (72,4 - 109,0)	**
> 20 μ m	Laguna	65,4 \pm 4,6 (12,5 - 180,7)	181,6 \pm 9,7 (161,2 - 207,7)	**
	Barra	78,2 \pm 13,1 (13,2 - 183,1)	170,3 \pm 23,1 (120,1 - 217,2)	**

rofila *a* e da abundância e biomassa totais de fitoplâncton nas quatro situações de maré analisadas não foram significativamente distintos ($p > 0,05$). As abundâncias de criptofíceas e de fitoplanctones com dimensões entre 5 e 20 μm , mais abundantes na Estação Laguna, foram significativamente superiores em baixa-mar relativamente a meia-enchente ($p < 0,05$) e a abundância de *Synechococcus*, superior na Estação Barra, foi significativamente mais elevada em preia-mar relativamente a baixa-mar ($p < 0,05$). No geral, a ausência de diferenças significativas entre as situações de enchente e preia-mar e entre vazante e baixa-mar separou as situações com maior influência costeira das situações com maior influência lagunar.

Na Estação Laguna, a amostragem mais frequente permitiu detectar relações positivas e significativas entre a amplitude de maré e as abundâncias de *Synechococcus* ($p < 0,05$), *Chaetoceros* spp., diatomáceas pinuladas e dinoflagelados ($p < 0,01$). Pelo contrário, as relações entre a amplitude de maré e a biomassa de flagelados plastídicos, e a abundância e biomassa de fitoplanctones com dimensões entre 5 e 20 μm ($p < 0,05$) e criptofíceas ($p < 0,01$) foram negativas e significativas. A relação entre a amplitude de maré e a taxa de crescimento líquido da comunidade fitoplanctónica, calculada com base na abundância, concentração de clorofila *a* ou biomassa, foi negativa e significativa ($p < 0,05$). As relações entre a amplitude de maré e as taxas de crescimento líquido de dinoflagelados, picofitoplanctones eucarióticos ($p < 0,01$) e *M. rubrum* ($p < 0,001$) foram também negativas e significativas. A taxa de crescimento líquido dos restantes grupos não se relacionou de forma significativa com a amplitude de maré. ($p > 0,05$).

3.1.2.3 Variabilidade sazonal

3.1.2.3.1 Concentração de clorofila *a*

No período de Março de 1991 a Janeiro de 1993, a concentração de clorofila *a* na Estação Laguna apresentou uma variabilidade sazonal acentuada (0,18-19,22 $\mu\text{g.L}^{-1}$) com valores máximos no período de Verão (Julho) e valores mínimos no Inverno. Este padrão foi observado nos dois ciclos anuais e nas duas situações de maré analisadas, baixa-mar e preia-mar, embora com uma amplitude de variação superior em baixa-mar. Relativamente à variabilidade inter-anual, detectaram-se concentrações de clorofila *a* significativamente superiores em 1991 mas apenas em situação de baixa-mar ($p < 0,05$). Esta diferença foi especialmente intensa no período de Verão (Fig. 3.15 A). Na Estação Laguna, as relações entre a concentração de clorofila *a* e a temperatura, a salinidade e a intensidade média da radiação PAR na camada de mistura (I_m) e biomassa fitoplanctónica foram positivas e significativas ($p < 0,0000001$). Em paralelo, a concentração de clorofila *a* relacionou-se positiva e significativamente com a

contribuição percentual de fitoplânctons com dimensões superiores a 20 μm para a biomassa ($p < 0,01$) e negativa e significativamente com a contribuição percentual de fitoplânctons com dimensões inferiores a 5 μm ($p < 0,0001$).

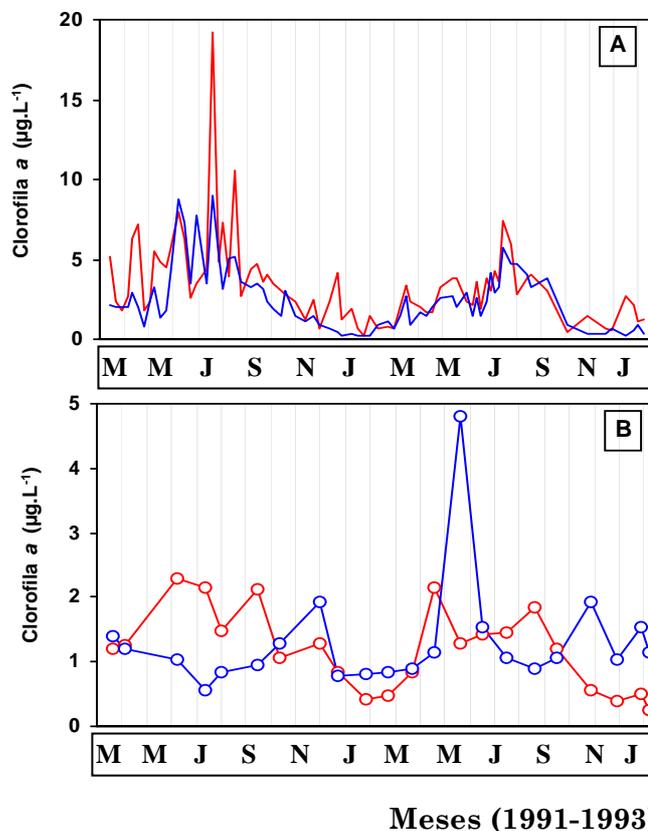


Figura 3.15 - Variação da concentração de clorofila a no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B), no período de Março de 1991 a Janeiro de 1993, em baixa-mar (—○—) e preia-mar (—○—).

Na Estação Barra, a concentração de clorofila a variou entre 0,30 e 4,80 $\mu\text{g.L}^{-1}$ e apresentou padrões de variação nitidamente distintos em situação de baixa-mar e preia-mar. A situação de baixa-mar reflectiu as condições do interior da laguna, com valores máximos no período de Verão 1991 e Primavera de 1992 e valores mínimos no Inverno. A situação de preia-mar apresentou valores máximos na Primavera e Outono e valores mínimos no Verão e Inverno, em ambos os ciclos anuais (Fig. 3.15 B). Porém, a concentração de clorofila a na Primavera 1992 foi notoriamente superior. Na Estação Barra, as relações entre a concentração de clorofila a e as variáveis ambientais não foram significativas ($p > 0,05$) e a relação com a biomassa fitoplanctónica foi significativa ($p < 0,05$) mas estatisticamente menos sólida que a registada na Estação Laguna.

No período de Outono-Inverno, a concentração média de clorofila a variou entre $1,4 \pm 0,1$ e $1,0 \pm 0,1$ $\mu\text{g.L}^{-1}$ nas Estações Laguna e Barra, respectivamente, e não foi significativamente distinta ($p > 0,05$). Porém, no período de Outono, a concentração de clorofila a foi

cerca de 1,3 a 2x superior na Estação Barra. No período de Primavera-Verão, a concentração média de clorofila *a* variou entre $3,9 \pm 0,3$ e $1,5 \pm 0,2 \mu\text{g.L}^{-1}$ nas Estações Laguna e Barra e foi significativamente superior na Estação Laguna ($p < 0,000001$). Pontualmente, em 18 Maio 1991, o padrão inverso foi observado (Fig. 3.15).

3.1.2.3.2 Abundância e biomassa totais de fitoplâncton

No período de Março 1991 a Julho 1992, a abundância e biomassa de fitoplâncton na Estação Laguna apresentaram um padrão de variação claramente sazonal com valores máximos no período de Verão (Julho-Agosto) e valores mínimos no Inverno. Este padrão unimodal foi observado em todas as situações de maré embora com menor amplitude em situação de preia-mar e no ano de 1992 (Fig. 3.16 A). O máximo estival de abundância resultou do aumento significativo da abundância de picofitoplâncton eucariótico. Em 1991, as biomassas máximas foram causadas pela diatomácea *Thalassiosira* spp., em Julho, e pelo dinoflagelado designado gimnodinóide tipo 1, em Agosto. Em 1992, os máximos em Maio e Julho foram causados pelas diatomáceas *Guinardia delicatula* e *Chaetoceros* spp., respectivamente. A biomassa relacionou-se positiva e significativamente com a contribuição percentual das diatomáceas e dos fitoplanctontes superiores a $20 \mu\text{m}$ para a biomassa ($p < 0,0001$) e negativa e significativamente com a contribuição percentual de fitoplanctontes inferiores a $5 \mu\text{m}$ ($p < 0,000001$). Nesta estação, os valores da abundância e biomassa de fitoplâncton correlacionaram-se positiva e significativamente com a temperatura, salinidade e intensidade média da radiação PAR na camada de mistura, I_m ($p < 0,0000001$).

No período de Março 1991 a Julho 1992, a abundância de fitoplâncton na Estação Barra nas situações de preia-mar, enchente e vazante apresentou valores máximos no Outono e reflectiu o padrão de variação da cianobactéria *Synechococcus*. Todavia, a abundância máxima em situação de baixa-mar, registada em Agosto, evidenciou o padrão de variação do picofitoplâncton eucariótico. A variação sazonal da biomassa de fitoplâncton em situação de baixa-mar foi pouco ampla. Porém, a variabilidade nas situações de preia-mar e enchente (Fig. 3.16 B) apresentou um padrão notoriamente bimodal com biomassas máximas na Primavera, em Março 1991 e Maio 1992, e no final do Verão (Setembro 1991), dominados pelas diatomáceas *Guinardia striata*, *Guinardia delicatula* e *Leptocylindrus danicus*, respectivamente. No ano de 1992, o valor máximo de biomassa fitoplanctónica na Estação Barra atingiu um valor cerca de 2,5x superior ao observado em 1991 e ocorreu relativamente mais tarde. A biomassa fitoplanctónica correlacionou-se positiva e significativamente com as contribuições percentuais para a biomassa das diatomáceas ($p < 0,05$) e dos fitoplanctontes superiores a $20 \mu\text{m}$ ($p < 0,00001$) e negativa e significativamente com as contribuições relativas de fitoplanctontes inferiores a $5 \mu\text{m}$ ($p < 0,0000001$).

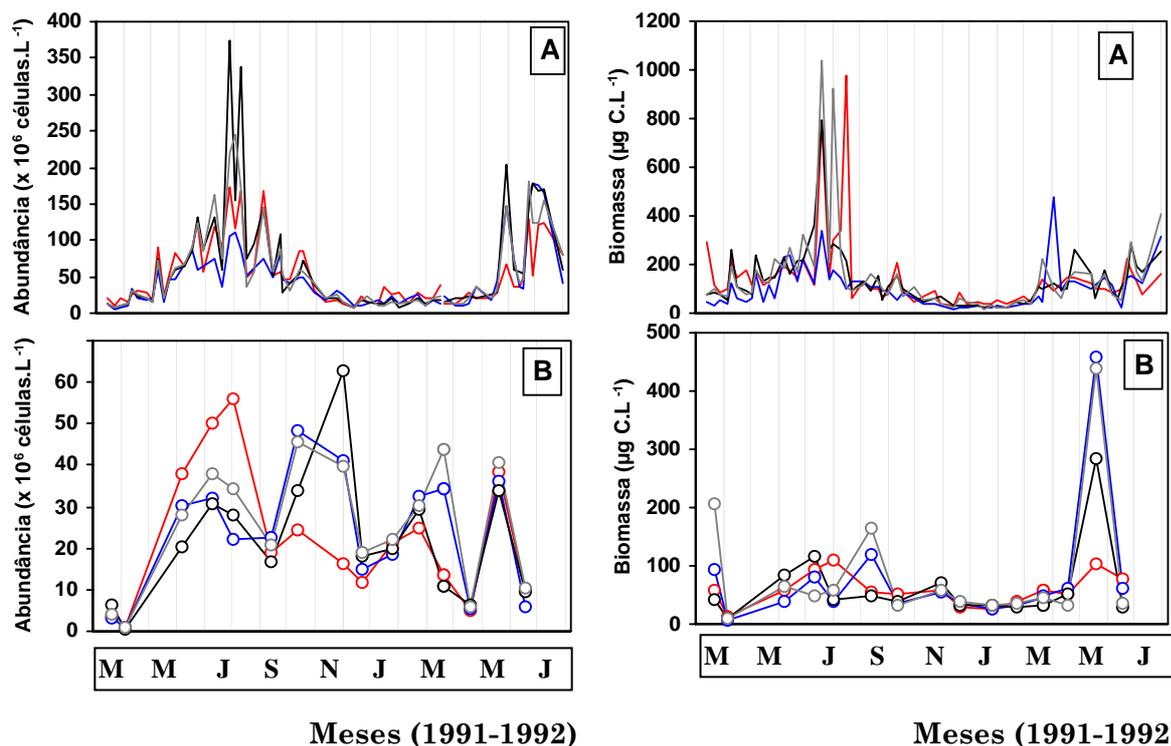


Figura 3.16 - Variação da abundância (coluna esquerda) e biomassa (coluna direita) de fitoplâncton no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março de 1991 a Julho de 1992, em baixa-mar (—●—), preia-mar (—●—), meia-enchente (—●—) e meia-vazante (—●—).

A abundância de fitoplâncton na Estação Barra correlacionou-se positiva e significativamente com a temperatura ($p < 0,0001$) e negativa e significativamente com a salinidade ($p < 0,01$). A biomassa fitoplanctónica correlacionou-se positiva e significativamente com a temperatura ($p < 0,01$) e I_m ($p < 0,0001$) e negativa e significativamente com o transporte de Ekman médio nos quatro dias que antecederam as colheitas, $Q_{v,4}$, ($p < 0,05$). Contudo, quando consideradas apenas as situações de maior influência costeira (preia-mar e enchente), apenas as relações entre a abundância e a temperatura e entre a biomassa e I_m se mantiveram significativas ($p < 0,01$).

A biomassa máxima na Estação Barra, registada em Março 1991, ocorreu num período onde a diferença entre a temperatura da água, em situação de preia-mar, e a temperatura média diária do ar foi relativamente reduzida. Este facto pode indicar um período de maior estratificação relativamente a Abril 1991 ou a Março-Abril 1992 e/ou reflectir o arrefecimento da massa de água induzido pelo intenso evento de afloramento ocorrido no início de Março 1991. O máximo registado em Maio 1992 ocorreu entre dois eventos prolongados de afloramento costeiro (ver Fig. 3.7) e após uma diminuição acentuada da concentração de macronutrientes inorgânicos, em particular silica (ver Anexo D). O máximo relativo de biomassa observado em Setembro 1991 coincidiu com um evento de afloramento costeiro (ver Fig. 3.8) associado ao aumento notório da

concentração de nitratos, silicatos e fosfatos numa região da costa algarvia situada a cerca de 26 km da Estação Laguna (Cravo, 1996; ver Anexo I).

3.1.2.3.3 Concentração de clorofila *a* versus biomassa fitoplanctónica

Na Estação Laguna, a relação entre a concentração de clorofila *a* (Chl *a*) e a biomassa fitoplanctónica no período de Março 1991 a Março 1992 foi positiva e significativa ($p < 0,0000001$). A utilização de um modelo de regressão linear com a concentração de clorofila *a* como variável independente apresentou uma ordenada na origem não significativamente diferente de zero e explicou 67% da variabilidade da biomassa fitoplanctónica (ver Fig. 3.17 A; $R^2_a = 0,670$, $n = 92$, $p < 0,0000001$). Assim, considerou-se que a concentração de clorofila *a* foi um bom indicador da biomassa fitoplanctónica e que o declive da regressão funcional (tipo II) representou a razão C:Chl *a* para o interior do sector oeste da Ria Formosa ($48,8 \pm 2,9 \mu\text{g C} \cdot (\mu\text{g Chl } a)^{-1}$).

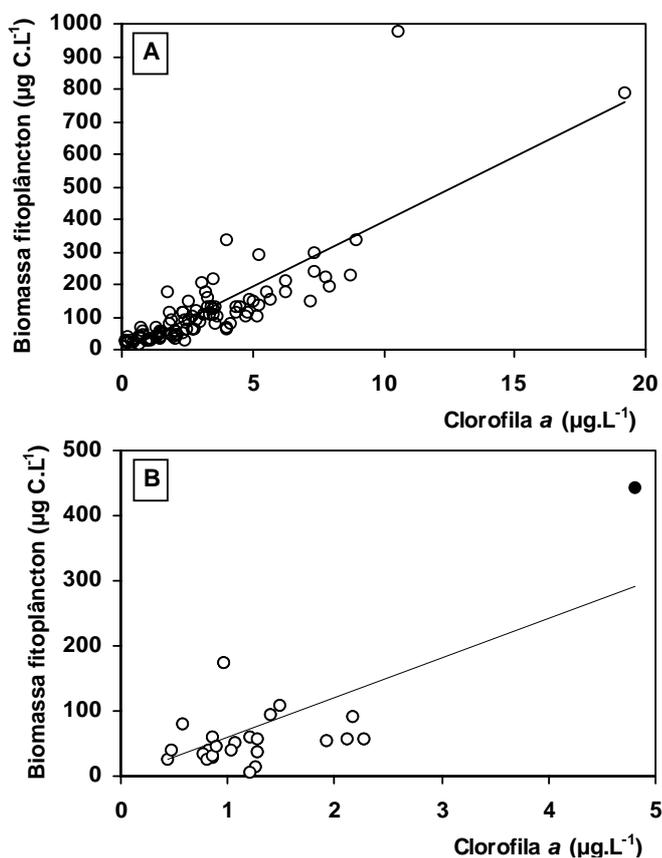


Figura 3.17 - Relação entre a concentração de clorofila *a* (*x*) e a biomassa fitoplanctónica (*y*) nas Estações Laguna (A) e Barra (B) no período de Março 1991 a Março 1992 (○) e 18 Maio 1992 (●), e respectivos modelos de regressão funcional (tipo II). Estação A: $y = 48,8 \pm 2,9 \cdot x$ ($R^2 = 0,67$, $n = 92$, $p < 0,0000001$); Estação B: $y = 96,4 \pm 6,9 \cdot x$ ($R^2 = 0,60$, $n = 25$, $p < 0,0000001$).

Na Estação Barra, a relação entre a concentração de clorofila α (Chl α) e a biomassa fitoplanctónica no período de Março 1991 a Março 1992 não foi significativa ($p=0,055$). Porém, a inclusão dos valores de concentração de clorofila α e biomassa fitoplanctónica observados na Estação Barra no dia 18 Maio 1992, que representaram os máximos absolutos obtidos neste estudo ($447,9 \mu\text{gC.L}^{-1}$ e $4,8 \mu\text{g Chl}\alpha.\text{L}^{-1}$), gerou uma relação significativa entre as duas variáveis ($p<0,05$). A utilização de um modelo de regressão linear com a concentração de clorofila α como variável independente explicou 60% da variabilidade da biomassa fitoplanctónica. O declive da regressão funcional (tipo II) traduziu-se numa razão C:Chl α de $96,4\pm 6,9$ (ver Fig. 3.17 B; $R^2=0,60$, $p<0,00001$, $n=25$, $p<0,000001$). A razão C:Chl α na Estação Laguna foi significativamente inferior à registada na Estação Barra ($p<0,01$). Porém, é importante enfatizar que o estabelecimento de uma relação significativa entre a concentração de clorofila α e a biomassa fitoplanctónica na Estação Barra foi condicionado por um único ponto extremo (18 Maio 1992).

Apesar da ocorrência de relações significativas entre a biomassa fitoplanctónica e a concentração de clorofila α , a razão C:Chl α apresentou uma amplitude de variação de cerca de uma ordem de grandeza ($12\text{-}183 \mu\text{gC}.\mu\text{gChl}\alpha^{-1}$). Na Estação Laguna foram observados valores relativamente elevados em Agosto 1991, coincidentes com o “bloom” do dinoflagelado, aparentemente tóxico, gimnodinóide tipo 1 (ver ponto extremo na Fig. 3.17 A), e no período de Inverno (Fig. 3.18 A). Na Estação Barra os valores máximos, superiores a $120 \mu\text{gC}.\mu\text{gChl}\alpha^{-1}$, foram detectados em Julho e Setembro 1991 e os mínimos em Abril 1991 (Fig. 3.18 B).

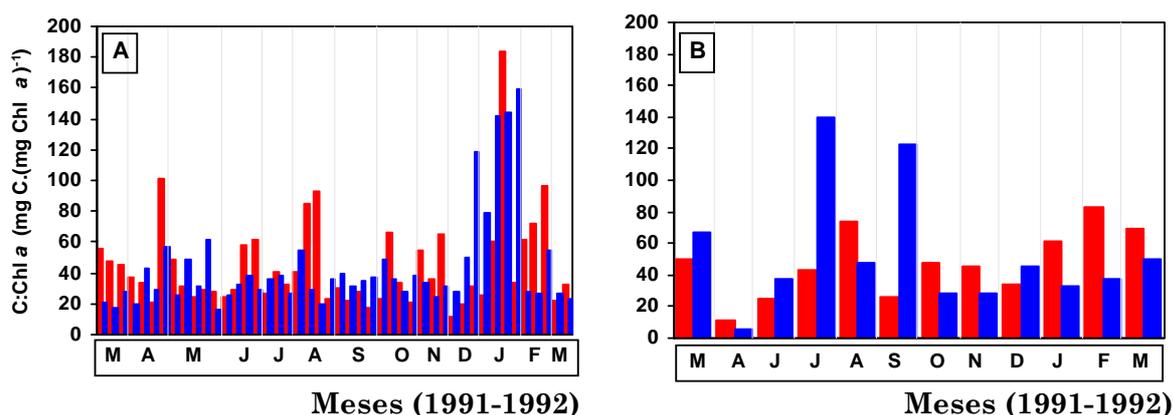


Figura 3.18 - Variação da razão C:Clorofila α ($\text{mgC}.\mu\text{gChl}\alpha^{-1}$) no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março de 1991 a Março de 1992, em situação de baixa-mar (■) e preia-mar (■).

3.1.2.3.4 Abundância e biomassa de grupos específicos de fitoplâncton

(A) Cianobactérias *Synechococcus*

No período de Março 1991 a Julho 1992, a abundância e biomassa de *Synechococcus* na Estação Laguna apresentou valores inferiores no período de Primavera-Verão, superiores no período de Outono-Inverno e valores máximos em Setembro-Outubro (ver Fig. 3.19 A). A abundância de *Synechococcus* correlacionou-se negativa e significativamente com a temperatura ($p < 0,00001$) e I_m ($p < 0,000001$) e não se relacionou de forma significativa com as restantes variáveis ambientais ($p > 0,05$). A variabilidade temporal de *Synechococcus* na Estação Laguna foi claramente dominada pela variação da amplitude de maré e apresentou flutuações amplas entre situações de maré-viva e maré-morta consecutivas, em particular no período entre Julho e Outubro 1991. Este comportamento, associado à ocorrência de abundâncias significativamente superiores na Estação Barra ($p < 0,0001$), de abundâncias significativamente superiores em situação de preia-mar na Estação Laguna ($p < 0,01$) e de uma relação positiva e signifi-

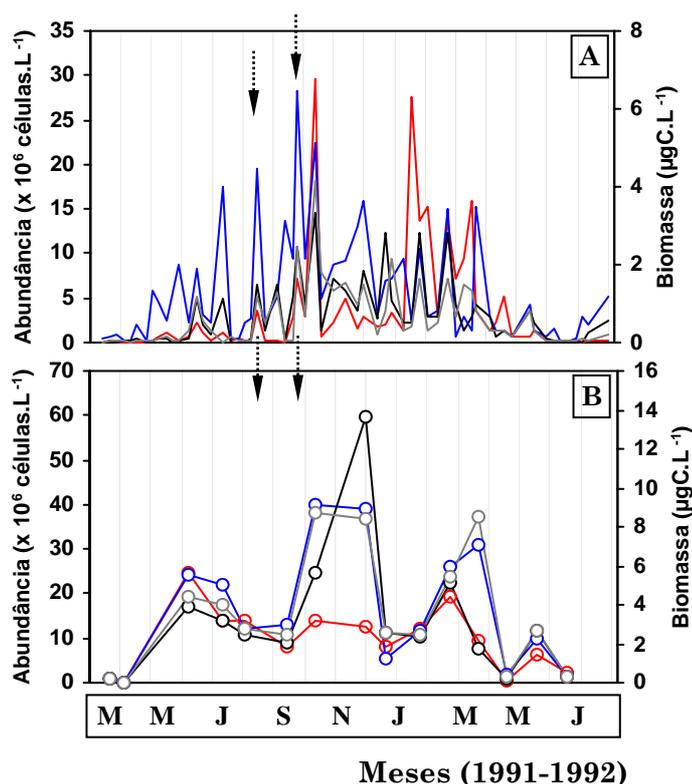


Figura 3.19 - Variação da abundância (células.L⁻¹) e biomassa (µg.C.L⁻¹) de cianobactérias *Synechococcus* no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março de 1991 a Julho de 1992, em baixa-mar (—), preia-mar (—), meia-enchente (—) e meia-vazante (—). As setas assinalam períodos de elevação provável da abundância de *Synechococcus* na Estação Barra (ver texto).

cativa entre a amplitude de maré e a abundância de *Synechococcus* na Estação Laguna ($p < 0,05$), evidenciou a importação deste grupo a partir da zona costeira adjacente. Porém, é interessante enfatizar que no período de Janeiro a Março 1992 a abundância de *Synechococcus* na Estação Laguna atingiu valores máximos em situação de baixa-mar.

Na Estação Barra, as abundâncias e biomassas máximas de *Synechococcus* observaram-se igualmente no período de Outono, entre Outubro e Novembro 1991 (Fig. 3.19 B). Assumindo a aparente exportação de *Synechococcus* do ambiente costeiro para o sistema lagunar, a variabilidade inter-semanal na Estação Laguna, em preia-mar, pode ser indicadora da variabilidade de curto período na zona costeira adjacente. Neste contexto, a ocorrência de máximos relativos de *Synechococcus* na zona costeira em meados de Agosto e, em particular, no final de Setembro após o evento de afloramento costeiro, parece provável (ver setas na Fig. 3.19). Entre Fevereiro e Abril 1992 observou-se um aumento da abundância pronunciado e persistente, seguido de uma diminuição abrupta no período subsequente. A abundância de *Synechococcus* na Estação Barra (Março 1991-Julho 1992) não se relacionou de forma significativa com as variáveis ambientais avaliadas ($p > 0,05$). Porém, fases de acentuado crescimento líquido da assembleia de nanoflagelados applastídicos coincidiram com fases de estabilização (Junho-Julho 1991, Agosto-Setembro 1991) ou declínio de *Synechococcus* (Maio 1992-Junho 1992). Abundâncias de *Synechococcus* elevadas, superiores a 25×10^6 células.L⁻¹, coincidiram sempre com abundâncias de flagelados applastídicos relativamente reduzidas, inferiores a $2,0 \times 10^6$ células.L⁻¹ (ver Fig. 3.20). De facto, a observação microscópica evidenciou uma elevada proporção de nanoflagelados applastídicos com *Synechococcus* no interior de vacúolos digestivos na Estação Barra.

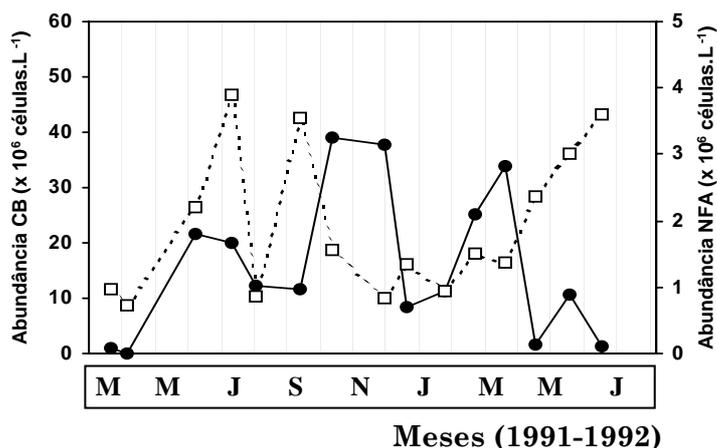


Figura 3.20 - Variação da abundância média ($n=2$) de *Synechococcus* (CB, ●) e de nanoflagelados applastídicos (NFA, □) numa zona da Ria Formosa em contacto com o sistema costeiro adjacente (Estação Barra), em situação de maior influência costeira (meia-enchente e preia-mar), no período de Março de 1991 a Julho de 1992.

(B) Picofitoplâncton eucariótico

No período de Março 1991 a Julho 1992, o picofitoplâncton eucariótico na Estação Laguna apresentou uma ampla variabilidade sazonal com abundâncias e biomassas mínimas no Inverno e um aumento notório a partir de Maio-Junho que culminou com valores máximos em Julho-Agosto 1991 (Fig. 3.21 A). Em 1991, este aumento foi antecedido por uma diminuição intensa e persistente da abundância de nanoflagelados applastídicos e de ciliados (ver Fig. 3.9 A). Ao contrário de *Synechococcus*, a abundância de picofitoplâncton eucariótico na Estação Laguna correlacionou-se positiva e significativamente com a temperatura e I_m ($p < 0,0000001$).

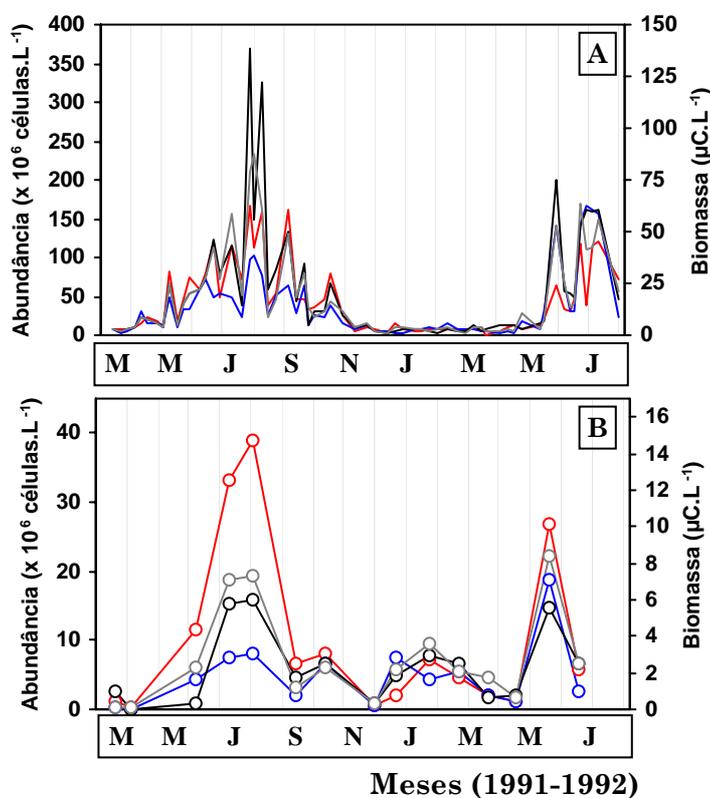


Figura 3.21 - Variação da abundância (células.L⁻¹) e biomassa (µgC.L⁻¹) de picofitoplâncton no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março de 1991 a Julho de 1992, em baixa-mar (—●—), preia-mar (—○—), meia-enchente (—●—) e meia-vazante (—○—).

A abundância de picofitoplâncton eucariótico na Estação Barra apresentou um ciclo sazonal similar ao observado na Estação Laguna mas de menor amplitude (Fig. 3.21 B). A existência de abundâncias de picofitoplâncton sistematicamente inferiores na Estação Barra, abundâncias significativamente inferiores em situação de preia-mar na Estação Laguna ($p < 0,01$) e superiores em situação de baixa-mar na Estação Barra sugeriu que, ao contrário das cianobactérias, este grupo de picofitoplâncton foi

exportado das zonas interiores do sistema lagunar para a zona costeira adjacente. Na Estação Barra, a abundância de picofitoplâncton eucariótico correlacionou-se positiva e significativamente com a temperatura ($p < 0,0000001$) e I_m ($p < 0,01$), tal como na Estação Laguna, e positiva e significativamente com a abundância de nanoflagelados aplastídicos ($p < 0,05$). Porém, quando consideradas apenas as situações de maior influência costeira (preia-mar e enchente), a relação com a temperatura foi a única significativa ($p < 0,0001$).

(C) Flagelados plastídicos

No período de Março 1991 a Julho 1992, a abundância de flagelados plastídicos na Estação Laguna apresentou uma variação sazonal nítida com valores máximos na Primavera e Verão e valores mínimos no Inverno (Fig. 3.22 A). Contudo, na Primavera, em 1991 e 1992, ocorreram flutuações frequentes e de grande amplitude, tendo sido registados neste período os valores máximos e mínimos absolutos de abundância e bio-

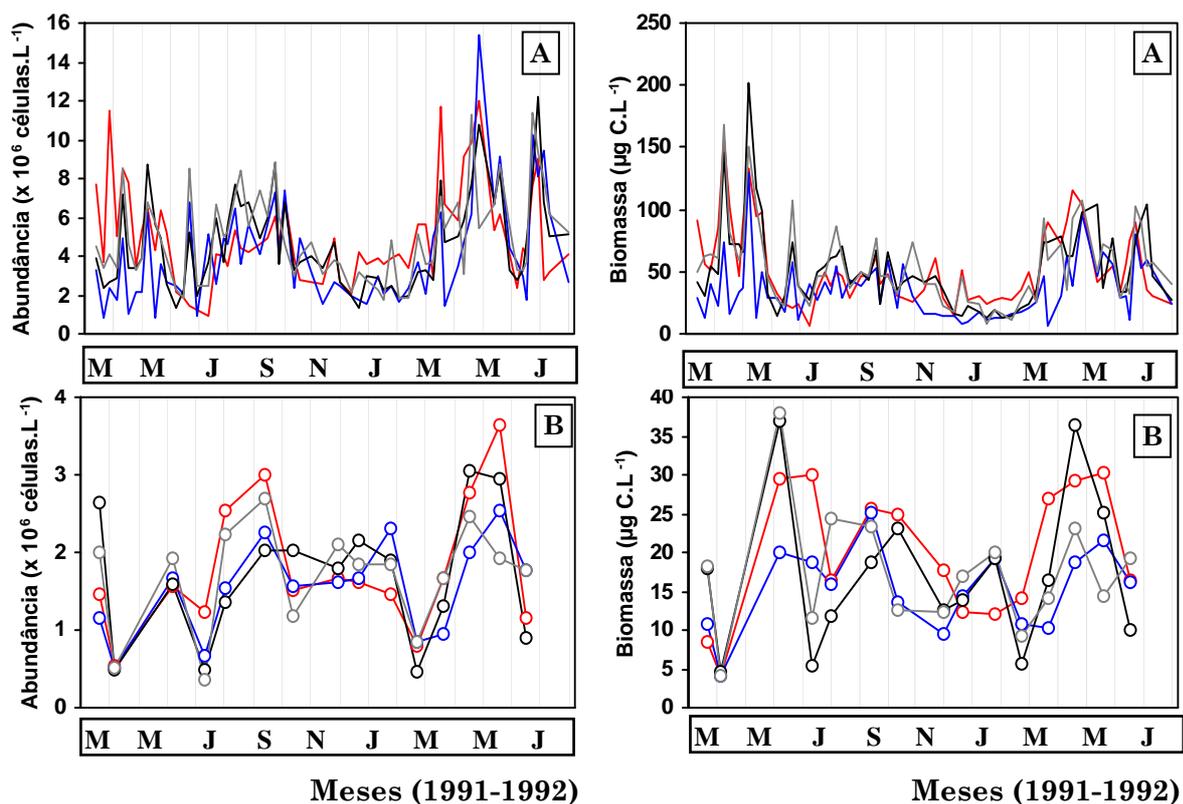


Figura 3.22 - Variação da abundância (coluna esquerda) e biomassa (coluna direita) de flagelados plastídicos (com exclusão de dinoflagelados) no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março de 1991 a Julho de 1992, em baixa-mar (—), preia-mar (—), meia-enchente (—) e meia-vazante (—).

massa deste grupo. No ano de 1991, esta variabilidade inter-semanal intensa ocorreu também no caso dos nanoflagelados aplastídicos e dos ciliados, dominados por tintinídeos (Fig. 3.9 A; ver Capítulo V). A biomassa total de flagelados plastídicos apresentou máximos acentuados na Primavera, em 1991 e 1992, sendo a diferenciação entre as situações de Primavera e Verão mais notória que a registada no caso da abundância (Fig. 3.22 A). Este facto resultou da predominância de criptofíceas de dimensões relativamente elevadas ($25-145 \mu\text{m}^3.\text{célula}^{-1}$) na Primavera e da sua substituição por fitoplanctontes de dimensões significativamente inferiores no restante período do ano (Fig. 3.23 A). A diminuição acentuada da biomassa observada entre 7 de Maio e 6 de Junho 1991 incluiu períodos onde a concentração de nutrientes foi muito reduzida, com valores de DIN de $0,7 \mu\text{M}$ e níveis de nitratos não detectáveis (14 Maio 1991, ver Tab. III.1). Na Estação Laguna, a abundância e biomassa de flagelados plastídicos correlacionaram-se positiva e significativamente com a temperatura ($p < 0,00001$) e I_m ($p < 0,001$) e a biomassa correlacionou-se positiva e significativamente com a abundância total de ciliados ($p < 0,01$) e, mais intensamente, com a abundância de tintinídeos ($p < 0,001$).

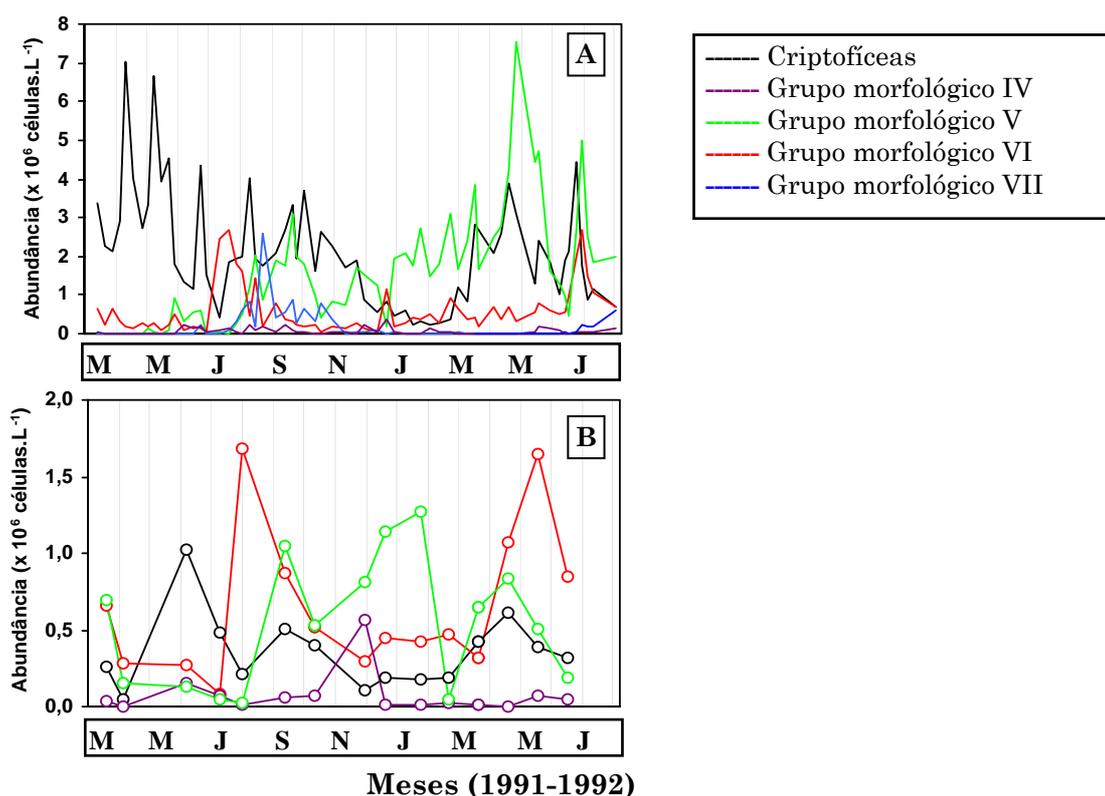


Figura 3.23 - Variação da abundância média ($n=4$) de criptofíceas e de diversos grupos morfológicos de flagelados plastídicos com contribuição média superior a 2% no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março 1991 a Julho de 1992.

De entre os grupos de flagelados plastídicos considerados, as euglenófitas foram detectadas pontualmente em 2,2% das amostras da Estação Laguna, o grupo morfológico VII (ver Tab. III.4) foi detectado de forma persistente apenas nos períodos de Verão de 1991 e 1992 e o grupo VIII apenas nos meses de Março 1991 e 1992. O grupo IV ocorreu durante todo o período de amostragem embora com concentrações relativamente reduzidas. As criptófitas, que representaram, em média 70% da biomassa de flagelados plastídicos e 33% da biomassa fitoplanctónica na Estação Laguna, e os grupos V e VI apresentaram uma variabilidade claramente sazonal com abundâncias máximas na Primavera, no caso das criptófitas e grupo V, e no Verão no caso do grupo VI (Fig. 3.23 A).

Na Estação Laguna, a abundância de criptófitas relacionou-se positiva e significativamente com a temperatura e I_m ($p < 0,001$). A abundância de criptófitas apresentou máximos pronunciados e uma elevada variabilidade inter-semanal na Primavera, em particular em 1991, período onde foi observada uma elevada proporção de criptófitas em divisão. Em 1991, as intensas flutuações na abundância de criptófitas coincidiram com variações intensas, paralelas ou ligeiramente desfasadas, na abundância de tintinídeos (ver Capítulo V). No ano de 1992, o aumento da abundância de criptófitas em Março-Abril coincidiu igualmente com o aumento da abundância de tintinídeos. De facto, no período de Março 1991 a Março 1992, a abundância e biomassa de criptófitas correlacionaram-se positiva e significativamente com a abundância total de ciliados ($p < 0,01$) e, mais fortemente, com a abundância de tintinídeos ($p < 0,001$). O início da fase de declínio persistente das criptófitas, em Maio 1991, coincidiu com a ocorrência de concentrações de nutrientes, em particular DIN, muito reduzidas (ver Tab. III.1) e densidades máximas de *Mesodinium rubrum* (ver Fig. 3.24), ciliado que fagocita específica e exclusivamente criptófitas. Todavia, a fase de recuperação relativa das criptófitas observada a partir de Julho 1991, após o declínio de *M. rubrum*, apresentou abundâncias notoriamente inferiores às atingidas na Primavera (Fig. 3.24). Em 1992, a abundância relativamente elevada de criptófitas registada no início de Abril coincidiu com uma abundância de *Mesodinium rubrum* não detectável enquanto a diminuição observada no início de Junho coincidiu com densidades elevadas de *M. rubrum* (38×10^3 células.L⁻¹).

Na Estação Barra, a abundância de flagelados plastídicos apresentou uma variação sazonal menos ampla que na Estação Laguna, com valores máximos na Primavera e final do Verão e valores relativamente elevados no Inverno. Os máximos de biomassa, detectados na Primavera, em 1991 e 1992, reflectiram o comportamento das criptófitas no interior da laguna (Fig. 3.22 B). A abundância de flagelados plastídicos na Estação Barra não se relacionou de forma significativa com as variáveis ambientais avaliadas ($p > 0,05$). Porém, a biomassa relacionou-se de forma positiva e significativa com a temperatura ($p < 0,05$), I_m ($p < 0,01$) e com a abundância de *Mesodinium rubrum*

($p < 0,001$). Quando consideradas apenas as situações de maior influência costeira (preia-mar e enchente), a relação com I_m foi a única significativa ($p < 0,05$).

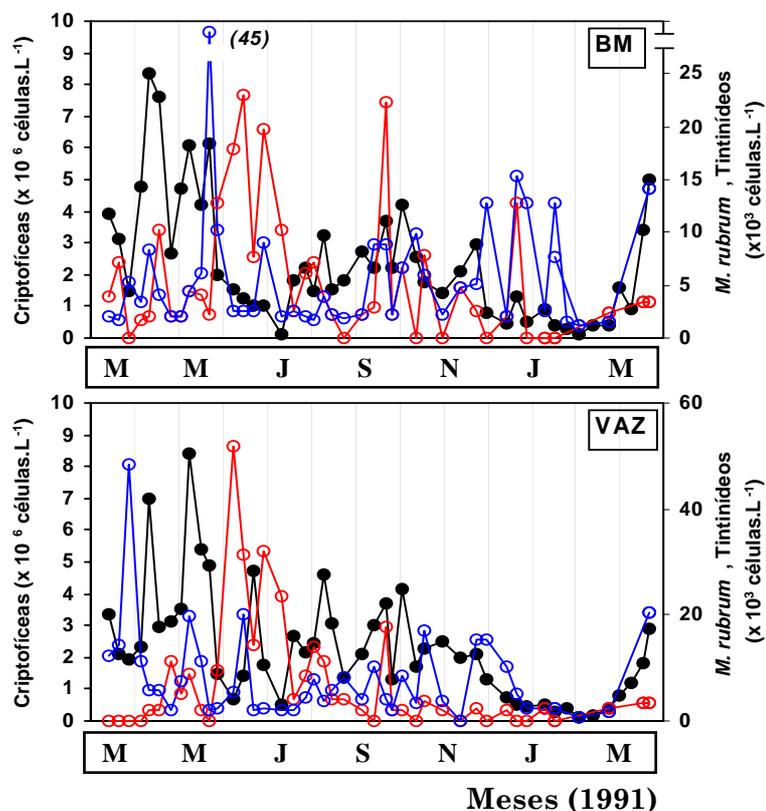


Figura 3.24 - Variação da abundância de criptofíceas (●) e grupos de predadores potenciais, tintínídeos (○) e *Mesodinium rubrum* (○), no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) no período de Março 1991 a Março 1992, em situação de baixa-mar (BM) e meia-vazante (VAZ).

No geral, a variabilidade das criptofíceas na Estação Barra reflectiu a dinâmica deste grupo no interior da laguna. Assim, e tal como na Estação Laguna, a abundância de criptofíceas apresentou valores máximos na Primavera e mínimos no Inverno (Fig. 3.26 B) e relacionou-se de forma positiva e significativa com a temperatura ($p < 0,05$), I_m ($n=60$, $p < 0,001$) e com a abundância total de ciliados ($p < 0,01$), tintínídeos ($p < 0,05$) e *Mesodinium rubrum* ($p < 0,0001$). Quando consideradas apenas as situações de maior influência costeira (preia-mar e enchente), as relações positivas com I_m ($p < 0,001$) e com a abundância de tintínídeos ($p < 0,01$) e *Mesodinium rubrum* ($p < 0,05$) foram as únicas significativas. Tal como na Estação Laguna, a densidade máxima de *Mesodinium rubrum* foi antecedida por uma diminuição acentuada da abundância de criptofíceas (Fig. 3.25 A).

Ao contrário das criptofíceas, a abundância do grupo morfológico V, que incluiu os nanoflagelados plásticos de menores dimensões (2-5 μm), apresentou valores máximos no Inverno (Fig. 3.23 B) e relacionou-se negativa e significativamente com a

temperatura ($p < 0,05$), I_m ($p < 0,001$), com abundância de tintinídeos ($p < 0,05$) e, mais fortemente, com a abundância total de ciliados ($p < 0,001$). Quando consideradas apenas as situações de maior influência costeira (preia-mar e enchente), as relações negativas com I_m ($p < 0,01$) e com a abundância de tintinídeos ($p < 0,05$) foram as únicas significativas. Porém, no geral, densidades elevadas de flagelados do grupo morfológico V, superiores a $0,8 \times 10^6$ células.L⁻¹, coincidiram com abundâncias de ciliados relativamente reduzidas, inferiores a ca. 10×10^3 células.L⁻¹, e fases de acentuado crescimento líquido deste grupo de flagelados plásticos coincidiram com fases de declínio da abundância de ciliados (ver Fig. 3.25 B).

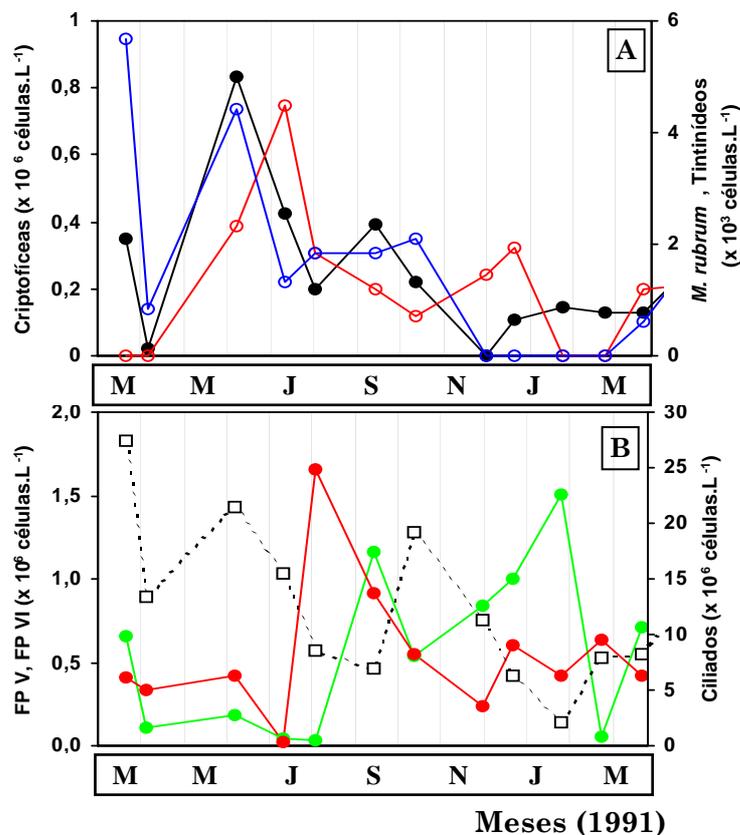


Figura 3.25 - Variação da abundância média ($n=2$) de (A) criptofíceas (●), tintinídeos (○), *Mesodinium rubrum* (○), (B) nanoflagelados plásticos pertencentes aos grupos morfológicos V (FP V, ●) e VI (FP VI, ●) e ciliados (□) na Estação Barra, em situação de maior influência costeira (preia-mar e meia-enchente), no período de Março 1991 a Março 1992.

O grupo morfológico VI exibiu abundâncias máximas na Primavera 1992 e Verão 1991 e reduzidas no período de Inverno (Fig. 3.23 B) e não se relacionou de forma significativa com as restantes variáveis analisadas ($p > 0,05$). No período de Verão, abundâncias máximas deste grupo coincidiram com densidades de ciliados relativamente reduzidas mas o mesmo não ocorreu no período de Outono-Inverno (Fig. 3.25 B).

(D) Dinoflagelados plastídicos

No período entre Março 1991 e Junho 1992, a abundância e biomassa de dinoflagelados plastídicos na Estação Laguna apresentaram uma variação sazonal notória com valores máximos em Agosto 1991 causados pelo “bloom” de uma espécie microplanctónica designada gimnodinóide tipo 1 (Fig. 3.26 A). Esta espécie, possivelmente tóxica, foi detectada em apenas 9% das amostras e atingiu uma abundância máxima de 527×10^3 células.L⁻¹. Tal como previamente referido, este evento coincidiu com a ocorrência de elevada mortalidade de bivalves e peixes na Ria Formosa o que induziu a primeira interdição de apanha de moluscos bivalves na Ria Formosa e zona costeira adjacente, iniciada a 01 Agosto 1991, e executada a pedido do Ministério da Defesa. A nível da biomassa, o máximo relativo registado na Primavera deveu-se ao contributo de *Prorocentrum micans* (Fig. 3.26 A). A abundância e biomassa de dinoflagelados na Estação Laguna correlacionaram-se positiva e significativamente com a amplitude de maré ($p < 0,01$) e de forma não significativa com as restantes variáveis avaliadas ($p > 0,05$).

De entre os *taxa* com contribuições médias individuais superiores a 2% na Estação Laguna, as formas gimnodinóides inferiores a 10 μm e *Prorocentrum triestinum* apresentaram abundâncias máximas no Inverno e correlacionaram-se negativa e significativamente com a temperatura e I_m ($p < 0,0000001$). No mês de Julho 1991 observaram-se igualmente concentrações elevadas de gimnodinóides nanoplanctónicos (Fig. 3.27 A). As abundâncias máximas destes grupos coincidiram com abundâncias mínimas de ciliados (ver Fig. 3.9 A). Ao contrário dos *taxa* referidos, alguns grupos de dinoflagelados exibiram abundâncias mínimas ou nulas no Inverno e abundâncias máximas no início da Primavera, caso das formas gimnodinóides superiores a 20 μm e *Prorocentrum micans*, ou final da Primavera, caso de *Heterocapsa* spp. (Fig. 3.27 A). O máximo absoluto de *Heterocapsa* ocorreu após a diminuição da abundância de microciliados (ver Capítulo V). *Heterocapsa* apresentou relações positivas e significativas com a temperatura, I_m ($p < 0,001$) e com a abundância de nanoflagelados aplastídicos ($p < 0,01$). *Scrippsiella* spp. relacionou-se negativa e significativamente com a abundância de tintinóides ($p < 0,05$) e positiva e significativamente com a temperatura ($p < 0,0001$) e apresentou densidades máximas após *Heterocapsa*, no período de Verão. Porém, *Scrippsiella* spp. exibiu um declínio acentuado durante o período de “bloom” do gimnodinóide tipo 1 e uma recuperação posterior. O gimnodinóide tipo 1 dominou completamente a comunidade de dinoflagelados na primeira quinzena de Agosto (ver Fig. 3.27 A), a nível de abundância e de biomassa.

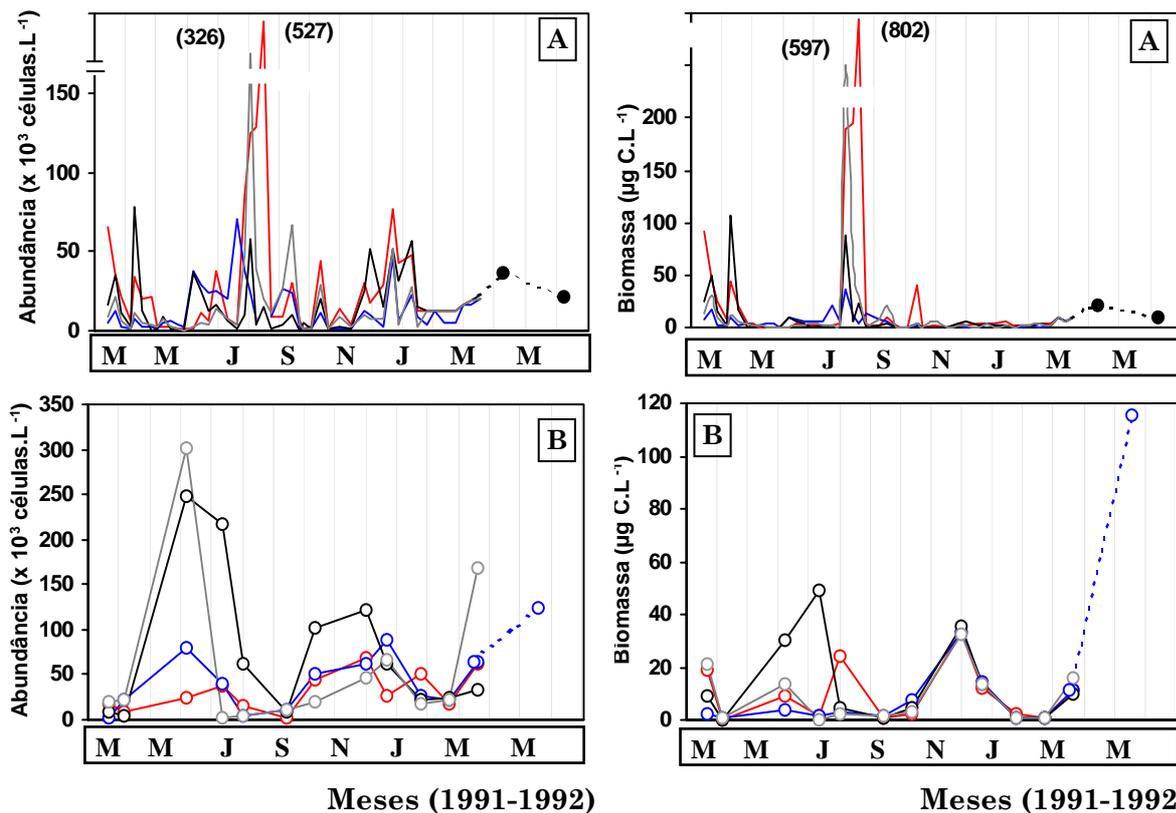
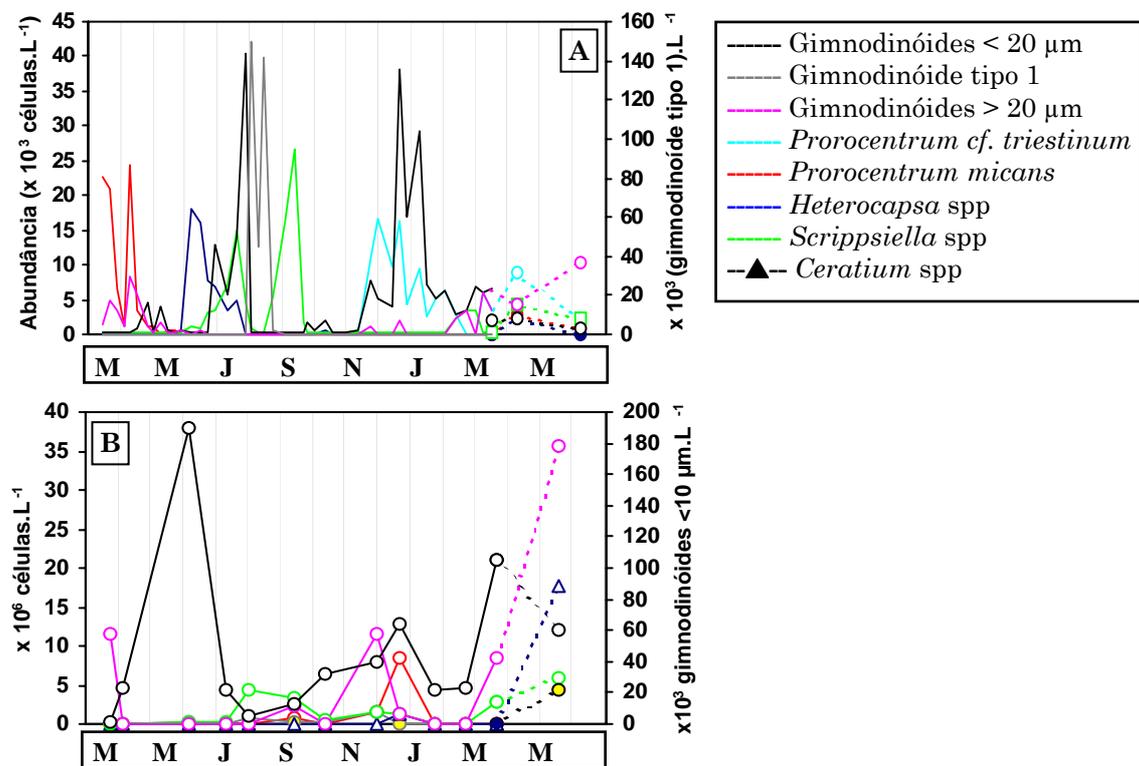


Figura 3.26 - Variação da abundância (coluna esquerda) e biomassa (coluna direita) de dinoflagelados plásticos no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março de 1991 a Junho de 1992, em baixa-mar (—), preia-mar (—), meia-enchente (—) e meia-vazante (—).

Na Estação Barra, a variação sazonal da abundância de dinoflagelados foi dominada pela variabilidade das formas gimnodinóides inferiores a 10 μm e apresentou valores máximos no final da Primavera e no Outono (Fig. 3.26 B). O valor máximo observado no início de Junho ocorreu após um intenso evento de convergência costeira e o máximo em Outubro-Novembro ocorreu num período antecedido por transportes de Ekman em direcção à costa não muito intensos (ver Fig. 3.7). Relativamente à biomassa, registou-se um máximo pronunciado em Maio 1992. Durante este evento, simultâneo com um aumento notório da concentração de diatomáceas (Fig. 3.28 B) e com a concentração máxima de clorofila *a* detectada na Estação Barra (ver Fig. 3.15 B), *Dinophysis acuta* e *Dinophysis tripos*, produtoras de toxinas diarreicas (DSP), constituíram 73% da biomassa de dinoflagelados. Adicionalmente, observaram-se valores de biomassa de dinoflagelados relativamente elevados em Novembro, dominados por formas gimnodinóides microplanctónicas e *Ceratium limulus*. O valor máximo em situação de vazante, observado em Julho 1991, deveu-se à ocorrência de *Dinophysis acuta* e o máximo relativo em Agosto 1991, em situação de baixa-mar, deveu-se ao “bloom” do gimnodinóide tipo 1 (Fig. 3.26 B). O transporte de Ekman médio nos quatro dias que antecederam as colheitas ($Q_{y,4}$) correlacionou-se de forma positiva e significativa com a biomassa ($p < 0,05$) e a abundância de dinoflagelados na Estação Barra ($p < 0,01$).



Meses (1991-1992)

Figura 3.27 - Variação da abundância média (n=4) de grupos específicos de dinoflagelados plastídicos com contribuição média superior a 2% no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março 1991 a Junho de 1992.

De entre os *taxa* com contribuições médias individuais superiores a 2% na Estação Barra, as formas gimnodinóides inferiores a 10 μm apresentaram abundâncias máximas em Junho e valores relativamente elevados no Outono (Fig. 3.27 B) e relacionaram-se positiva e significativamente com Q_v ($p < 0,01$). *Scrippsiella* apresentou densidades máximas na Primavera-Verão e relacionou-se positiva e significativamente com a temperatura ($p < 0,01$). As formas gimnodinóides microplanctónicas apresentaram densidades elevadas na Primavera, em particular em Maio 1992. De facto, durante este período, foram registadas as densidades máximas para diversas espécies microplanctónicas (*Ceratium furca*: $4,5 \times 10^3$ células. L^{-1} ; gimnodinóides: $34,1 \times 10^3$ células. L^{-1} ; *Scrippsiella* spp.: $6,0 \times 10^3$ células. L^{-1} ; *Dinophysis* spp.: $17,8 \times 10^3$ células. L^{-1}). Em Novembro, num período antecedido por transportes de Ekman não muito intensos em direcção à costa, observaram-se densidades relativamente elevadas de dinoflagelados microplanctónicos, dominados por formas gimnodinóides e *Ceratium limulus* (Fig. 3.27 B).

(E) Diatomáceas

No período entre Março 1991 e Julho 1992, a abundância e biomassa de diatomáceas na Estação Laguna apresentaram uma variação sazonal acentuada, com valores máximos no período de Verão (Julho) e valores mínimos no período de Outono-Inverno (Fig. 3.28 A). Este padrão, observado em todas as situações de maré analisadas, foi condicionado essencialmente pela variabilidade das espécies *Thalassiosira* spp. e *Chaetoceros* spp. (Fig. 3.29 A). Em paralelo, o contributo de *Guinardia striata* a nível do máximo de biomassa em Julho 1991 foi igualmente importante. A abundância e biomassa de diatomáceas na Estação Laguna correlacionaram-se positiva e significativamente com a temperatura ($p < 0,0000001$) e I_m ($p < 0,00001$).

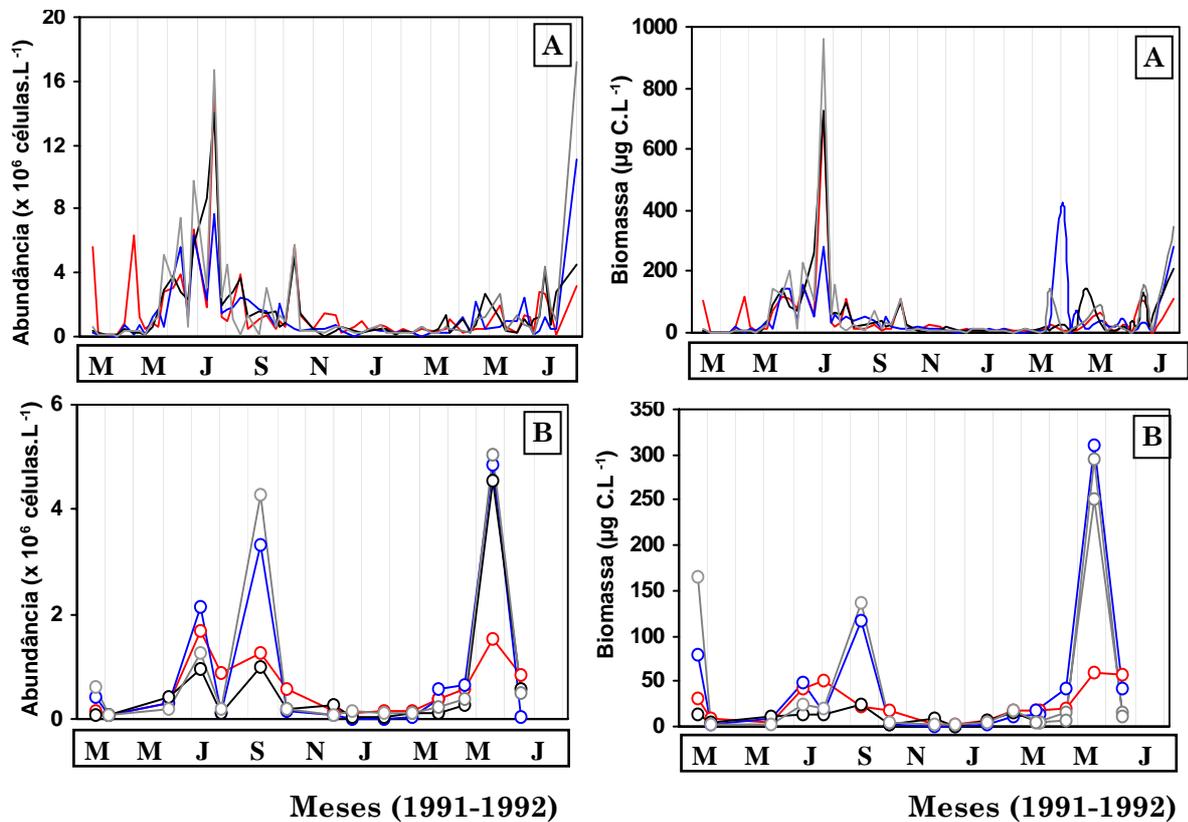


Figura 3.28 - Variação da abundância (coluna esquerda) e biomassa (coluna direita) de diatomáceas no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março de 1991 a Julho de 1992, em baixa-mar (—), preia-mar (—), meia-enchente (—) e meia-vazante (—).

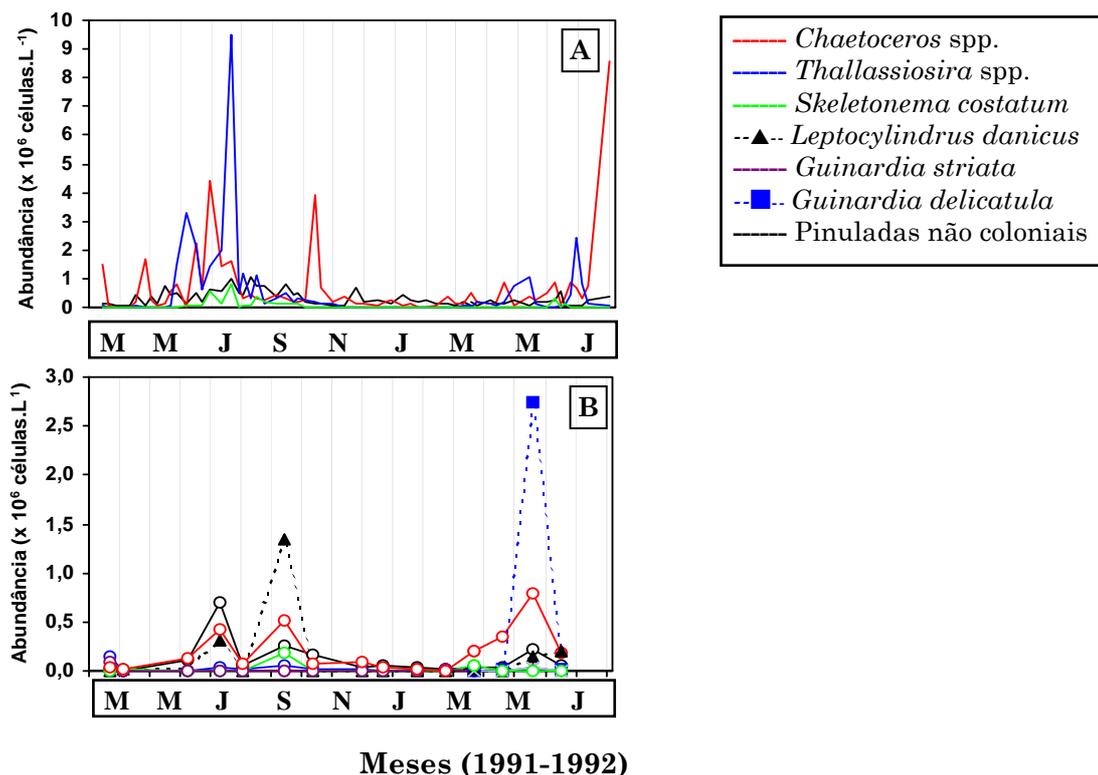


Figura 3.29 - Variação da abundância média (n=4) de grupos específicos de diatomáceas com contribuição média superior a 2% no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março 1991 a Julho de 1992.

Na Estação Barra, a abundância e biomassa de diatomáceas em situação de baixa-mar apresentaram valores máximos em Julho 1991 e Maio 1992, associados a *Chaetoceros* spp. e *Guinardia delicatula*, respectivamente. Em situação de enchente e preia-mar registaram-se abundâncias máximas em Setembro 1991 e Maio 1992, dominadas por *Leptocylindrus danicus* e *Guinardia delicatula*, respectivamente (Fig. 3.29 B). O “bloom” de diatomáceas em Setembro 1991 ocorreu durante um evento de afloramento costeiro (ver Fig. 3.8) e em associação com um aumento notório da concentração de macronutrientes inorgânicos (ver Anexo I). O “bloom” de Maio 1992 ocorreu entre dois períodos prolongados de regime de afloramento costeiro. Ao contrário da Estação Laguna, a variabilidade a nível da biomassa na Estação Barra apresentou um padrão claramente bimodal com máximos na Primavera (Março 1991 e Maio 1992), causados por *Guinardia striata* e *Guinardia delicatula*, respectivamente, e em Setembro 1991, em associação com *Leptocylindrus danicus* (Fig. 3.28 B). Este comportamento das diatomáceas reflectiu-se claramente na variabilidade da biomassa de fitoplâncton (ver Fig. 3.16 B).

No período de Março 1991 a Junho 1992, a abundância e biomassa de diatomáceas na Estação Barra correlacionaram-se positiva e significativamente com a temperatura ($p < 0,01$) e com I_m ($p < 0,0000001$). Ao contrário dos dinoflagelados, a abundância de

diatomáceas correlacionou-se negativa e significativamente com $Q_{y,t}$ ($p < 0,01$). Quando consideradas apenas as situações de maior influência oceânica (preia-mar e enchente), estas relações mantiveram-se significativas embora estatisticamente menos fortes ($p < 0,01$). No geral, as diatomáceas dominantes na Estação Barra apresentaram abundâncias máximas no período de Primavera, no caso de *Guinardia striata*, *Guinardia delicatula*, *Skeletonema costatum*, *Guinardia* spp. e/ou *Dactyliosolen* e *Thalassiosira* spp., ou no Verão no caso de *Chaetoceros* spp., *Leptocylindrus* spp. e diatomáceas pinuladas não coloniais (Fig. 3.29 B).

(F) *Mesodinium rubrum*

O ciliado *Mesodinium rubrum* foi detectado durante quase todo o período de amostragem e apresentou uma variabilidade sazonal marcada com abundâncias máximas entre Junho e Julho e abundâncias mínimas no período de Outono-Inverno, nas duas estações (Fig. 3.30). A abundância e biomassa de *M. rubrum* correlacionaram-se positiva e significativamente com a temperatura ($p < 0,0000001$) e I_m ($p < 0,0001$) nas Estações Laguna e Barra e com a abundância de criptofíceas nas Estações Laguna ($p < 0,05$) e Barra ($p < 0,0001$). A ocorrência de densidades máximas deste ciliado coincidiu com uma diminuição notória na abundância de criptofíceas na Estação Laguna (ver Fig. 3.24) e na Estação Barra (ver Figs. 3.25 A).

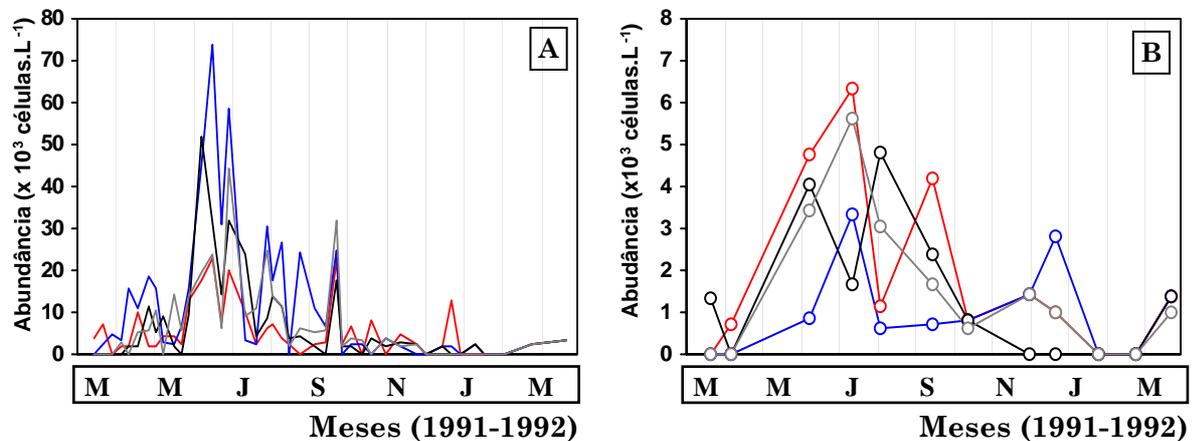


Figura 3.30 - Variação da abundância de *Mesodinium rubrum* no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março de 1991 a Março de 1992, em baixa-mar (—●—), preia-mar (—●—), meia-enchente (—●—) e meia-vazante (—●—).

3.1.2.3.5 Estrutura específica da comunidade fitoplanctónica

(A) Estação Laguna

No período de Março 1991 a Março 1992, a variação sazonal da abundância de fitoplâncton na Estação Laguna (Fig. 3.16 A) foi completamente dominada pela variabilidade do picofitoplâncton eucariótico (Fig. 3.21 A). Este grupo apresentou contribuições superiores na Primavera-Verão, com um valor máximo de 99% em Julho 1991, e contribuições inferiores no Outono-Inverno, com um mínimo de 14% registado em Janeiro 1992. Em termos relativos, *Synechococcus* substituiu o picofitoplâncton no período de Outono-Inverno e apresentou uma contribuição máxima de 75% em Janeiro 1992 e mínima de 0,03% em Julho 1991. De facto, a abundância de *Synechococcus* correlacionou-se negativa e significativamente com a abundância de picofitoplâncton eucariótico ($p < 0,001$). Os flagelados plastídicos, diatomáceas, dinoflagelados e *Mesodinium rubrum* apresentaram um papel menos relevante na variabilidade sazonal da abundância de fitoplâncton. Os dinoflagelados e *Mesodinium rubrum* exibiram contribuições sistematicamente inferiores a 1% e os flagelados plastídicos e as diatomáceas representaram entre 0,8-57% e 0,01-27% da abundância total de fitoplâncton, respectivamente. Os valores máximos foram observados em Março no caso dos flagelados e em Julho no caso das diatomáceas.

Relativamente à variação sazonal da biomassa, a composição média da comunidade fitoplanctónica nas quatro fases de maré analisadas foi dominada, durante a maior parte do ciclo anual, pelos flagelados plastídicos. No final do Inverno 1991, início do estudo, os dinoflagelados, dominados por *Prorocentrum micans*, constituíram ca. 35% da biomassa total. Durante a Primavera, os flagelados, dominados por criptofíceas, apresentaram biomassas máximas ($200 \mu\text{gC.L}^{-1}$) mas extremamente variáveis e foram o grupo dominante representando, no máximo, ca. 80% da biomassa total, em Maio. No período de Junho a Julho, após o declínio das criptofíceas, as diatomáceas constituíram o grupo dominante. Este grupo atingiu uma biomassa máxima de $950 \mu\text{gC.L}^{-1}$ em Julho, e representou, no máximo, 91% da biomassa total de fitoplâncton. Entre Junho e Julho observou-se uma alternância entre *Chaetoceros* spp. e *Thalassiosira* spp. Neste período, o ciliado *Mesodinium rubrum* apresentou valores máximos de biomassa ($40 \mu\text{gC.L}^{-1}$) mas uma contribuição relativa máxima de apenas 11%. Após o “bloom” de diatomáceas, no final de Julho, o picofitoplâncton eucariótico apresentou valores máximos de biomassa ($130 \mu\text{gC.L}^{-1}$) e uma contribuição relativa máxima de 41%. O mês de Agosto foi dominado pelo “bloom” do dinoflagelado gimnodinóide tipo 1, provavelmente tóxico, que exibiu uma biomassa máxima, em situação de baixa-mar, de $802 \mu\text{gC.L}^{-1}$ e representou, no máximo, 61% da biomassa total de fitoplâncton (Fig. 3.31). Os “blooms” de diatomáceas e do gimnodinóide tipo 1 foram responsáveis pelo ciclo sazonal unimodal observado no interior da Ria Formosa.

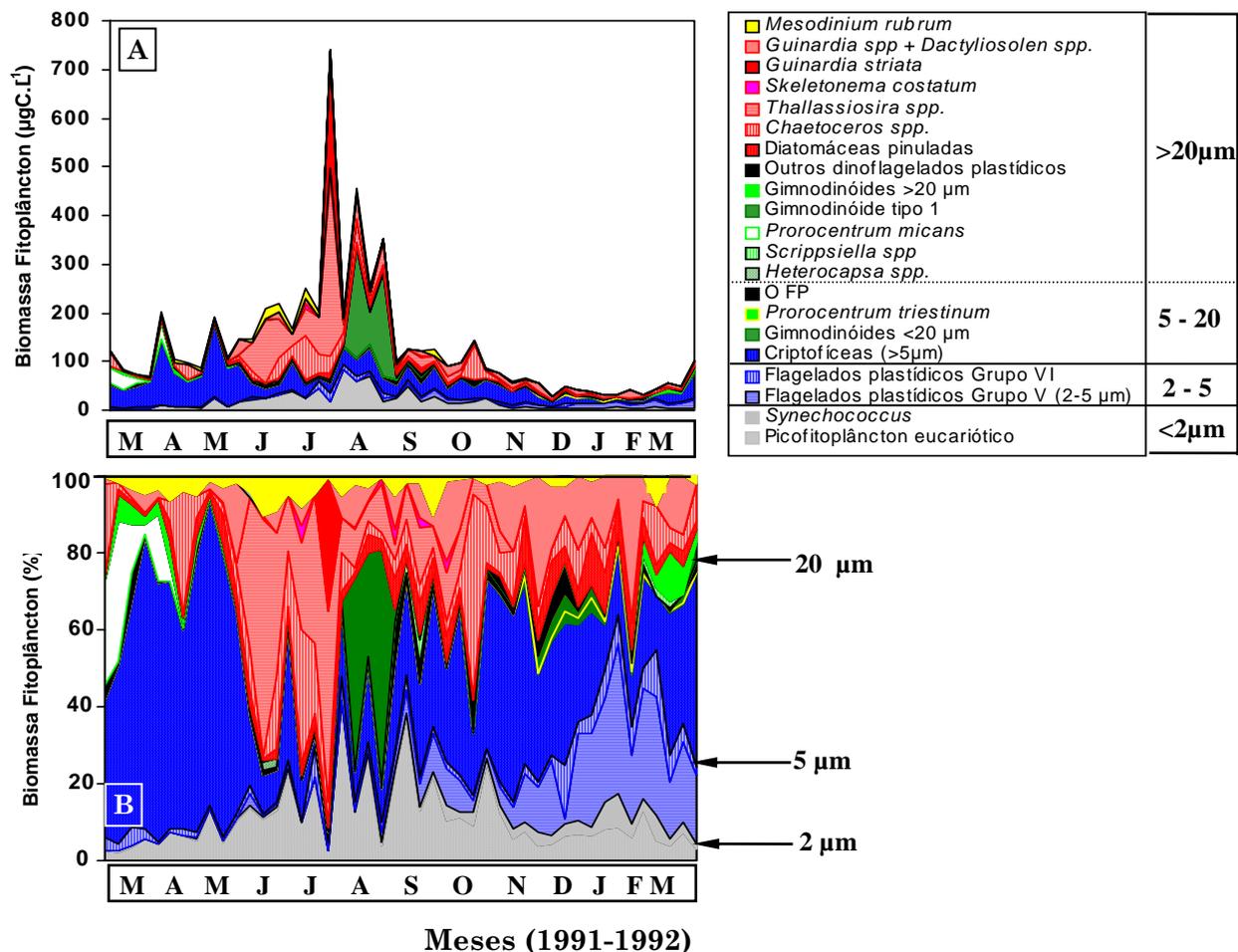


Figura 3.31 - Variação da biomassa média (n=4) de grupos específicos de fitoplâncton no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), no período de Março de 1991 a Março de 1992 (A), e sua contribuição relativa para a biomassa total (B), com indicação aproximada das respectivas classes dimensionais. Picofitoplâncton: cinzento; Flagelados plastídicos: azul; Dinoflagelados: verde; Diatomáceas; vermelho; *Mesodinium rubrum*: amarelo.

Após o “bloom” da espécie gimnodinóide tipo 1, a biomassa de dinoflagelados, dominada por formas peridinóides de dimensões ligeiramente acima de 20 µm (*Heterocapsa* spp. e *Scrippsiella* spp.), aumentou. Porém, a biomassa máxima atingida, ca. 10 µgC.L⁻¹ em Setembro, foi equivalente a uma contribuição de apenas 6% da biomassa de fitoplâncton. No período de Outono-Inverno, observou-se uma diminuição geral da biomassa de criptofíceas, diatomáceas e picofitoplanctontes eucarióticos. As diatomáceas, dominadas por formas pinuladas, incluindo *Asterionellopsis glacialis*, e pelo complexo *Dactyliosolen* spp. e/ou *Guinardia* spp., apresentaram uma contribuição média de 26% e contribuições geralmente inferiores a 40%. Neste período, os flagelados plastídicos representaram de novo o grupo dominante a nível da biomassa com contribuições geralmente entre 42 e 72% e uma contribuição média de 56%. No período de Novembro-Dezembro registaram-se biomassas máximas de *Prorocentrum triestinum* (5,3 µgC.L⁻¹) e formas gimnodinóides inferiores a 10 µm (3,0 µgC.L⁻¹), ambos

dinoflagelados nanoplânctônicos. Porém, estes valores representaram, no máximo, apenas 5% e 4% da biomassa de fitoplâncton, respectivamente. No período de Outubro a Dezembro 1991, as criptofíceas foram claramente o grupo dominante. Todavia, de meados de Dezembro 1991 a Fevereiro 1992, o aumento da biomassa dos flagelados plastídicos com dimensões inferiores a 5 μm , pertencentes ao grupo morfológico V, conduziu à dominância relativa deste grupo que representou, neste período, 20 a 39% da biomassa total de fitoplâncton. As cianobactérias *Synechococcus* apresentaram biomassas máximas entre Janeiro e Fevereiro 1992 (6,9 $\mu\text{gC.L}^{-1}$) mas o seu contributo relativo para a biomassa atingiu, no máximo, 9% em Janeiro 1992 (Fig. 3.31). No final do período avaliado, entre finais de Fevereiro e Março 1992, a biomassa de criptofíceas aumentou cerca de 10x e atingiu um valor máximo de 84,5 $\mu\text{gC.L}^{-1}$. Neste período, as criptofíceas foram de novo o grupo dominante com contribuições entre 31 e 50% para a biomassa total de fitoplâncton (Fig. 3.31).

A contribuição percentual de *Synechococcus*, flagelados plastídicos e dinoflagelados para a biomassa total de fitoplâncton na Estação Laguna correlacionou-se negativa e significativamente com a temperatura ($p < 0,001$) e, com exceção dos dinoflagelados, com I_m ($p < 0,01$). Adicionalmente, a contribuição de *Synechococcus* e dos dinoflagelados correlacionou-se positiva e significativamente com a amplitude de maré ($p < 0,01$). Pelo contrário, a contribuição relativa das diatomáceas, picofitoplâncton eucariótico e *Mesodinium rubrum* correlacionou-se positiva e significativamente com a temperatura ($p < 0,001$) e, com exceção das diatomáceas, com I_m ($p < 0,001$).

A variabilidade associada aos grupos específicos de fitoplâncton reflectiu-se na variabilidade da estrutura da comunidade a nível das classes dimensionais. Assim, a classe 5-20 μm apresentou valores máximos de abundância, biomassa e contribuição relativa para a biomassa na Primavera (ca. 79%), sucedidos por máximos das classes $>20 \mu\text{m}$ (91%) e $<2 \mu\text{m}$ (40%) no Verão e máximos da classe 2-5 μm (46%) no Outono-Inverno (ver Fig. 3.31). A contribuição da classe dimensional 5-20 μm correlacionou-se negativa e significativamente com a temperatura ($p < 0,001$) e positiva e significativamente com a abundância de tintinídeos ($p < 0,05$) e a contribuição da classe dimensional 2-5 μm correlacionou-se negativa e significativamente com a temperatura e I_m ($p < 0,0000001$). Pelo contrário, a contribuição das classes dimensionais $<2 \mu\text{m}$ e $>20 \mu\text{m}$ correlacionou-se positiva e significativamente com a temperatura ($p < 0,0001$) e com I_m no caso da classe $>20 \mu\text{m}$ ($p < 0,01$).

(B) Estação Barra

De forma a contrastar a variabilidade sazonal a nível da composição entre o interior do sector oeste da Ria Formosa e a região costeira adjacente, os valores relativos à Estação Barra basearam-se apenas na análise das amostras obtidas em situação de maior influência costeira (preia-mar e enchente). A variação sazonal da abundância de fitoplâncton na Estação Barra (Fig. 3.16 B) foi completamente dominada pela variabilidade do grupo de picofitoplâncton dominante, *Synechococcus* (Fig. 3.19 B). Este género exibiu contribuições relativas entre 44 e 93% e valores máximos na Primavera (Março 1991 e 1992) e no Outono. Os flagelados plastídicos, diatomáceas, dinoflagelados e *Mesodinium rubrum* apresentaram um papel menos relevante na variabilidade sazonal da abundância de fitoplâncton. *Mesodinium rubrum* exibiu contribuições sistematicamente inferiores a 0,02% e os dinoflagelados apresentaram uma contribuição máxima de 3% da abundância de fitoplâncton na Primavera. Os flagelados e as diatomáceas apresentaram contribuições entre 1-65% e 0,03-21% com máximos em Março 1991 e Setembro 1991, respectivamente.

Quando considerada a composição específica a nível da biomassa, a Estação Barra, amostrada com menor frequência, apresentou uma variabilidade sazonal menos marcada mas uma variabilidade intra-estacional mais elevada, em particular no período de Primavera-Verão. Apesar da similaridade entre os contributos médios das diatomáceas e flagelados plastídicos (ver Fig. 3.10), os flagelados plastídicos representaram o grupo dominante durante a maior parte do ciclo anual e as diatomáceas foram notoriamente dominantes em apenas dois eventos (Fig. 3.32). No início da Primavera, em Março, as diatomáceas apresentaram uma biomassa máxima de 166,0 $\mu\text{gC.L}^{-1}$ e representaram 82% da biomassa de fitoplâncton. Este evento foi dominado por *Guinardia striata*, uma espécie de dimensões elevadas que apresentou abundâncias relativamente reduzidas. Após este “bloom”, entre Abril e Agosto, os flagelados plastídicos, inicialmente dominados por representantes do grupo morfológico VI e posteriormente (Junho-Julho) por criptofíceas, representaram o grupo dominante e constituíram geralmente entre 40 e 57% da biomassa de fitoplâncton. Em Junho, após um forte evento de convergência costeira, a biomassa de dinoflagelados, dominada por formas gimnodinóides inferiores a 20 μm , apresentou um máximo relativo de 12,7 $\mu\text{gC.L}^{-1}$ e um contributo de 17% para a biomassa fitoplanctónica. Em Julho, um incremento na abundância de diatomáceas pinuladas, *Chaetoceros* spp. e *Leptocylindrus danicus* aumentou o contributo das diatomáceas para 50% e quebrou a dominância relativa dos flagelados plastídicos. No final do Verão, em Setembro, durante um evento de afloramento costeiro, as diatomáceas, dominadas por *Leptocylindrus danicus* e com contribuições relativamente inferiores de *Guinardia striata* e *Chaetoceros* spp., apresentaram um aumento notório da biomassa (135,5 $\mu\text{gC.L}^{-1}$) e representaram 77% da biomassa de fitoplâncton (Fig. 3.32). Durante os

“blooms” de diatomáceas as contribuições de *Synechococcus* para a biomassa fitoplanctónica foram mínimas (0,5-2 %).

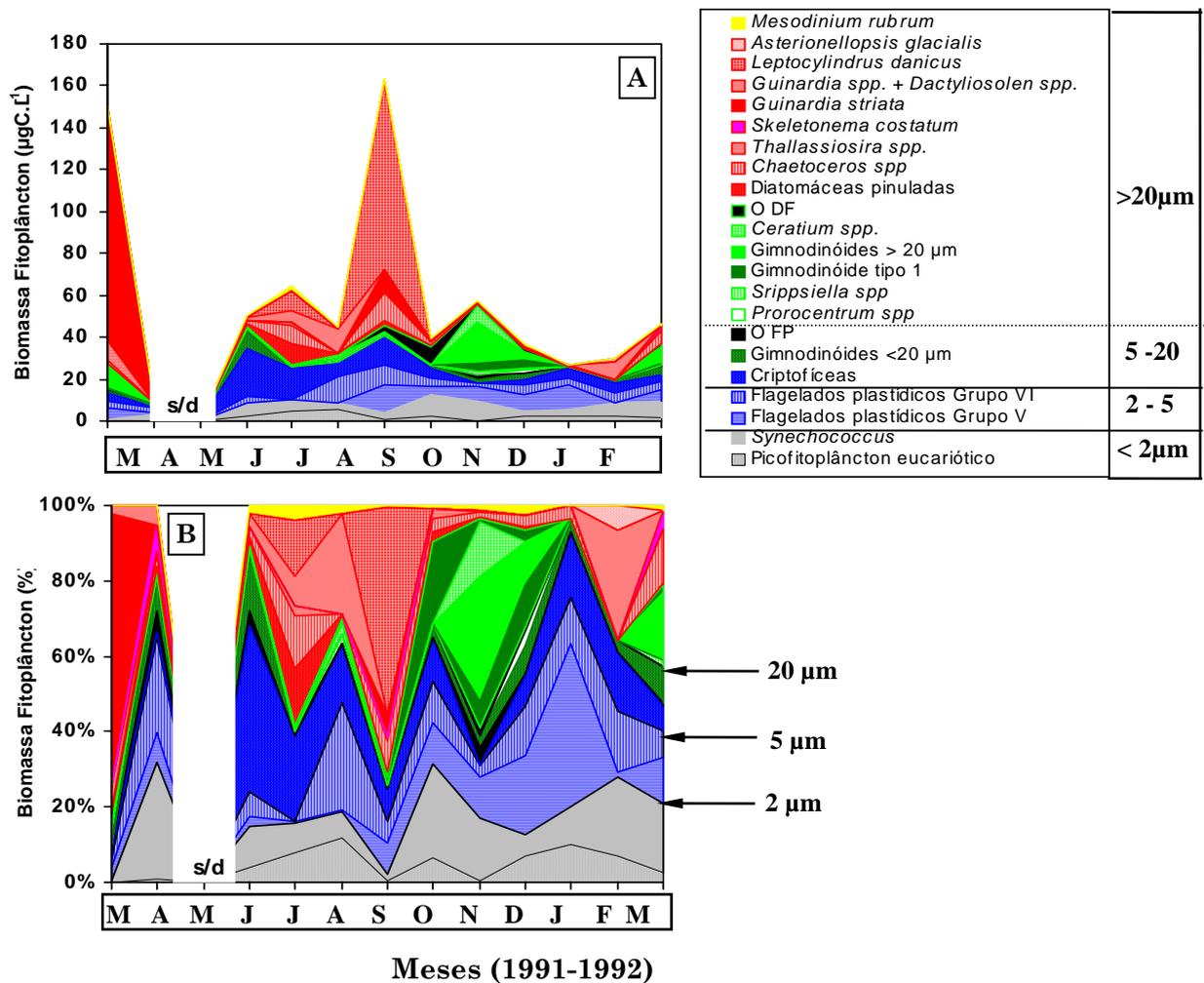


Figura 3.32 - Variação da biomassa média (n=2) de grupos específicos de fitoplâncton na Estação Barra em situação de maior influência oceânica (preia-mar e meia-enchente), no período de Março de 1991 a Março de 1992 (A), e sua contribuição relativa para a biomassa total (B). Picofitoplâncton: cinzento; Flagelados plastídicos: azul; Dinoflagelados: verde; Diatomáceas; vermelho; *Mesodinium rubrum*: amarelo. s/d: ausência de dados.

Após o “bloom” de diatomáceas de Setembro, a biomassa de *Synechococcus* aumentou até um valor máximo de $15,0 \mu\text{gC.L}^{-1}$, o que correspondeu a uma contribuição máxima de 25%, registada em Outubro. A biomassa de dinoflagelados aumentou igualmente após o “bloom” de diatomáceas e atingiu um máximo de $35,5 \mu\text{gC.L}^{-1}$ em Novembro, durante um período antecedido por um regime de ventos favorável à convergência costeira. Durante este evento, dominado por formas gimnodinóides microplanctónicas e por *Ceratium limulus*, espécie observada apenas nesta ocasião, o contributo dos dinoflagelados foi máximo e atingiu 61% da biomassa fitoplanctónica. Após esta ocorrência, no período de Outono-Inverno, observou-se uma diminuição geral da

biomassa de criptofíceas, diatomáceas, dinoflagelados, *Synechococcus* e picofitoplâncton eucarióticos. No período de Outono-Inverno, as diatomáceas, dominadas por formas pinuladas e *Chaetoceros* spp., apresentaram biomassas e contribuições relativas reduzidas (2-31%) e mínimas no período de Outubro 1991 a Janeiro 1992 (4-9 %). Entre Dezembro 1991 e Março 1992, os flagelados plastídicos, dominados por células inferiores a 5 µm e pertencentes ao grupo morfológico V, representaram de novo o grupo dominante a nível da biomassa com contribuições geralmente entre 36 e 73% e uma contribuição média de 44%. Este foi o único grupo de fitoplâncton com biomassas máximas (14,3 µgC.L⁻¹) no período de Inverno. De facto, no período de Inverno, a abundância da maior parte dos *taxa* diminuiu até valores próximos dos mínimos. No final do período avaliado, entre Fevereiro e Março 1992, *Synechococcus* apresentou um aumento notório ainda em Fevereiro enquanto as diatomáceas, dinoflagelados e flagelados plastídicos exibiram aumentos apenas em Março 1992 (Fig. 3.32).

Durante os “blooms” de diatomáceas, em Março e Setembro de 1991, este grupo representou entre 77 e 82% da biomassa total de fitoplâncton, as contribuições de *Synechococcus* foram mínimas (0,5-2%) e as contribuições dos dinoflagelados foram relativamente reduzidas (3-8%). A composição da comunidade fitoplanctónica durante o “bloom” de diatomáceas observado na Estação Barra em 18 Maio 1992 foi notoriamente distinta. Durante este evento, a contribuição de diatomáceas, dominadas por *Guinardia delicatula*, foi inferior (70%) e a contribuição de dinoflagelados, dominados por *Dinophysis* spp. e com contribuições inferiores de *Ceratium furca*, foi notoriamente superior (26%).

A contribuição percentual de picofitoplâncton eucariótico e *Mesodinium rubrum* para a biomassa de fitoplâncton na Estação Barra, em situação de maior influência oceânica, correlacionou-se positiva e significativamente com a temperatura ($p < 0,01$) e com I_m no caso de *M. rubrum* ($p < 0,05$). A contribuição percentual de dinoflagelados plastídicos correlacionou-se positiva e significativamente com o transporte médio de Ekman nos quatro dias que antecederam as colheitas, $Q_{y,4}$ ($p < 0,01$). Pelo contrário, a contribuição das diatomáceas para a biomassa de fitoplâncton correlacionou-se negativa e significativamente com $Q_{y,4}$ ($p < 0,01$) e positiva e significativamente com I_m ($p < 0,01$).

A variabilidade associada aos grupos específicos de fitoplâncton na Estação Barra reflectiu-se de forma nítida na evolução da estrutura da comunidade fitoplanctónica em classes dimensionais. O ciclo sazonal bimodal foi completamente dominado pela variabilidade do microfitoplâncton, em particular das diatomáceas. A biomassa desta classe dimensional (>20 µm) apresentou máximos acentuados em Março e Setembro 1991, causados por *Guinardia striata* e *Leptocylindrus danicus*, respectivamente. Durante estes eventos o microfitoplâncton representou entre 80 e 90% da biomassa

total de fitoplâncton. Esta classe foi igualmente dominante, embora com um contributo relativo inferior (50%) em Novembro devido ao aumento da biomassa de dinoflagelados microplanctónicos. A biomassa e contribuição relativa da classe $<2\ \mu\text{m}$ foi pouco variável e apresentou mínimos associados aos dois eventos anteriores. Os “blooms” referidos foram separados pela ocorrência de valores máximos da biomassa da classe dimensional 5-20 μm que dominou a comunidade em Junho. A classe dimensional 2-5 μm apresentou uma variabilidade sazonal pouco ampla, com biomassas máximas no Verão (Julho-Agosto) e no Inverno (Dezembro-Janeiro) e um contributo máximo no Inverno (ver Fig. 3.32). A contribuição da classe dimensional 2-5 μm correlacionou-se negativa e significativamente com I_m ($p < 0,01$).

3.1.3 Estabelecimento de modelos de previsão

As variáveis ambientais analisadas neste estudo foram utilizadas como variáveis independentes ou preditores da abundância e biomassa de grupos específicos de fitoplâncton ou da comunidade fitoplanctónica através do estabelecimento de modelos de regressão simples ou múltipla, linear ou curvilinear. Os modelos de previsão da concentração de clorofila a , abundância e biomassa totais do fitoplâncton e abundância de picofitoplâncton eucariótico na Estação Laguna, baseados na temperatura, foram os modelos com maior capacidade preditiva e explicaram entre ca. 50 e 70% da variação total das variáveis dependentes consideradas (ver Tabs. III.6 e III.7 e Fig. 3.33). Na Estação Barra, o modelo de previsão da biomassa de diatomáceas, baseado na temperatura e I_m , foi o que apresentou maior capacidade preditiva. Todavia, explicou apenas 37% da variação desta variável dependente. Resultado equivalente foi obtido no modelo de previsão da abundância de diatomáceas na Estação Laguna (ver Tab. III.6).

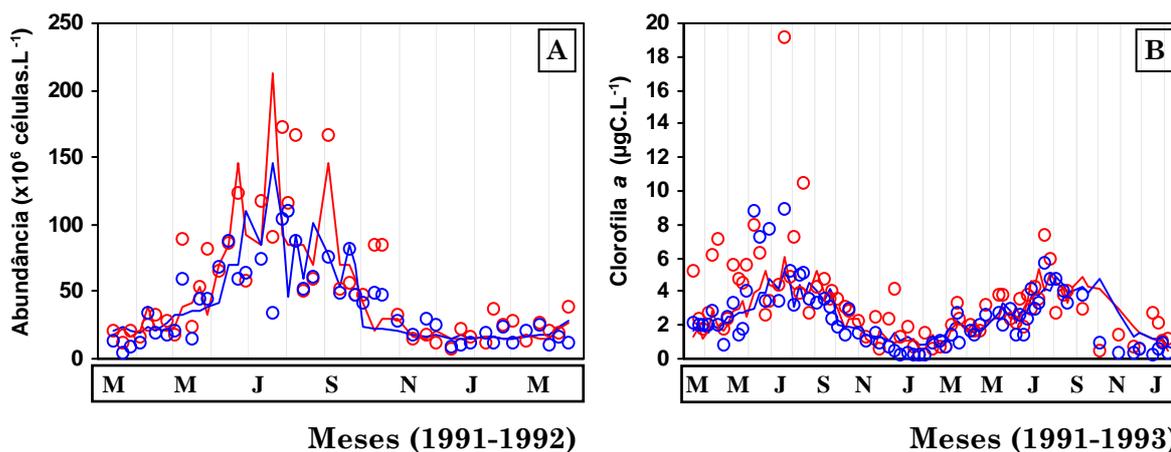


Figura 3.33 - Variação da abundância total de fitoplâncton no período de Março 1991-Março 1992 (A) e variação da concentração de clorofila a no período de Março 1991-Janeiro 1993 (B) na Estação Laguna, e comparação com os valores previstos pela aplicação de modelos de regressão (ver Tabs III.6 e III.7). \circ : valores observados em situação de baixa-mar; —: valores previstos para baixa-mar; \circ : valores observados em situação de preia-mar; —: valores previstos para preia-mar.

Tabela III.6 - Modelos de regressão linear simples, tipo $y=a+b.x$, para previsão da concentração de clorofila a (Chla, em $\mu\text{g.L}^{-1}$) e da biomassa fitoplanctónica (BF, em $\mu\text{gC. L}^{-1}$) no interior da Ria Formosa (Estação Laguna). Legenda - R^2_a : coeficiente de determinação ajustado; SE: erro padrão; T: temperatura ($^{\circ}\text{C}$).

V. dependente (y)	V. indep. (x)	$a \pm 1\text{SE}_a$	$b \pm 1\text{SE}_b$
log (Chla +1)	$(\log (T+1))^2$	-0,471±0,087	0,593±0,051
<i>sumário</i> : $R^2_a=0,477$; $n=150$; $\text{SE}_y=0,170$; $p<0,0000001$.			
log (BF+1)	$(\log (T+1))^2$	0,415±0,101	0,939±0,060
<i>sumário</i> : $R^2_a=0,573$; $n=184$; $\text{SE}_y=0,226$; $p<0,0000001$.			

Tabela III.7 - Modelos de regressão múltipla, tipo $y = b_0 + b_1.X_1 + b_2.X_2$, para previsão da abundância (Ab, em células.mL⁻¹) de picofitoplâncton eucariótico (EPP), diatomáceas (DI) e abundância total de fitoplâncton (FI) na Estação Laguna (A) e da biomassa de diatomáceas (BDI, em $\mu\text{gC.L}^{-1}$) na Estação Barra (B). Legenda - I_m : intensidade média da radiação PAR na camada de mistura ($\mu\text{E PAR.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); R^2_a : coeficiente de determinação ajustado; SE: erro padrão; T: temperatura ($^{\circ}\text{C}$); β : coeficientes parciais de regressão estandardizados.

Variável dependente (y)	Variável independente (X_n)	$\beta \pm 1\text{SE}_\beta$	$b_n \pm 1\text{SE}_{b_n}$	p
(A) log (Ab_{EPP}+1)	$(\log (T+1))^2$	2,815±0,963	5,662±1,938	<0,01
	$\log (T+1)$	-2,028±0,963	-10,509±4,990	<0,05
				b_0 : 8,409±3,198
<i>sumário</i> : $R^2_a=0,624$; $n=248$; $\text{SE}_y=0,324$; $p<0,0000001$.				
(A) log (Ab_{FI}+1)	$(\log (T+1))^2$	5,339±1,106	7,415±1,536	<0,00001
	$\log (T+1)$	-4,560±1,106	-16,261±3,945	<0,0001
				b_0 : 13,088±2,518
<i>sumário</i> : $R^2_a=0,643$; $n=184$; $\text{SE}_y=0,232$; $p<0,0000001$.				1
(A) log (Ab_{DI}+1)	$(\log (T+1))^2$	7,098±1,439	14,887±3,018	<0,00001
	$\log (T+1)$	-6,526±1,438	-35,142±7,748	<0,00001
				b_0 : 23,233±4,947
<i>sumário</i> : $R^2_a=0,395$; $n=184$; $\text{SE}_y=0,455$; $p<0,0000001$.				
(B) log (B_{DI}+1)	$(\log (I_m+1))^2$	0,736±0,144	1,071±0,209	<0,00001
	$(\log (T+1))^2$	-0,227±0,143	-0,784±0,496	<0,100
				b_0 : -1,608±0,683
<i>sumário</i> : $R^2_a=0,369$; $n=48$; $\text{SE}_y=0,431$; $p<0,0001$.				<0,05

3.1.4 Fluxos de biomassa de fitoplâncton entre a Ria Formosa e a zona costeira

Os fluxos de biomassa fitoplanctónica nas fases de enchente e vazante foram calculados com base no somatório dos volumes de enchente e de vazante (ca. $68 \times 10^6 \text{ m}^3$) das principais barras do sector oeste da Ria Formosa, a Barra de Faro-Olhão, localização da Estação Barra, e a Barra da Armona (ver Fig. 2.1 e Secção 2.1.1). Na maior parte das ocasiões amostradas (9:12), a biomassa fitoplanctónica média no fluxo de vazante foi superior à observada no fluxo de enchente (Fig. 3.34). Este diferencial, controlado essencialmente pelo microfitoplâncton (diatomáceas e dinoflagelados), foi superior no Verão e mínimo no Outono-Inverno e conduziu à exportação de fitoplâncton do sistema lagunar para a zona costeira adjacente durante a maior parte do período avaliado. Com base nestas nove situações, o sector oeste da Ria Formosa exportou, em média, 689 kgC de biomassa fitoplanctónica por ciclo de maré semi-diurno, ou seja, $1378 \text{ kgC} \cdot \text{dia}^{-1}$.

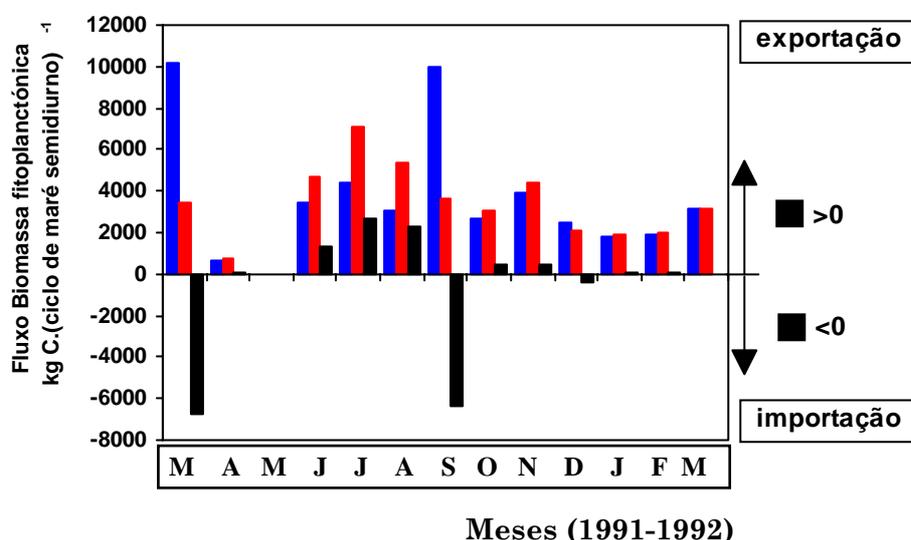


Figura 3.34 - Variação dos fluxos de biomassa de fitoplâncton entre o sector oeste da Ria Formosa e a zona costeira adjacente através das Barras de Faro-Olhão e da Armona, no período de Março 1991 a Março 1992. ■: fluxo total na fase de enchente (E); ■: fluxo total na fase de vazante (V); ■: diferencial entre os fluxos de vazante e enchente ($\Delta V-E$). Valores de $\Delta V-E$ superiores a zero indicam exportação de biomassa fitoplanctónica para a zona costeira adjacente e valores inferiores a zero indicam importação a partir da zona costeira adjacente para o sector oeste da Ria Formosa.

Contudo, a nível anual, a Ria Formosa não funcionou como um exportador líquido de fitoplâncton porque os dois únicos eventos de clara importação de fitoplâncton a partir da zona costeira adjacente, associados a “blooms” de diatomáceas (Fig. 3.34), foram equivalentes, em média, à importação de 6554 kgC por ciclo de maré ou seja, $13108 \text{ kgC} \cdot \text{dia}^{-1}$. Assim, atendendo à totalidade das situações analisadas, o sector oeste da Ria Formosa importou da zona costeira adjacente 519 kgC de biomassa fitoplanctónica por ciclo tidal semi-diurno médio, equivalentes a $0,37 \text{ Mkg C} \cdot \text{ano}^{-1}$.

3.2 Estudo experimental

3.2.1 Caracterização geral no início das experiências

A variabilidade sazonal das taxas de crescimento específicas do fitoplâncton e das taxas de predação exercida por planctontes inferiores a 100 μm foi avaliada no decurso de sete experiências realizadas entre Julho 1991 e Janeiro 1993, a cerca de 50 m da Estação Laguna. No início de cada experiência, a temperatura variou entre 11,7 °C e 25,8 °C, registados nas experiências de Julho 1991 e Janeiro 1993, e a insolação variou entre 2,4 e 11,9 h, em Novembro 1991 e Julho 1991, respectivamente. A intensidade média da radiação PAR na camada de mistura (I_m) foi superior ($>300 \mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) nas experiências de Julho 1991 e na Primavera (Abril 1992 e Junho 1992) e mínima ($<200 \mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) em Novembro 1991 e numa das experiências de Inverno (Janeiro 1993). A abundância de nanoflagelados applastídicos e de ciliados variou entre $2,2\text{-}4,9 \times 10^6$ e $11,7\text{-}78,8 \times 10^3$ células.L⁻¹, respectivamente (ver Tab. III.8).

Tabela III.8 - Caracterização geral das condições no início das experiências de crescimento e predação efectuadas na Ria Formosa, junto à Estação Laguna. Chl α : concentração de clorofila α ($\mu\text{g.L}^{-1}$); CIL: abundância de ciliados ($\times 10^3$ células.L⁻¹); NFA: abundância de nanoflagelados applastídicos ($\times 10^6$ células.L⁻¹); I_m : intensidade média da radiação PAR na camada de mistura ($\mu\text{E.PAR.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); Sal: salinidade; Temp: temperatura da água (°); * precipitação diária entre 0-1,9 mm; ** precipitação diária entre 2,0-3,4 mm.

Data	Temp	Sal	I_m	NFA	CIL	Chl α
03 Julho 91	25,8	38,21	349	2,5	20,9	9,2
27 Novembro 91**	15,0	36,68	132	4,0	27,2	1,6
25 Fevereiro 92 *	12,8	35,86	243	4,9	19,7	0,9
09 Abril 92	15,9	38,82	332	4,8	37,1	1,7
09 Junho 92	19,5	38,05	309	2,2	56,9	3,0
16 Setembro 92	25,1	37,15	279	2,4	78,8	3,9
18 Janeiro 93	11,7	35,74	199	2,4	11,7	0,7

A concentração de clorofila α apresentou valores máximos nas experiências de Verão (3,9-9,2 $\mu\text{g.L}^{-1}$) e valores mínimos nas experiências de Inverno (0,7-0,9 $\mu\text{g.L}^{-1}$). A abundância e biomassa de *Mesodinium rubrum*, diatomáceas e picofitoplâncton eucariótico foram superiores nas experiências efectuadas no final da Primavera e Verão, a biomassa de flagelados plastídicos foi superior na Primavera e *Synechococcus*

foi mais abundante no Outono-Inverno (Fig. 3.35). As diatomáceas apresentaram uma contribuição para a biomassa fitoplanctónica superior no Verão (>35%), em particular em Julho 1991 (73%), enquanto os flagelados plastídicos constituíram o grupo dominante nas restantes experiências (40-80%).

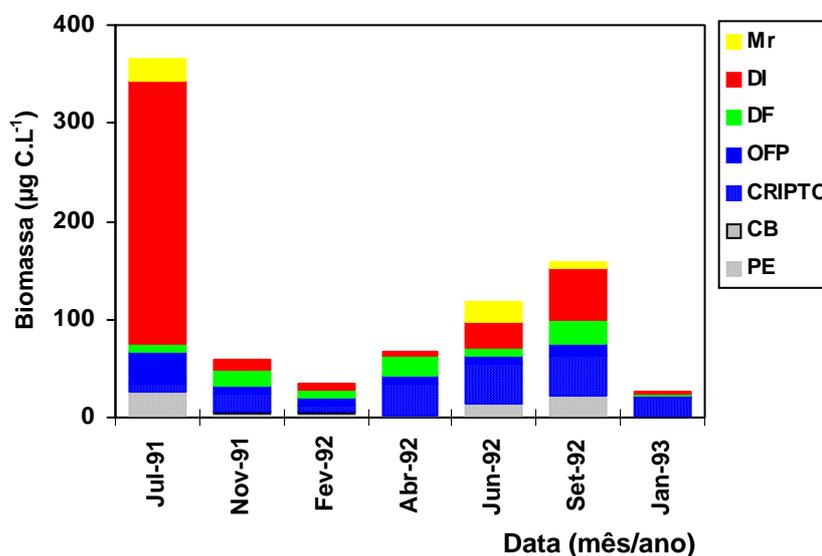


Figura 3.35 - Biomassa de fitoplâncton ($\mu\text{gC.L}^{-1}$) no início das experiências de crescimento e predação efectuadas na Ria Formosa, junto à Estação Laguna. CB: cianobactérias *Synechococcus*; CRIPTO: criptofíceas; DF: dinoflagelados; DI: diatomáceas; PE: picofitoplâncton eucariótico; Mr: *Mesodinium rubrum*; OFP: outros flagelados plastídicos.

Os flagelados plastídicos apresentaram volumes celulares médios entre 25 e 70 $\mu\text{m}^3.\text{célula}^{-1}$ e volumes médios superiores nas experiências de Primavera, coincidentes com uma contribuição superior de criptofíceas. No geral, as diatomáceas cêntricas *Thalassiosira* spp. e *Chaetoceros* spp., formas coloniais nanoplanctónicas, foram as diatomáceas dominantes a nível da abundância e biomassa. Outras espécies cêntricas, como *Skeletonema costatum* e *Leptocylindrus danicus*, apresentaram contribuições sistematicamente inferiores a 10%. Porém, em Novembro, a comunidade de diatomáceas foi dominada pelo complexo *Guinardia* spp. + *Dactyliosolen* spp. Nas experiências efectuadas no Inverno dominaram as formas pinuladas, eventualmente ressuspensas a partir do sedimento. Todavia, em Fevereiro 1992, o contributo de *Asterionellopsis glacialis*, uma diatomácea pinulada planctónica, foi relativamente elevado (Fig. 3.36). No geral, a variação sazonal da composição da comunidade fitoplanctónica a nível de grupos específicos ou classes dimensionais ao longo do período experimental (Julho 1991-Janeiro 1993) foi similar à descrita para o período de Março 1991 a Março 1992, no âmbito do programa de amostragem regular.

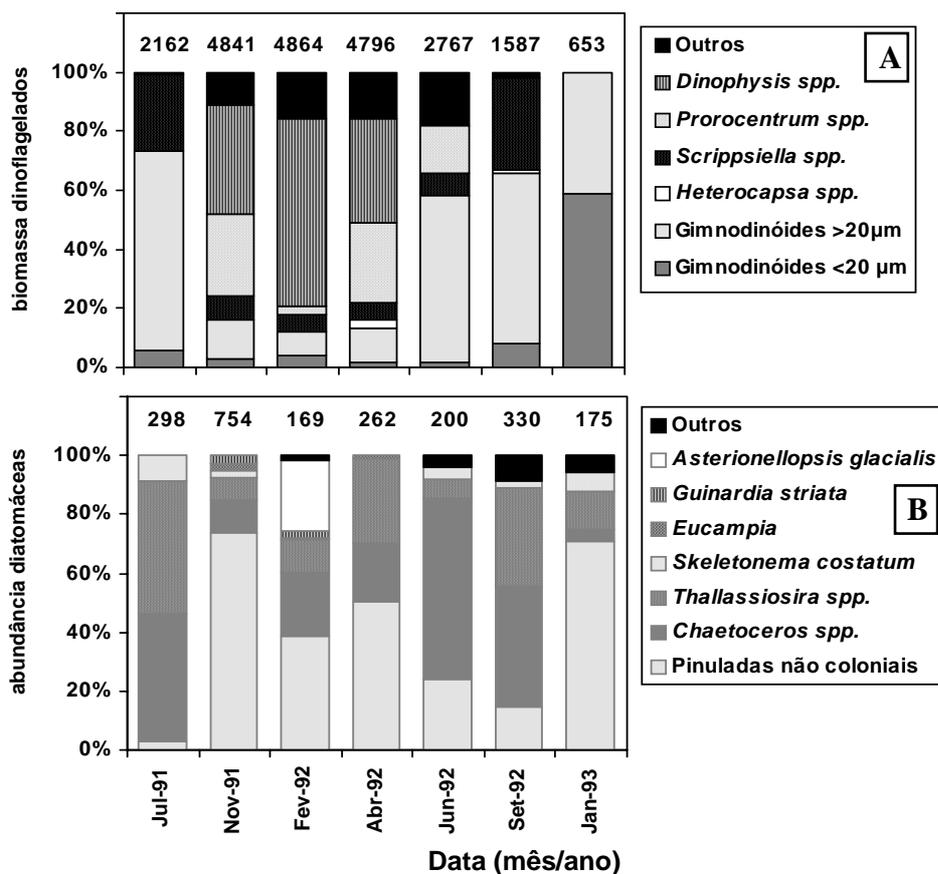


Figura 3.36 - Contribuição relativa de grupos específicos para a biomassa total de dinoflagelados (A) e diatomáceas (B) no início das experiências de crescimento e predação efectuadas na Ria Formosa, junto à Estação Laguna. Os valores no topo de cada coluna representam o volume celular médio das assembleias de diatomáceas e dinoflagelados (em $\mu\text{m}^3 \cdot \text{célula}^{-1}$).

3.2.2 Taxa de crescimento

A Tabela III.9 apresenta os valores médios e respectivos extremos de variação da taxa de crescimento (μ) e tempo de duplicação (TD) da comunidade de fitoplâncton e de diversas classes dimensionais e grupos morfológicos e/ou taxomómicos. A comunidade de fitoplâncton apresentou taxas de crescimento entre 0,016 e 0,079 h^{-1} , com um valor médio de $0,040 \pm 0,008 \text{ h}^{-1}$, e um período de duplicação médio de 22,5 h. As diatomáceas, os picofitoplantontes eucarióticos, os gimnodinóides inferiores a 10 μm , o picofitoplâncton e o microfitoplâncton apresentaram taxas de crescimento médias superiores, equivalentes a períodos médios de duplicação entre 14 e 21h. Os flagelados plastídicos, *Synechococcus*, *Mesodinium rubrum* e o nanofitoplâncton apresentaram períodos médios de duplicação superiores, entre 29 e 37 h. Alguns dos grupos específicos de fitoplâncton (exs.: *Synechococcus*, *M. rubrum*, flagelados plastídicos pertencentes ao

grupo morfológico VI) apresentaram taxas de crescimento não significativamente diferentes de zero em parte das experiências (ver Tab. III.9).

Tabela III.9 - Valores médios e gama de variação (min-max) da taxa de crescimento (μ , em h^{-1}) e tempo de duplicação (TD, em h) da comunidade fitoplânctónica e de grupos morfológicos e/ou taxonómicos de fitoplâncton no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) entre Julho 1991 e Janeiro 1993. *in*: valor não significativamente distinto de zero.

Grupo	Taxa de crescimento (h^{-1})		Tempo de duplicação (h)		
	média \pm 1SE	min-max	$\mu > 0$	médio	min-max
COMUNIDADE	0,040 \pm 0,008	0,016-0,079	7:7	22,5	8,8-42,4
CLASSES DIMENSIONAIS					
Picofitoplâncton	0,046 \pm 0,011	0,012-0,107	7:7	15,1	6,5-59,4
Nanofitoplâncton	0,028 \pm 0,005	0,016-0,057	7:7	24,8	12,2-43,7
Microfitoplâncton	0,049 \pm 0,009	0,021-0,084	7:7	14,1	8,2-33,3
GRUPOS TAXONÓMICOS					
<i>Synechococcus</i>	0,019 \pm 0,007	<i>in</i> - 0,041	4:7	36,5	16,5 - ∞
Picofitoplâncton eucariótico	0,044 \pm 0,012	<i>in</i> - 0,107	6:7	15,8	6,5 - ∞
Dinoflagelados <10 μ m	0,033 \pm 0,007	<i>in</i> - 0,055	6:7	21,0	12,6 - ∞
Flagelados Plastídicos	0,024 \pm 0,003	0,016-0,040	7:7	28,9	17,3 - 43,3
Criptofíceas	0,024 \pm 0,002	0,016-0,034	7:7	28,9	20,4 - 43,3
Grupo V	0,031 \pm 0,007	<i>in</i> - 0,059	6:7	22,4	11,7 - ∞
Grupo VI	0,011 \pm 0,005	<i>in</i> - 0,029	3:7	63,0	23,9 - ∞
Grupo VII	-	0,016	1:7	-	43,3
Diatomáceas	0,048 \pm 0,010	0,013-0,086	7:7	14,4	8,1 - 53,3
<i>Chaetoceros</i> spp.	0,056 \pm 0,008	0,029- ,085	7:7	12,4	8,2 - ∞
<i>Skeletonema costatum</i>	0,055 \pm 0,012	<i>in</i> - 0,089	6:7	12,6	7,8 - ∞
<i>Thalassiosira</i> spp.	0,036 \pm 0,009	<i>in</i> - 0,057	6:7	19,3	12,2 - ∞
Pinuladas n/ coloniais <20 μ m	0,030 \pm 0,012	<i>in</i> - 0,080	5:7	23,1	8,7 - ∞
<i>Asterionellopsis glacialis</i>	-	0,050	1:7	-	13,9
<i>Guinardia</i> spp.	-	0,046	1:7	-	15,1
<i>Mesodinium rubrum</i>	0,026 \pm 0,009	<i>in</i> - 0,055	4:6	26,7	12,5 - ∞

Relativamente à variabilidade sazonal, a taxa de crescimento da comunidade de fitoplâncton (μ_F) apresentou valores superiores no final da Primavera-Verão e valores inferiores no restante período. Nos períodos de Outono, Inverno e início de Primavera (Novembro-Abril) μ_F foi inferior ao valor médio (0,040 h^{-1}) e variou entre 0,016 e 0,035 h^{-1} , equivalente a tempos de duplicação entre 43 e 20 h. Entre o final da Primavera e o Verão (Junho-Setembro), μ_F foi superior a 0,050 h^{-1} e equivalente a tempos de duplicação inferiores a 14 h (Fig. 3.37). A biomassa de fitoplâncton no início das experiências correlacionou-se de forma positiva e significativa com a taxa de crescimento da comunidade ($n=7$, $p<0,05$). O valor máximo de μ_F , registado na experiência de Verão 1991 (03 Julho 1991, 0,079 h^{-1}), equivalente a um tempo de duplicação da comunidade fitoplânctónica de ca. 9 h, antecedeu a concentração máxima de clorofila a

observada na Estação Laguna ($19,2 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$), em 19 Julho 1991 (ver Fig. 3.15 A). As taxas de crescimento da comunidade fitoplanctónica representaram entre 39% (Novembro 1991) e 84% (Fevereiro 1992), em média $58\pm 6\%$, das taxas de crescimento máximas do fitoplâncton previstas pelo modelo de Brush *et al.* (2002), com base na temperatura registada *in situ*.

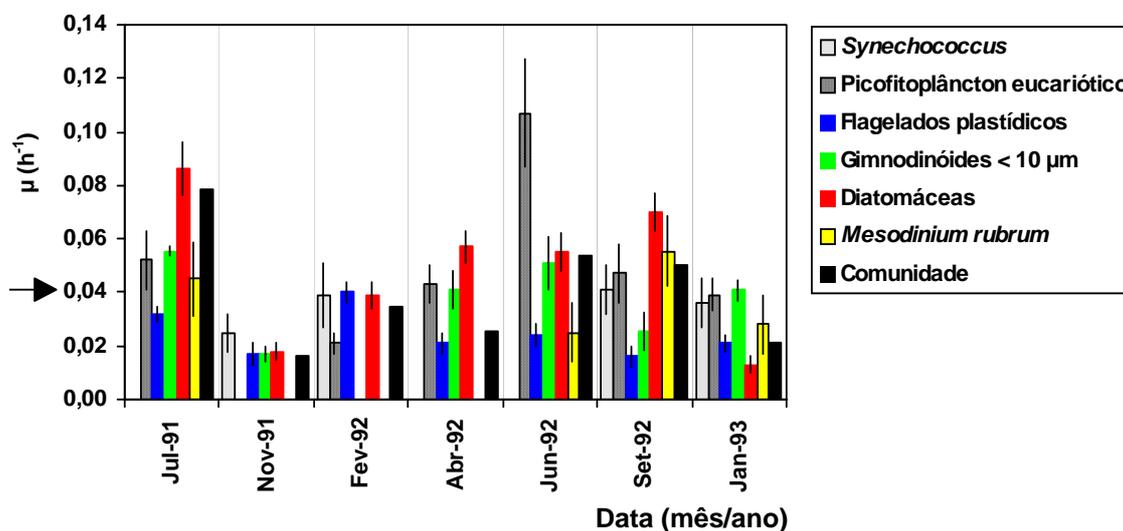


Figura 3.37 - Variação das taxas de crescimento ($\mu \pm 1\text{SE}$, em h^{-1}) da comunidade e de grupos morfológicos e/ou taxonómicos de fitoplâncton no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993. Os valores não apresentados representam taxas de crescimento não significativamente diferentes de zero ou abundâncias inferiores ao limite de detecção no caso de *Mesodinium rubrum* em Abril 1992. A seta no eixo dos yy assinala a taxa de crescimento média da comunidade fitoplanctónica.

As taxas de crescimento do nanofitoplâncton, dinoflagelados gimnodinóides inferiores a $10 \mu\text{m}$ e flagelados plastídicos foram inferiores e não apresentaram diferenças sazonais significativas sendo a variação sazonal do último grupo particularmente reduzida (Fig. 3.37). Neste caso, valores máximos e mínimos de abundância e biomassa coincidiram com taxas de crescimento similares. As taxas de crescimento da assembleia de flagelados plastídicos representaram entre 19% (Setembro 1992) e 78% (Fevereiro 1992), em média $41\pm 7\%$, das taxas de crescimento máximas previstas com base no conteúdo celular médio pelo modelo de Tang (1995).

Apesar da elevada variabilidade nas experiências de Verão ($0-0,04 \text{ h}^{-1}$), *Synechococcus* apresentou taxas de crescimento superiores no período de Outono-Inverno ($0,033\pm 0,003$ versus $0,010\pm 0,010 \text{ h}^{-1}$; Fig. 3.37), em simultâneo com a ocorrência de abundâncias máximas no interior do sistema lagunar (ver Fig. 3.19 A). Na experiência de Novembro 1991, a frequência de *Synechococcus* em divisão apresentou uma ampla variabilidade diária com valores no início da manhã ($8,5-23,8\%$; $16,1\pm 2,1\%$) significativamente inferiores aos registados a meio do dia ($21,1-43,3\%$; $34,0\pm 3,4\%$). O picofitoplâncton eucariótico apresentou taxas de crescimento não significativamente diferentes de zero

em Novembro 1991, valores máximos em Junho 1992 ($0,107 \text{ h}^{-1}$) mas valores pouco variáveis nas restantes experiências (Fig. 3.37). Assim, taxas de crescimento relativamente elevadas coincidiram com abundâncias de picofitoplâncton muito variáveis. As taxas de crescimento deste grupo representaram entre 0% e 89%, em média $38 \pm 10\%$, das taxas de crescimento máximas previstas pelo modelo de Tang (1995).

As diatomáceas e *Mesodinium rubrum* apresentaram taxas de crescimento máximas na Primavera-Verão e no Verão, respectivamente. Estes grupos exibiram taxas de crescimento mínimas no Outono-Inverno (ver Fig. 3.37). Os períodos de crescimento mais rápido e mais lento destes grupos coincidiram geralmente com os períodos de maior e menor abundância, respectivamente, na Estação Laguna (ver Figs. 3.21 A, Fig. 3.28 A e Fig. 3.30 A) e no início das experiências. As taxas de crescimento das diatomáceas representaram entre 30% (Janeiro 1993) e 114% (Julho 1991), em média $83 \pm 12\%$, das taxas de crescimento máximas previstas pelo modelo de Tang (1995) com base no biovolume celular médio. Este valor foi inferior a 90% apenas em duas (Novembro 1991 e Janeiro 1993) das sete experiências efectuadas.

No geral, no período de Primavera-Verão as diatomáceas e o picofitoplâncton eucariótico e, em consequência, as classes dimensionais inferior (picofitoplâncton) e superior (microfitoplâncton), apresentaram taxas de crescimento superiores enquanto no período de Outono-Inverno ($< 15^\circ\text{C}$ e $250 \mu\text{E PAR.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) as diferenças entre grupos foram menores e as taxas de crescimento das diatomáceas e dos flagelados plastídicos não foram significativamente distintas ($p > 0,05$; ver Fig. 3.40).

No caso dos flagelados plastídicos e diatomáceas foi possível quantificar as taxas de crescimento de diferentes grupos morfológicos e/ou taxonómicos (Tab. III.9 e Fig. 3.38). No geral, as espécies de diatomáceas com crescimento significativo (*Chaetoceros* spp., *Thalassiosira* spp. e diatomáceas pinuladas nanoplanctónicas não coloniais) foram espécies dominantes no interior da Ria Formosa. Porém, *Skeletonema costatum* representou uma clara excepção dado que apresentou taxas de crescimento extremamente elevadas ($0,055 \pm 0,012 \text{ h}^{-1}$), não significativamente diferentes da taxa de crescimento de *Chaetoceros* spp. ($0,056 \pm 0,008 \text{ h}^{-1}$), mas representou apenas 1% da abundância total de diatomáceas na Estação Laguna (ver Figs. 3.13 A e 3.31).

As diatomáceas dominantes apresentaram taxas de crescimento superiores no Verão (diatomáceas pinuladas nanoplanctónicas não coloniais) ou na Primavera-Verão (*Chaetoceros* spp., *Thalassiosira* spp., *Skeletonema costatum*) e inferiores no Outono-Inverno. Porém, *Thalassiosira* spp. apresentou um crescimento relativamente reduzido na experiência de Junho 1992. Nas experiências de Inverno, a generalidade das espécies apresentou taxas de crescimento notoriamente superiores em Fevereiro 1992 relativamente a Janeiro 1993 (Fig. 3.38 A). De facto, as condições na última

experiência foram relativamente mais desfavoráveis a nível de temperatura (11,7 *versus* 12,8°C) e de intensidade luminosa (199 *versus* 243 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). *Skeletonema costatum* foi a diatomácea que apresentou taxas de crescimento superiores nas duas experiências de Inverno, em particular em Fevereiro 1992 (0,079 h^{-1}). Apesar de *Chaetoceros* spp. e *Skeletonema costatum* terem exibido taxas de crescimento relativamente elevadas a partir do final de Inverno (Fevereiro 1992), a sua abundância na Estação Laguna apresentou um aumento notório apenas a partir de finais da Primavera (ver Figs. 3.29 A, 3.35 e 3.36 B).

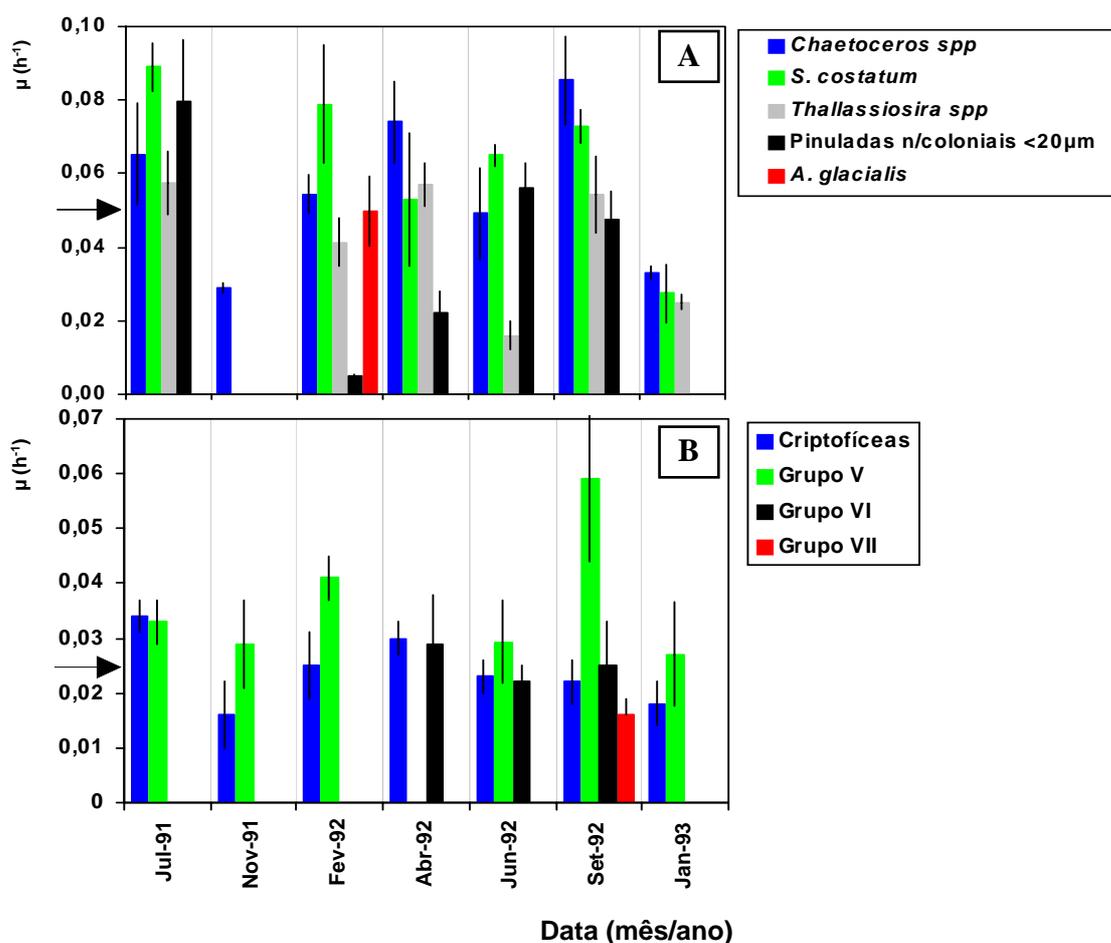


Figura 3.38 - Variação das taxas de crescimento ($\mu \pm 1\text{SE}$, em h^{-1}) de grupos específicos de diatomáceas (A) e de grupos morfológicos e/ou taxonómicos de nanoflagelados plastídicos (B) no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993. Os valores não apresentados representam taxas de crescimento não significativamente diferentes de zero. As setas no eixo dos yy representam as taxas médias de crescimento das assembleias de diatomáceas e nanoflagelados plastídicos.

Asterionellopsis glacialis e *Guinardia* spp. apresentaram taxas de crescimento significativamente superiores a zero, $0,050 \pm 0,010 \text{ h}^{-1}$ e $0,046 \pm 0,011 \text{ h}^{-1}$, respectivamente, apenas em Fevereiro 1992. É interessante referir que *A. glacialis*, em conjunto com *Eucampia zodiacus*, foi das únicas diatomáceas com máximos de abundância na

Estação Laguna no período de Inverno. Para além dos resultados referidos, algumas espécies, pouco abundantes no início das experiências, apresentaram um crescimento acentuado, mas não quantificado, na fase final das mesmas (*Eucampia zodiacus* e *Guinardia striata*: Abril 1992; *Leptocylindrus* spp.: Junho 1992; *Scrippsiella* spp.: Junho 1992 e Setembro 1992).

Tal como no caso das diatomáceas, os grupos taxonómicos e/ou morfológicos de flagelados plastídicos que apresentaram taxas de crescimento significativas, criptofíceas e grupos morfológicos V e VI, foram grupos dominantes na Estação Laguna. Apesar de exibirem uma variação sazonal marcada a nível da abundância, as criptofíceas e os flagelados pertencentes ao grupo morfológico V (ver Fig. 3.23 A) não apresentaram uma variação sazonal significativa a nível da taxa de crescimento (Fig. 3.38 B). Todavia, o grupo morfológico VI apresentou taxas de crescimento significativamente superiores a zero apenas no período de Primavera-Verão (0,022-0,029 h⁻¹), coincidente com a ocorrência de abundâncias superiores na Estação Laguna. A taxa de crescimento do grupo morfológico VII, com ocorrência limitada ao período de Verão, foi significativamente superior a zero apenas na experiência de Setembro 1992 (0,016±0,003 h⁻¹).

A relação entre a temperatura (T, em °C) e a intensidade média da radiação PAR na camada de mistura (I_m) no início de cada experiência e as taxas de crescimento da comunidade fitoplanctónica (μ_{FT}) e de grupos específicos de fitoplâncton (μ_i , em h⁻¹) encontra-se representada na Fig. 3.39. A relação entre a temperatura e as taxas de crescimento da comunidade de fitoplâncton ($p < 0,05$) e de diatomáceas e diatomáceas pinuladas nanoplanctónicas não coloniais foi positiva e significativa ($p < 0,01$). De facto, a utilização da variável independente $\log(T+1)$ em modelos de regressão linear simples explicou ca. 62% da variação da variável dependente $\log(\mu_{FT}+1)$ ($n=7$, $p < 0,05$) e 80% da variação de $\log(\mu_{Diatomáceas}+1)$ ($n=7$, $p < 0,01$). No caso de *Mesodinium rubrum*, esta relação não foi significativa ($p > 0,05$) mas temperaturas elevadas ($> 25^\circ\text{C}$) coincidiram com taxas de crescimento máximas (Fig. 3.39).

A relação entre I_m e as taxas de crescimento da comunidade fitoplanctónica, picofitoplâncton eucariótico, dinoflagelados gimnodinóides inferiores a 10 μm , diatomáceas, *Skeletonema costatum*, *Thalassiosira* spp. ($p < 0,05$), criptofíceas e diatomáceas pinuladas nanoplanctónicas não coloniais ($p < 0,01$) foi positiva e significativa. Porém, para o mesmo incremento de I_m , as diatomáceas apresentaram uma variação na taxa de crescimento significativamente superior à observada no caso das criptofíceas. Apesar destas relações lineares significativas, a inspecção visual destas relações indicou que os modelos mais ajustados não foram necessariamente modelos lineares, mas sim polinomiais no caso das diatomáceas, diatomáceas pinuladas

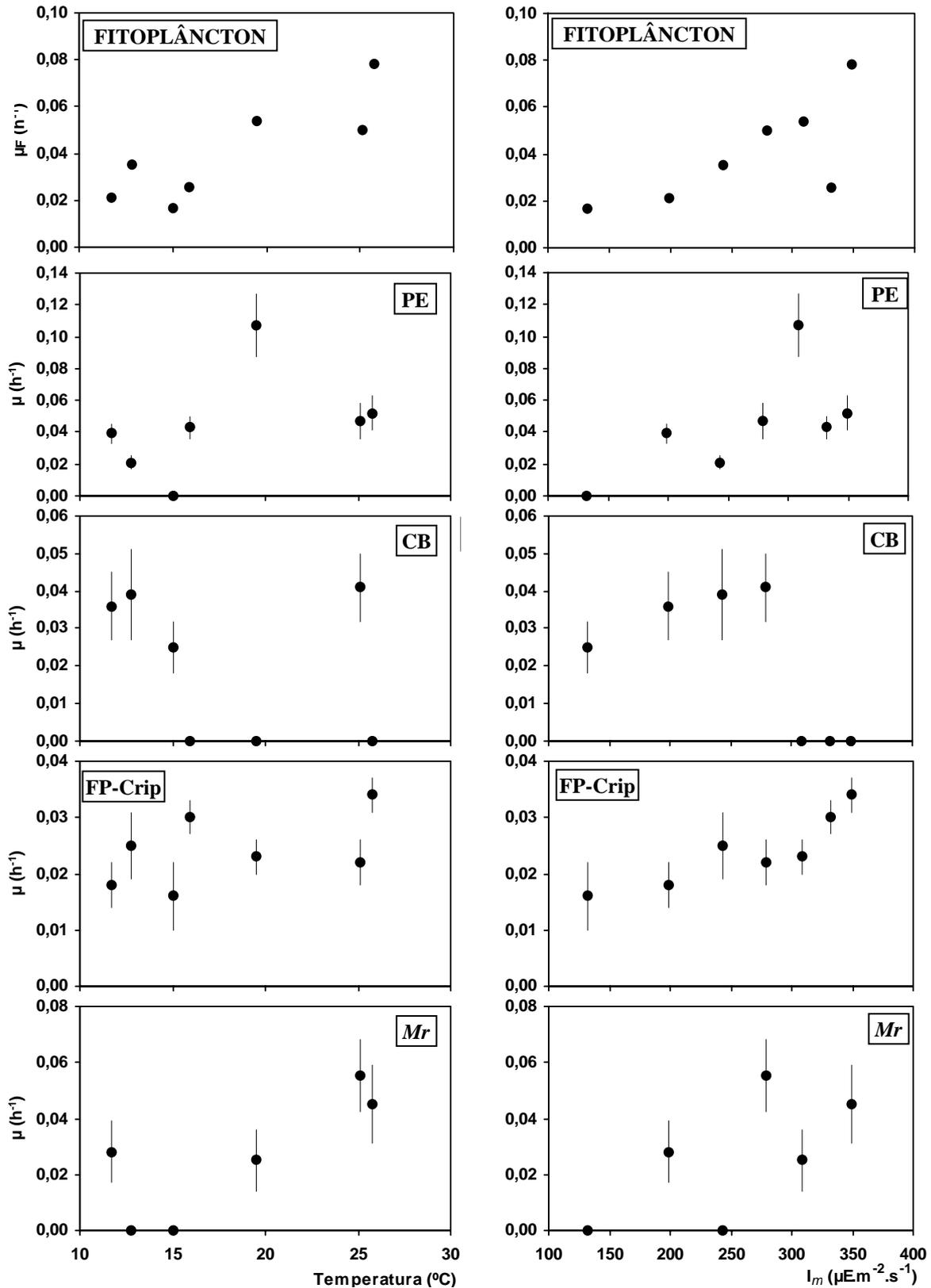


Figura 3.39 - Relação entre as taxas de crescimento ($\mu \pm 1\text{SE}$, em h^{-1}) do fitoplâncton, picofitoplâncton eucariótico (PE), *Synechococcus* (CB), criptofíceas (FP-crip) e *Mesodinium rubrum* (MR) e a temperatura (T, coluna esquerda) e a intensidade média da radiação PAR na camada de mistura, (I_m , coluna direita), no início das experiências na Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993.

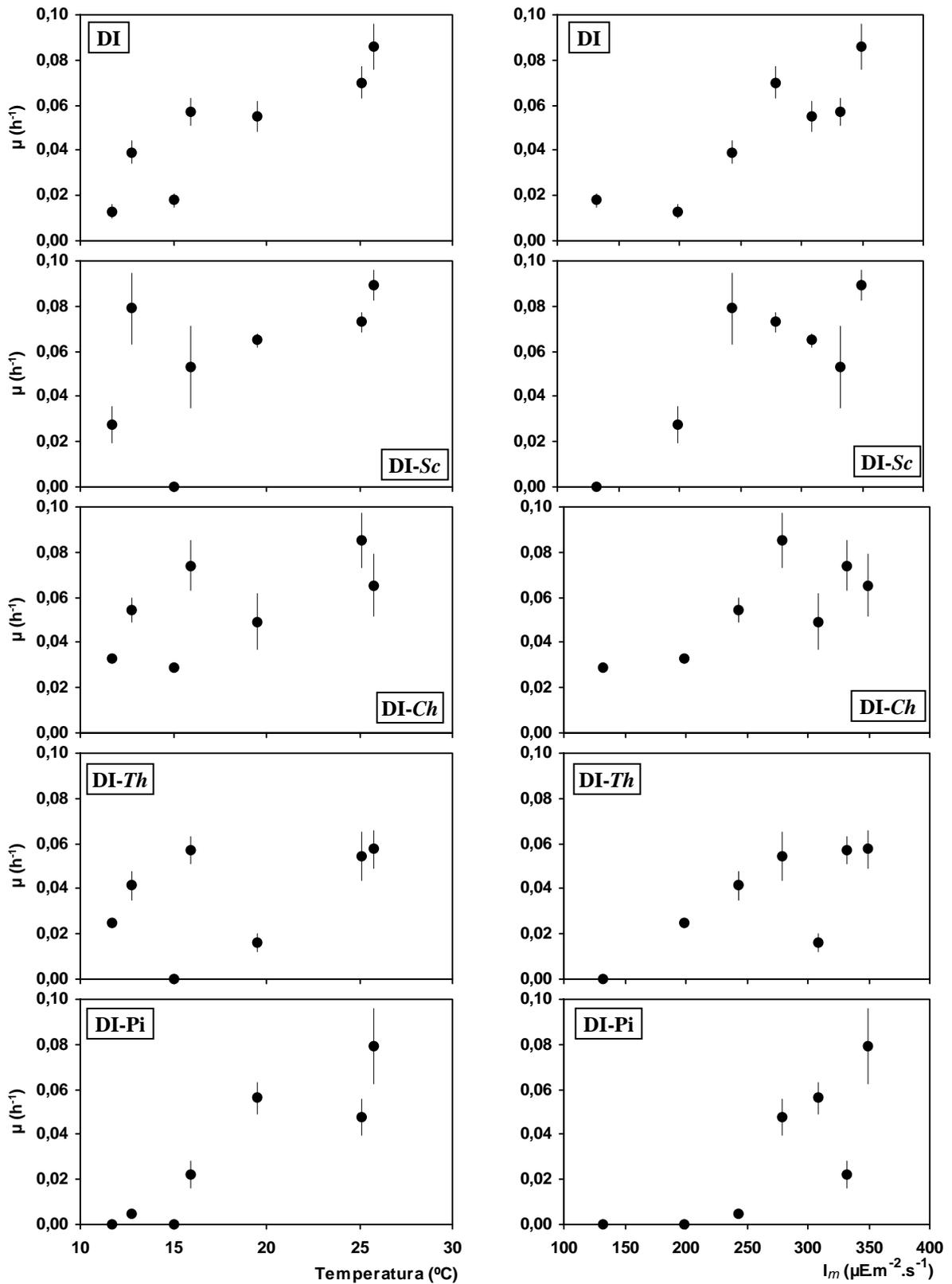


Figura 3.29 (cont.) - Relações entre as taxas de crescimento ($\mu \pm 1\text{SE}$, em h^{-1}) da assembleia de diatomáceas (DI), *Skeletonema costatum* (DI-Sc), *Chaetoceros* spp. (DI-Ch), *Thalassiosira* spp. (DI-Th) e diatomáceas pinuladas nanoplactónicas não coloniais (DI-Pi) e T e I_m .

S. costatum e *Chaetoceros* spp., e logarítmico no caso de *Thalassiosira* spp. (Fig. 3.39). De uma forma geral, valores de I_m iguais ou superiores a $250 \mu\text{EPAR.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e temperaturas superiores a 16°C corresponderam a taxas de crescimento superiores às taxas médias no caso da comunidade fitoplanctónica, diatomáceas e diatomáceas pinuladas nanoplanctónicas não coloniais. No caso de *S. costatum*, *Chaetoceros* spp. e *Thalassiosira* spp. este resultado foi obtido para valores de I_m iguais ou superiores a $250 \mu\text{E PAR.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, independentemente da temperatura. *Synechococcus* apresentou taxas de crescimento significativamente superiores a zero apenas para valores de I_m inferiores a $300 \mu\text{E PAR.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (ver Fig. 3.39). *Mesodinium rubrum* apresentou taxas de crescimento superiores ao valor médio para valores de I_m iguais ou superiores a $200 \mu\text{E PAR.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e valores de produção de criptofíceas superiores a $10 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$.

As variáveis ambientais analisadas neste estudo foram utilizadas como variáveis independentes ou preditores da taxa de crescimento (μ) da comunidade ou de grupos específicos de fitoplâncton através do estabelecimento de modelos de regressão simples ou múltipla, linear ou curvilínea. Os modelos de previsão da taxa de crescimento da comunidade fitoplanctónica, de criptofíceas, diatomáceas e diatomáceas pinuladas nanoplanctónicas não coloniais, baseados na variável composta $\log(T \cdot I_m)$, foram os modelos com maior capacidade preditiva e explicaram entre 71 e 94% da variação total das variáveis dependentes consideradas (ver Tab. III.10). No caso de *Chaetoceros* spp.,

Tabela III.10 - Modelos de regressão linear, tipo $y=a+b.X$, para previsão da taxa de crescimento da comunidade e de grupos específicos de fitoplâncton (μ_i , em h^{-1}) no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), com $y=\log(\mu_i+1)$. Legenda - I_m : intensidade média da radiação PAR na camada de mistura ($\mu\text{E PAR.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); R^2_a : coeficiente de determinação ajustado; SE: erro padrão; T: temperatura ($^\circ\text{C}$).

Grupo	X	$a \pm 1\text{SE}_a$	$b \pm 1\text{SE}_b$	SE _y	R^2_a	p
Comunidade	$\log(I_m.T)$	$0,0316 \pm 0,0080$	$-0,0979 \pm 0,0294$	0,005	0,71	0,010
Diatomáceas	$\log(I_m.T)$	$0,0429 \pm 0,0042$	$-0,1356 \pm 0,0154$	0,003	0,94	0,001
Pinuladas	$\log(I_m.T)$	$0,0488 \pm 0,0083$	$-0,1650 \pm 0,030$	0,005	0,85	0,010
<i>Chaetoceros</i>	$\log(I_m.T)$	$0,0273 \pm 0,0090$	$-0,0757 \pm 0,0326$	0,006	0,58	0,050
<i>Thalassiosira</i>	$\log(I_m+1)$	$0,0499 \pm 0,0180$	$-0,1046 \pm 0,0436$	0,007	0,52	0,050
<i>S. costatum</i>	$\log(I_m+1)$	$0,0758 \pm 0,0200$	$-0,1589 \pm 0,0483$	0,007	0,69	0,050
Criptofíceas	$(\log(I_m+1))^2$	$0,0033 \pm 0,0009$	$-0,0088 \pm 0,0053$	0,002	0,67	0,050

esta variável composta explicou 58% da variação. No caso de *Thalassiosira* spp. e *Skeletonema costatum*, a variável independente $\log(I_{m+1})$ explicou entre 52 e 69% da variação, respectivamente, e no caso das criptofíceas a variável $(\log(I_{m+1}))^2$ explicou 67% da variação (ver Tab. III.10).

3.2.3 Taxa de predação e impacto da predação

A Tabela III.11 apresenta os valores médios e respectivos extremos de variação da taxa de predação exercida por planctontes inferiores a 100 μm (g , em h^{-1}) e o seu impacto sobre a produção primária da comunidade, de classes dimensionais e grupos morfológicos e/ou taxonómicos de fitoplâncton (I_{PP} , em % produção removida. d^{-1}). A taxa de predação da comunidade de fitoplâncton apresentou um valor médio de $0,012 \pm 0,003 \text{ h}^{-1}$, cerca de três vezes inferior à taxa de crescimento média ($0,040 \pm 0,008 \text{ h}^{-1}$). As taxas de predação médias do picofitoplâncton eucariótico ($0,029 \pm 0,008 \text{ h}^{-1}$) e flagelados plastídicos ($0,016 \pm 0,004 \text{ h}^{-1}$) foram significativamente superiores e o impacto da predação sobre estes grupos correspondeu à remoção média de 73 e 77% da produção primária por dia, respectivamente. As taxas de predação sobre *Synechococcus*, dinoflagelados gimnodinóides inferiores a 10 μm , diatomáceas e microfitoplâncton apresentaram valores superiores a zero apenas em uma ou duas experiências e os valores médios não foram significativamente diferentes de zero. Todavia, a taxa de predação média das diatomáceas pinuladas nanoplanctónicas não coloniais ($0,028 \pm 0,009 \text{ h}^{-1}$) foi relativamente elevada e correspondeu à remoção média de 66% da produção por dia (ver Tab. III.11). Este resultado foi corroborado pela observação microscópica frequente deste tipo de diatomáceas no interior de tintinóides e ciliados aloricados microplanctónicos, nas experiências e ao longo do programa regular de amostragem.

A taxa de predação da comunidade de fitoplâncton foi superior no final da Primavera e em Julho ($g > 0,02 \text{ h}^{-1}$) e inferior ($g < 0,01 \text{ h}^{-1}$) no restante período (Fig. 3.40). As relações entre a taxa de predação da comunidade ou de grupos específicos de fitoplâncton e a abundância de protistas fagotróficos no início das experiências não foram significativas ($p > 0,05$). O impacto da predação exercida pelo plâncton inferior a 100 μm sobre a produção do fitoplâncton foi máximo nas experiências realizadas no final da Primavera e Outono (>70%) e mínimo em Fevereiro e Setembro 1992 (<20%). A taxa de crescimento líquido da comunidade fitoplanctónica ($\mu\text{-g}$), tal como a taxa de crescimento, correlacionou-se de forma positiva e significativa com a biomassa total no início das experiências ($p < 0,05$).

A taxa de predação sobre o picofitoplâncton eucariótico (ver Fig. 3.40) foi igualmente superior nas experiências efectuadas entre o final da Primavera e o Verão ($g > 0,04 \text{ h}^{-1}$) e inferior no Outono-Inverno ($g < 0,02 \text{ h}^{-1}$). A taxa de predação do picofitoplâncton eucariótico correlacionou-se positiva e significativamente com a temperatura ($p < 0,05$) e

com a taxa de crescimento específica do grupo ($p < 0,001$). O impacto da predação sobre a produção de picofitoplâncton eucariótico (Fig. 3.40) foi mínimo em Janeiro 1992 (21% produção.d⁻¹) e muito elevado, entre 80 a 95% produção.d⁻¹, nas restantes experiências. Todavia, é importante salientar a elevada variabilidade observada no período de Inverno (21-92% d⁻¹). As taxas de crescimento líquido relativamente superiores em Abril e Junho 1992 coincidiram com um período de claro aumento da abundância deste grupo na Estação Laguna (ver Fig. 3.21 A). No caso de *Synechococcus*, a única taxa de predação significativa, registada em Fevereiro 1992, representou uma remoção de 61% da produção por dia.

Tabela III.11 - Valores médios e gama de variação (min-max) da taxa de predação exercida por planctontes inferiores a 100 μm (g_i , em h^{-1}) e seu impacto sobre a produção da comunidade e de grupos morfológicos e/ou taxonómicos de fitoplâncton (I_{PP} , % produção removida.d⁻¹) no interior da Ria Formosa (Estação Laguna). *in*: valor não significativamente diferente de zero; \blacklozenge : valor médio não significativamente diferente de zero.

Grupo	Taxa de predação (h^{-1})		Impacto (% PP_i .d ⁻¹)		
	média \pm 1SE	min-max	$g > 0$	médio	min-max
COMUNIDADE	0,012 \pm 0,003	0,003-0,031	6:7	44 \pm 9	11-72
CLASSES DIMENSIONAIS					
Picofitoplâncton	0,029 \pm 0,008	0-0,06	6:7	65 \pm 14	0-95
Nanofitoplâncton	0,016 \pm 0,004	0-0,034	6:7	67 \pm 14	0-110
Microfitoplâncton	0,004 \pm 0,003 \blacklozenge	0-0,015	2:7	11 \pm 8	0-47
GRUPOS TAXONÓMICOS					
<i>Synechococcus</i>	0,003 \pm 0,003 \blacklozenge	<i>in</i> - 0,019	1:7	15 \pm 15	0 - 61
Picofitoplâncton eucariótico	0,029 \pm 0,008	<i>in</i> - 0,060	6:7	77 \pm 12	0 - 95
Dinoflagelados <10 μm	0,006 \pm 0,004 \blacklozenge	<i>in</i> - 0,025	2:7	18 \pm 12	0 - 73
Flagelados Plastídicos	0,016 \pm 0,004	<i>in</i> - 0,037	6:7	73 \pm 15	0 - 110
Criptofíceas	0,020 \pm 0,009	<i>in</i> - 0,071	5:7	67 \pm 21	0 - 147
Grupo V	0,016 \pm 0,007	<i>in</i> - 0,039	3:7	50 \pm 23	0 - 121
Grupo VI	0,008 \pm 0,008 \blacklozenge	<i>in</i> - 0,032	1:7	44 \pm 43	0 - 131
Grupo VII	-	0,032	1:7	-	198
Diatomáceas	0,006 \pm 0,004 \blacklozenge	<i>in</i> - 0,026	2:7	14 \pm 10	0 - 64
<i>Chaetoceros</i> spp.	<i>in</i>	-	0:7	0	-
<i>Skeletonema costatum</i>	0,007 \pm 0,007 \blacklozenge	<i>in</i> - 0,042	1:7	16 \pm 16	0 - 80
<i>Thalassiosira</i> spp.	0,003 \pm 0,003 \blacklozenge	<i>in</i> - 0,024	1:7	10 \pm 10	0 - 59
Pennate n/coloniais <20 μm	0,028 \pm 0,009	<i>in</i> - 0,047	4:7	66 \pm 18	0 - 100

A taxa de predação dos flagelados plastídicos (Fig. 3.40) foi inferior nas experiências efectuadas entre o Inverno e início da Primavera ($g < 0,01 \text{ h}^{-1}$) e relativamente superior no restante período. O impacto da predação foi igualmente inferior no período de

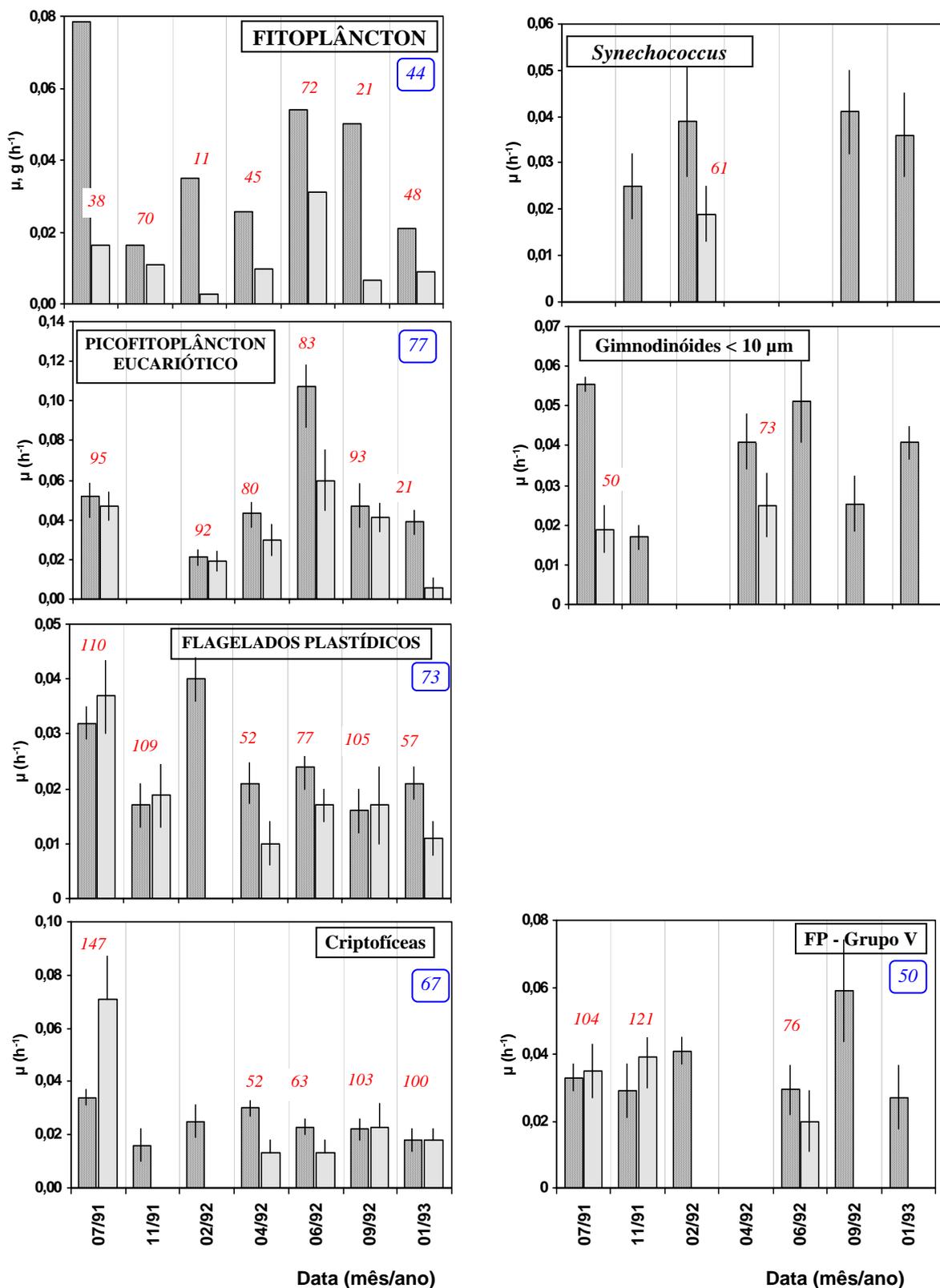


Fig. 3.40 - Variação das taxas de crescimento da comunidade e de grupos morfológicos e/ou taxonômicos de fitoplâncton (■, $\mu \pm 1SE$, em h^{-1}) e das taxas de predação exercida por planctontes inferiores a $100 \mu m$ (□, $g \pm 1SE$, em h^{-1}) no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993 (ver legenda Fig.3.40 continuação).

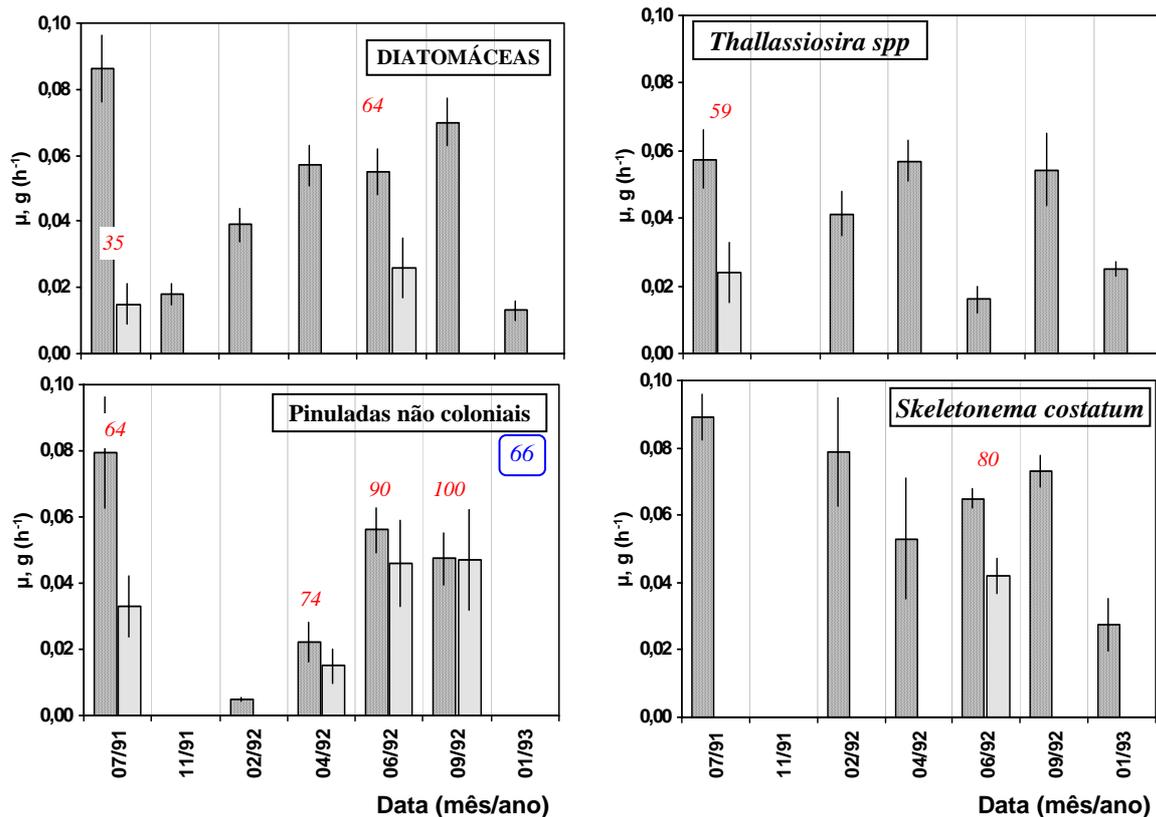


Fig. 3.40 (cont.) - Variação das taxas de crescimento da comunidade e de grupos morfológicos e/ou taxonómicos de fitoplâncton (\blacksquare , $\mu \pm 1SE$, em h^{-1}) e das taxas de predação exercida por planctontes inferiores a $100 \mu m$ (\blacksquare , $g \pm 1SE$, em h^{-1}) no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993. Os valores a vermelho representam a percentagem da produção específica de fitoplâncton predada diariamente ($\%PPi.d^{-1}$) e os valores a azul representam a remoção média. Os valores não apresentados representam taxas ou impactos não significativamente diferentes de zero.

Inverno-início da Primavera ($<57\%$ produção.d $^{-1}$) e superior no período de Verão-Outono (77-110% produção.d $^{-1}$). No caso específico das criptofíceas, a taxa de predação exibiu valores máximos em Julho 1991 e valores não significativamente diferentes de zero em Novembro 1991 e Fevereiro 1992. O valor máximo, cerca de 2x superior à taxa de crescimento das criptofíceas, coincidiu com a produção máxima de *Mesodinium rubrum* ($45 \mu g C.L^{-1}.d^{-1}$) e os valores não detectáveis coincidiram com as experiências onde *M. rubrum* não exibiu crescimento significativo (ver Fig. 3.37). De facto, a taxa de predação das criptofíceas correlacionou-se positiva e significativamente com a taxa de crescimento ($p < 0,01$) e com a produção de *Mesodinium rubrum* ($p < 0,05$). O impacto da predação das criptofíceas foi máximo nas experiências de Verão (105-147% produção.d $^{-1}$), intermédio na Primavera (52-63% produção.d $^{-1}$) e apresentou uma elevada variabilidade no Inverno, com uma remoção de 0 a 100% da produção por dia em Fevereiro 1992 e Janeiro 1993, respectivamente. É interessante enfatizar que a ocorrência de valores mínimos em Fevereiro 1992 antecedeu um aumento notório na abundância de criptofíceas na Estação Laguna. As situações experimentais com

impacto intermédio (Abril-Junho 1992) coincidiram com um período de intensa variabilidade na população de criptofíceas na Estação Laguna, que culminou com um declínio notório em Julho 1992 (ver Fig. 3.23 A).

No grupo das diatomáceas, apenas as formas pinuladas nanoplânctónicas não coloniais sofreram uma predação significativa por planctontes inferiores a 100 µm. Neste grupo, a taxa de predação e o impacto da predação foram superiores no período final da Primavera-Verão ($0,03-0,05 \text{ h}^{-1}$ e $64-100\% \text{ d}^{-1}$) e não significativos no Outono-Inverno (Fig. 3.40). No caso das diatomáceas *Thalassiosira* spp. e *Skeletonema costatum* a predação só foi significativa em uma das sete experiências, Julho 1991 e Junho 1992, e removeu 59 e 80% da produção diária, respectivamente.

3.2.4 Produção fitoplanctónica

A produção primária particulada do fitoplâncton, estimada conservativamente com base no somatório da produção do picofitoplâncton eucariótico, *Synechococcus*, flagelados plastídicos, dinoflagelados gimnodinóides inferiores a 10 µm, diatomáceas e *Mesodinium rubrum*, variou entre 17,2 e 2001,3 µgC.L⁻¹.d⁻¹, observados em Janeiro 1993 e Julho 1991, e apresentou um valor médio de $389 \pm 273 \text{ µgC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$. O quociente entre a produção fitoplanctónica particulada e a concentração de clorofila *a*, geralmente utilizado como indicador da velocidade de crescimento da comunidade de fitoplâncton, variou entre 1,6 e 18,1 µgC.(µg Chl*a*)⁻¹.h⁻¹ e apresentou um valor médio de $6,4 \pm 2,2 \text{ µgC.}(\text{µg Chl}a)^{-1}.\text{h}^{-1}$.

Os flagelados plastídicos, diatomáceas e picofitoplâncton eucariótico foram os grupos com maior contributo para a produção fitoplanctónica e representaram, em média, $43 \pm 13\%$, $38 \pm 12\%$ e $14 \pm 7\%$ da produção fitoplanctónica total. Os restantes grupos apresentaram contribuições médias inferiores a 2%. Quando consideradas as classes dimensionais, o nanofitoplâncton e o microfitoplâncton apresentaram contributos médios equivalentes, de $46 \pm 12\%$ e $36 \pm 12\%$ respectivamente, e o picofitoplâncton representou $16 \pm 7\%$ da produção total. Todavia, é importante relembrar que a contribuição relativa do microfitoplâncton incluiu o contributo de diatomáceas nanoplânctónicas coloniais e diatomáceas microplânctónicas e não incluiu o contributo relativo dos dinoflagelados microplânctónicos. No geral, os contributos médios para a biomassa total de fitoplâncton de cada classe dimensional ($11 \pm 4\%$, $41 \pm 7\%$ e $55 \pm 36\%$ para o picofitoplâncton, nanofitoplâncton e microfitoplâncton, respectivamente) ou grupo taxonómico ($10 \pm 2\%$, $54 \pm 10\%$ e $29 \pm 9\%$ para o picofitoplâncton eucariótico, flagelados plastídicos e diatomáceas, respectivamente) no início das experiências não foram significativamente distintos dos seus contributos a nível da produção fitoplanctónica particulada. Todavia, o contributo dos flagelados plastídicos foi

relativamente superior a nível da biomassa e o contributo das diatomáceas foi relativamente superior a nível da produção fitoplanctónica.

Tal como a taxa de crescimento e a biomassa, a produção fitoplanctónica apresentou valores superiores no período de final da Primavera-Verão, particularmente elevados em Julho 1991, e valores mínimos no restante período (Fig. 3.41 A). O ciclo sazonal de produção fitoplanctónica reflectiu o ciclo de produção de diatomáceas, grupo que apresentou uma amplitude de variação extremamente elevada, em particular quando comparada com os flagelados plastídicos (1845x *versus* 3x). A produção no período de Verão foi claramente dominada pelas diatomáceas, com contribuições relativas superio-

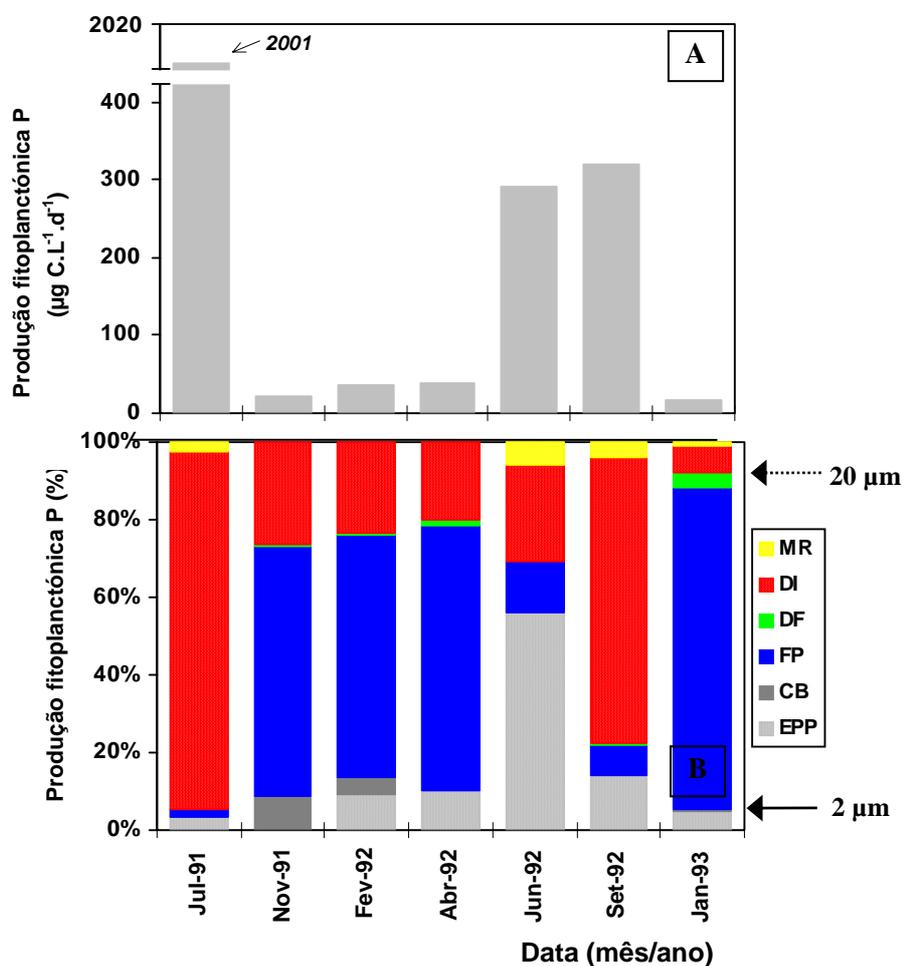


Figura 3.41 - Variação da produção fitoplanctónica no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), no período de Julho 1991 a Janeiro 1993 (A) e contribuição relativa de diferentes grupos morfológicos e/ou taxonómicos para a produção fitoplanctónica (B). Legenda- CB: *Synechococcus*; FP: flagelados plastídicos com exclusão de dinoflagelados; DF: dinoflagelados gimnodinóides inferiores a 10 µm; DI: diatomáceas; PE: picofitoplâncton eucariótico; MR: *Mesodinium rubrum*. As setas separam, de forma aproximada, os contributos do picofitoplâncton (<2 µm), nanofitoplâncton (2-20 µm) e microfitoplâncton (>20 µm).

res a 75% nas duas experiências. Com exceção da experiência realizada no final da Primavera (Junho 1992), onde o picofitoplâncton eucariótico representou 56% da produção fitoplanctónica, nas restantes situações os flagelados plastídicos foram o grupo com maior contributo para a produção primária total, com contribuições relativas superiores a 63%. As contribuições relativas de *Mesodinium rubrum*, *Synechococcus* e dinoflagelados inferiores a 10 µm para a produção total atingiram valores máximos de 6% (Junho 1992), 9% (Novembro 1992) e 4% (Janeiro 1993), respectivamente (Fig. 3.41 B). A temperatura correlacionou-se positiva e significativamente com a contribuição relativa do microfitoplâncton para a produção fitoplanctónica ($p < 0,01$) e negativa e significativamente com a contribuição do nanofitoplâncton ($p < 0,05$).

A produção fitoplanctónica particulada correlacionou-se positiva e significativamente com a biomassa, taxa de crescimento da comunidade, temperatura ($p < 0,01$) e I_m ($p < 0,05$). O modelo de previsão da produção fitoplanctónica particulada (PP) com maior capacidade preditiva (ver Tab. III.12), baseado na utilização da taxa de crescimento da comunidade fitoplanctónica (μ_{FI} , em h^{-1}), intensidade média da radiação PAR na camada de mistura (I_m , em $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) e biomassa fitoplanctónica (B , em $\mu g C \cdot L^{-1}$) expli-

Tabela III.12 - Modelos de regressão múltipla (I) e simples (II) para previsão da produção fitoplanctónica particulada (PP, em $\mu g C \cdot L^{-1} \cdot d^{-1}$) no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), com $y = \log PP$. Legenda - I_m : intensidade média da radiação PAR na camada de mistura ($\mu E \cdot PAR \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$); R^2_a : coeficiente de determinação ajustado; SE: erro padrão; T: temperatura ($^{\circ}C$); β : coeficientes parciais de regressão estandardizados; μ : taxa de crescimento da comunidade fito-planctónica (h^{-1}).

(I) Modelo tipo: $y = b_0 + b_1 \cdot X_1 + b_2 \cdot X_2 + b_3 \cdot X_3$			
X_n	$\beta \pm 1 SE_{\beta}$	$b_n \pm 1 SE_{b_n}$	p
$\log (B \cdot I_m)$	0,742±0,037	1,100±0,055	<0,001
$\log \mu$	0,454±0,040	1,435±0,126	<0,001
$\log I_m$	-0,229±0,026	-1,183±0,133	<0,01
		$b_0: 2,259 \pm 0,528$	<0,05
<i>sumário: $R^2_a = 0,999$; $n = 7$; $SE_y = 0,030$; $p < 0,0001$.</i>			
(II) Modelo tipo: $y = a + b \cdot X$			
X	$a \pm 1 SE_a$	$b \pm 1 SE_b$	p
$\log (B \cdot I_m)$	-4,170±0,557	1,454±0,130	<0,0001
<i>sumário: $R^2_a = 0,954$; $n = 7$; $SE_y = 0,166$; $p < 0,0001$.</i>			

cou 99,9% da variação observada (ver Tab. III.12). Todos os coeficientes do modelo foram significativamente diferentes de zero e a contribuição da variável independente $\log(B \cdot I_m)$, com um coeficiente beta de $0,742 \pm 0,037$, foi significativamente superior à contribuição das restantes variáveis. De facto, a utilização de um modelo de regressão linear simples com $\log(B \cdot I_m)$ como variável independente explicou 95% da variação da produção fitoplanctónica particulada (ver Tab. III.12).

3.3 Aplicação de modelos de previsão

A aplicação dos modelos de previsão estabelecidos anteriormente (ver Tabelas III.10 e III.12) aos resultados obtidos na Estação Laguna, no decurso do programa de amostragem regular, permitiu obter estimativas da taxa de crescimento e da produção particulada da comunidade de fitoplâncton para o período de Março de 1991 a Janeiro 1993 com uma frequência aproximadamente semanal (ver Fig. 3.42). Os valores de bio-

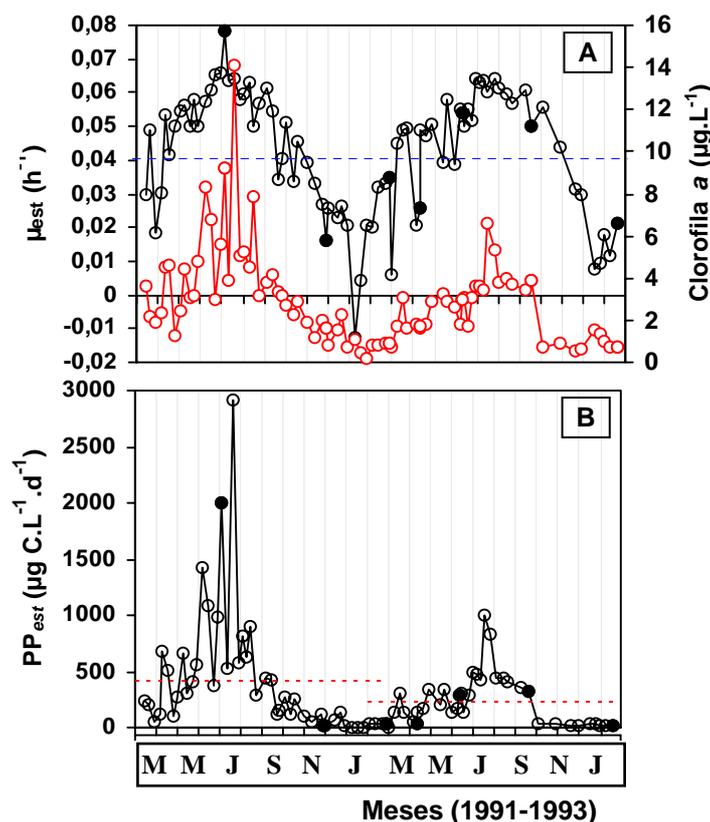


Figura 3.42 - Variação da (A) concentração média de clorofila a (\circ), taxa de crescimento estimada (\circ , μ em h^{-1}) e taxa de crescimento avaliada experimentalmente *in situ* (\bullet) e (B) produção da comunidade de fitoplâncton estimada (\circ , PP em $\mu g C.L^{-1}.d^{-1}$) e medida (\bullet) no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Março 1991 e Janeiro 1993. As linhas horizontais descontínuas indicam as estimativas médias anuais da taxa de crescimento ($--$) e da produção de fitoplâncton ($--$) para os dois ciclos anuais avaliados.

massa fitoplanctónica para o período de Abril 1992 a Janeiro 1993 foram estimados através da aplicação da razão $40 \text{ mgC.}(\text{mgChla})^{-1}$ (ver Fig. 3.17 A) aos valores da concentração de clorofila *a* (Chla).

As estimativas médias da taxa de crescimento e produção da comunidade fitoplanctónica para o período referido, $0,043 \pm 0,002 \text{ h}^{-1}$ e $332 \pm 39 \text{ } \mu\text{C.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$ ($n=150$) foram similares aos valores obtidos experimentalmente ($0,040 \pm 0,008 \text{ h}^{-1}$ e $389 \pm 273 \text{ } \mu\text{C.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$; $n=7$). Os valores médios da taxa de crescimento para os dois anos analisados foram similares enquanto a produção fitoplanctónica foi superior em 1991 relativamente a 1992 (381 ± 61 *versus* $217 \pm 28 \text{ } \mu\text{C.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$) devido aos valores superiores de biomassa observados em 1991. Em 1991, a produção fitoplanctónica prevista para a primeira quinzena do mês de Julho, que equivale a ca. 4% do ciclo anual, representou 22% da produção fitoplanctónica anual. As previsões da taxa de crescimento e da produção particulada da comunidade fitoplanctónica indicaram uma variação sazonal unimodal (Fig. 3.42 B) com valores inferiores no período de Outono-Inverno ($0,027 \pm 0,002 \text{ h}^{-1}$ e $72 \pm 12 \text{ } \mu\text{C.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$) e superiores na Primavera-Verão ($0,053 \pm 0,001 \text{ h}^{-1}$ e $487 \pm 56 \text{ } \mu\text{C.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$). No período referido, as estimativas mínimas e máximas da taxa de crescimento coincidiram com valores mínimos e máximos de biomassa fitoplanctónica (ver Fig. 3.42 A).

4. Discussão

4.1 Variabilidade espacial

4.1.1 Abundância, biomassa e produção de fitoplâncton

As Estações Laguna e Barra, localizadas no interior da bacia oeste do sistema lagunar Ria Formosa e numa região fronteira em contacto com a zona costeira adjacente, respectivamente, apresentaram valores medianos de temperatura e salinidade não significativamente distintos. Este resultado traduziu a importância da zona costeira adjacente como fonte de água para este sistema lagunar e a reduzida influência de afluentes de água doce. Porém, em relação à Estação Barra, a Estação Laguna apresentou uma amplitude de variação superior a nível da temperatura ($10\text{-}30^\circ\text{C}$ *versus* $13\text{-}23^\circ\text{C}$) e da salinidade ($15\text{-}39$ *versus* $34\text{-}37$). Este padrão foi igualmente observado em outros sistemas lagunares costeiros (Lara-Lara & Borrego, 1975; Nixon & Lee, 1981; Medina-Gómez & Herrera-Silveira, 2003). No caso da temperatura, este resultado reflectiu a importância da profundidade do sistema na resposta a variações do fluxo de calor e a ocorrência de afloramento costeiro no período de Verão na zona costeira. No caso da salinidade, os valores mínimos associaram-se a eventos de forte pluviosidade e os valores máximos ocorreram no Verão, período onde a evaporação pode atingir um

valor médio de $0,43 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (Silva, 2001). A salinidade mínima observada na Estação Laguna (15) coincidiu com um período de forte pluviosidade ($80\text{-}97 \text{ mm} \cdot \text{d}^{-1}$), com valores próximos da pluviosidade máxima diária registada no período de 1964-1980 na Estação Meteorológica do Aeroporto de Faro (118 mm; Instituto Nacional de Meteorologia e Geofísica, 1991b). No geral, os valores de temperatura e salinidade obtidos no presente estudo encontram-se dentro da gama referida para a Ria Formosa (Benoliel, 1984, 1985, 1989; Barbosa, 1991; Falcão, 1996; Newton & Mudge, 2003).

A reduzida profundidade da Ria Formosa, associada à ausência de fontes importantes de água doce e à turbulência gerada pela corrente de maré foram responsáveis pela mistura vertical da coluna de água em ambas estações. Tal como referido em estudos anteriores (Benoliel, 1984, 1985, 1989; Newton & Mudge, 2003), a estratificação da coluna de água foi observada apenas em situações pontuais e transitórias. A mistura intensa da coluna de água permite o contacto permanente entre o ambiente pelágico e a principal fonte de macronutrientes inorgânicos, o sedimento (Falcão, 1996; Falcão & Vale, 1998). De facto, o contacto intenso com o sedimento, o efeito de efluentes urbanos apenas parcialmente tratados e as escorrências superficiais terrestres explicam a ocorrência de concentrações superiores de macronutrientes inorgânicos nas regiões mais confinadas e menos profundas do sistema lagunar e inferiores nas zonas em contacto com a zona costeira (Benoliel, 1984, 1985, 1989; Cortez, 1992; Newton, 1995; Newton & Mudge, 2005). A informação disponível para o período de estudo indicou concentrações de macronutrientes inorgânicos superiores na Estação Laguna, em particular no caso dos silicatos e da amónia (ver Tab. III.1; Cortez, 1992). A concentração de nutrientes na Estação Barra ou na plataforma continental algarvia pode atingir níveis superiores aos registados no interior do sistema lagunar no período de mistura convectiva intensa, entre Dezembro e Fevereiro (ver Tab. III.1 e Anexo I; Cortez, 1992; Cravo, 1996), período de reduzida disponibilidade de luz. Porém, a concentração de nutrientes na camada de mistura sob a plataforma algarvia pode atingir valores particularmente reduzidos durante o período de estratificação térmica estival (Benoliel, 1984, 1985, 1989; Pissarra *et al.*, 1993; Cavaco *et al.*, 1995).

Os valores da intensidade da radiação à superfície ($213\text{-}1024 \mu\text{E PAR} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) enquadraram-se na gama referida para o sector oeste da Ria Formosa (Silva, 2004). Apesar da Estação Laguna apresentar um coeficiente de extinção médio significativamente superior à Estação Barra ($1,0 \text{ versus } 0,56 \text{ m}^{-1}$), devido à presença de material detrítico provavelmente ressuscitado a partir do sedimento, a profundidade reduzida do sistema lagunar permitiu a ocorrência de intensidades da radiação PAR na camada de mistura (I_m) significativamente superiores na Estação Laguna e a extensão da zona eufótica até ao fundo. Assim, tal como em outros sistemas estuarinos misturados (Cole *et al.*, 1992; Cloern, 1987; Kocum *et al.*, 2002b), a distribuição espacial de I_m na Ria Formosa foi controlada especialmente pela batimetria ocorrendo valores inferiores em

ambientes mais profundos e com menor turbidez. Os valores de I_m na Estação Laguna (61-363 $\mu\text{E PAR}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) foram sistematicamente superiores ao valor crítico de Riley (1957), ca. 45 $\mu\text{E PAR}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, e foram inferiores a 250 $\mu\text{E PAR}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, valor considerado de saturação para a generalidade dos fitoplanctontes (Raymont, 1980; Langdon, 1987; Tang, 1995), apenas no período de Outubro-Inverno (ver Fig. 3.2). Pelo contrário, na Estação Barra, a zona eufótica estendeu-se em média, a apenas metade da profundidade do local. Os valores de I_m na Estação Barra (50-101 $\mu\text{E PAR}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) e os valores estimados para a plataforma continental adjacente (9-274 $\mu\text{E PAR}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), mínimos durante o período de mistura convectiva, foram próximos ou inferiores ao valor crítico de Riley (1957) no Outono-Inverno e geralmente inferiores à intensidade de saturação durante todo o ciclo anual (ver Fig. 3.2). Assim, de uma forma geral, a região interior da Ria apresenta um ambiente luminoso e nutricional mais favoráveis para o fitoplâncton que as zonas exteriores, directamente afectadas pela zona costeira adjacente.

A Estação Laguna apresentou valores médios de abundância, biomassa fitoplanctónica e concentração de clorofila *a* significativamente superiores aos registados na Estação Barra (51±4x10⁶ células.L⁻¹, 134±11 $\mu\text{gC}\cdot\text{L}^{-1}$ e 3,2±0,3 $\mu\text{gChl}a\cdot\text{L}^{-1}$ versus 25±2x10⁶ células.L⁻¹, 55±6 $\mu\text{gC}\cdot\text{L}^{-1}$ e 1,3±0,1 $\mu\text{gChl}a\cdot\text{L}^{-1}$). Os valores de abundância de fitoplâncton foram notoriamente inferiores aos referidos por Assis *et al.* (1984), Marques (1988) e Brockel (1990a) para a Ria Formosa. Esta discrepância deveu-se ao elevado contributo do picofitoplâncton e nanofitoplâncton (96% da abundância total e entre 61 a 65% da biomassa), grupos não avaliáveis de forma quantitativa com a técnica de microscopia de inversão. Este facto salientou a importância do picofitoplâncton e nanofitoplâncton na Ria Formosa e zona costeira adjacente e a necessidade de utilizar a microscopia de epifluorescência, em conjugação com microscopia de inversão, para analisar quantitativamente toda a comunidade fitoplanctónica. Tal como previamente referido, a não utilização da técnica de inversão neste estudo poderá ter subestimado o contributo de fitoplanctontes com abundância relativa reduzida.

As taxas de crescimento da comunidade fitoplanctónica na Estação Laguna (0,016-0,079; 0,040±0,008 h⁻¹) enquadraram-se nos resultados previamente referidos para diversos ambientes estuarinos (<0,003-0,140 h⁻¹: Furnas, 1982b; 1983; Dagg, 1985; Harding *et al.*, 1986; Verity, 1986a; Alpine & Cloern, 1988; Malone *et al.*, 1988; McManus & Ederington-Cantrell, 1992; Gallegos & Jordan, 1997; Pinckney *et al.*, 1997; Cotano *et al.*, 1998; Murrell & Hollibaugh, 1998; Ruiz *et al.*, 1998; Lehrter *et al.*, 1999; Strom *et al.*, 2001; Gobler *et al.*, 2002; Murrell *et al.*, 2002; Iriarte *et al.*, 2003; Ornlfsdottir *et al.*, 2004b; Juhl & Murrell, 2005). Estes valores foram similares às taxas de crescimento referidas por Thiele-Gliesche (1992) para o interior da Ria Formosa, posteriormente corrigidas (0,02-0,06 h⁻¹) de acordo com Landry *et al.* (1998).

Os valores médios anuais da concentração de clorofila a ($3,2\pm 0,3 \mu\text{g.L}^{-1}$), da produção primária particulada ($389\pm 273 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$) e da produtividade por unidade de clorofila a ($6,4\pm 2,2 \mu\text{gC}.\mu\text{gChl}a.\text{h}^{-1}$) na Estação Laguna enquadraram-se igualmente na gama de valores previamente referida para zonas interiores da Ria Formosa ($0,1-20 \mu\text{gChl}a.\text{L}^{-1}$: Assis *et al.*, 1984; Benoliel, 1984, 1985, 1989; Newton, 1988; Barbosa, 1991; Falcão *et al.*, 1991; Thiele-Gliesche, 1992; $8-2050 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$: Marques, 1988; Brockel & Lembke, 1990; Falcão *et al.*, 1991; Newton & Icely, *in press*; $2,6-34,9 \mu\text{gC}.\mu\text{gChl}a.\text{h}^{-1}$: Falcão *et al.*, 1991) e para outros sistemas lagunares (ver Tab. III.13 e revisões de Subba Rao, 1981, Nixon, 1982 e Knoppers, 1994) e estuarinos (Monbet, 1992; Tillmann *et al.*, 2000). Assumindo uma profundidade média de 2 m para o sector oeste da Ria Formosa, as estimativas da produção fitoplanctónica particulada anual, $198-284 \text{gC}.\text{m}^{-2}.\text{ano}^{-1}$, foram similares aos valores médios apresentados para sistemas estuarinos e lagunares ($179-300,0 \text{gC}.\text{m}^{-2}.\text{ano}^{-1}$, ver revisões de Boynton *et al.*, 1982 e Knoppers, 1994).

Contudo, enquanto a produção fitoplanctónica anual média se enquadrou nos valores intermédios, a concentração de clorofila a média aproximou-se do limite inferior dos valores referidos na literatura (ver Tab. III.13). De facto, os valores médios da produção por unidade de clorofila a ($7,2\pm 1,3 \mu\text{gC}.\mu\text{gChl}a.\text{h}^{-1}$, $n=11$) e da produção fitoplanctónica em diversos sistemas lagunares, com ($350,5\pm 81,3 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$, $n=19$) ou sem valores extremos ($290,7\pm 58,0 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$, $n=18$), foram similares aos valores médios obtidos no presente estudo. Todavia, o valor médio da concentração de clorofila a em diversos sistemas lagunares, com ($14,9\pm 5,0 \mu\text{g.L}^{-1}$, $n=21$) ou sem valores extremos ($10,6\pm 2,8 \mu\text{g.L}^{-1}$, $n=20$, ver Tab. III.13), foi notoriamente superior ao valor médio obtido neste estudo ($3,2\pm 0,3 \mu\text{g.L}^{-1}$). No geral, este resultado parece indicar que o impacto dos processos de remoção da biomassa fitoplanctónica na Ria Formosa, por advecção tidal ou predação por planctontes ou organismos bentónicos, é relativamente elevado.

A concentração de clorofila a na Estação Barra ($0,3-4,8$; $1,25\pm 0,11 \mu\text{g.L}^{-1}$), significativamente inferior à observada no interior do sistema lagunar, encontra-se na gama de valores referida para a zona costeira adjacente ($0,1-8,0 \mu\text{g.L}^{-1}$: Benoliel, 1984, 1985, 1989; Broeckel, 1990; Pissara *et al.*, 1993; Cavaco *et al.*, 1995; Moita, 2001) e restante plataforma continental portuguesa (Pissara *et al.*, 1990; Palma, 1996; Mendes, 1997, 1999; Moita, 2001). Os valores obtidos enquadram-se igualmente na gama referida para outros sistemas costeiros expostos de clima temperado (exs.: Roden, 1994; Allen *et al.*, 1998; Varela *et al.*, 2001; Wafar *et al.*, 2004). Os valores de produção primária fitoplanctónica obtidos na Estação Laguna foram nitidamente superiores aos referidos para as zonas exteriores da Ria Formosa (Marques, 1988; Falcão *et al.*, 1991; Newton & Icely, *in press*) e para a região costeira adjacente (Pissara *et al.*, 1993; Cavaco *et al.*, 1995).

Tabela III.13 - Distribuição dos valores mínimo, máximo e médio (entre parêntesis) da concentração de clorofila *a* (Chl*a*, µg.L⁻¹), produção fitoplanctónica (PP, µgC.L⁻¹.d⁻¹) e produção por unidade de biomassa (PP/Chl*a*, µgC.(µg Chl*a*)⁻¹.h⁻¹) em diversos sistemas lagunares costeiros. Sistemas ordenados segundo um gradiente de latitude sul-norte e classificados em confinados (C, “choked”), restritos (R) e abertos L (“leaky”) de acordo com os critérios geomorfológicos e hidrológicos de Kjerfve (1986). Legenda - *: excepto Estação 5; ⊕: estimativa baseada na produção horária x8,6 h (ver Herrera-Silveira *et al.* 1998); ★: estimativa baseada na relação 0,313 gC.(gO₂)⁻¹ (Strickland & Parsons 1972); ◆: estimativa baseada na produção por unidade de área e profundidade do sistema.

Sistema, localização		Chl <i>a</i>	PP	PP/Chl <i>a</i>	Ref.
América					
Laguna (L.) de Patos, Brazil	C	1-10 (4,4)	6-607 (171) ⊕	- (8,5)	1
Laguna de Carapebus, Brazil *	C	5-80 (20)	-	-	2
Laguna Guarapina, Brazil	C	15-178 (40)	258-2150 (860)	-	3, 4
Laguna de Términos, G. Mex., Mex	R	1-5	20-4300 (340-870) ★⊕	-	5,6,7
L.Celestún, P.Yucatão, Mexico	C-R	1-29 (5)	100-2200	4-14 (8)	8
L.Chelem, P.Yucatão, Mexico (Mex)	C-R	1-9 (4)	200-1000	-	9
L.Rio Lagartos, P.Yucatão, Mexico	C-R	2-10 (5)	100-1300	-	9
L.Dzilam, P.Yucatão, Mex	C-R	1-36 (3)	500-1000	-	9, 10
L.Puerto D.Juan, G.California, Mex	-	0,3-5 (2)	129-757 (310) ⊕	9-24 (14-17)	11
L.El Verde, Golfo California, Mex	C	15-50 (27)	- (1427) ◆	-	12
L. Estero Punta Banda, Mex	-	0,1-1	-	-	13
Lagunas Golfo California, Mexico	R	0,2-20	9-1582 ⊕	- (6-13)	14
Galveston Bay, Texas, EUA	R	0-16	-	-	15
Baía da Florida, EUA	R	0,1-45	-	-	16
Biscayne Bay, Florida (FL), EUA	R-L	min. 0,2	-	-	17
Laguna Indian River, FL, EUA	C-R	1-220,0	-	-	18,19
Boca Ciega Bay, Golfo Mex, EUA	R-L	0,4-35 (9)	20-1004	-	20
Bahia de San Quintim, Mex	C-R	0,5-38	14-786 (106-287) ⊕	1-26 (5-8)	21,22
Estero Punta Banda, Mexico	C-R	1,7-8,3	10-198 (18-138) ◆	- (8-15)	23
Estuário North Inlet, EUA	R	0,5-35	-	-	24
North Inlet, EUA	R	2-17	-	-	25, 26
Murrell Inlet, EUA	R	1-30	-	-	25, 26
Hewlett Creek, EUA	C-R	0,1-13	-	-	27, 28
Newport River Estuary, EUA	R	0,5-5	- (316) ◆	-	29
South River Estuary, EUA	R	1-34	- (395) ◆	-	29
Pamlico Sound, EUA	R	3-15	-	-	30
Baía Sul São Francisco, EUA	R	4->160	-	-	31
Nassau Bay, Long Island, EUA	R	1-65 (7)	50-1900 (350)	-	32
Great South Bay, EUA	R	<1-30	<200-2000 (822) ◆	<1-30 (4-7)	33
Peconic Bay, EUA	R	0,1-14	<6-2780 ◆	<0,5-9 (4)	34, 35
Flax Pond, Long Island, EUA	C	2-35	9-516 ⊕	-	36
Charlestown-Green Hill Pond, EUA	R	0,5-8	5-120 (58) ◆	-	37

Tabela III.13 (cont.) - Distribuição dos valores mínimo, máximo e médio (entre parêntesis) da concentração de clorofila *a* (Chla, $\mu\text{g.L}^{-1}$), produção fitoplanctónica (PP, $\text{mgC.m}^{-3}.\text{d}^{-1}$) e produção por unidade de biomassa (PP/Chla, $\mu\text{gC}.\mu\text{g Chla}^{-1}.\text{h}^{-1}$) em diversos sistemas lagunares costeiros. Sistemas ordenados segundo um gradiente de latitude sul-norte e classificados em confinados (C, “choked”), restritos (R) e abertos L (“leaky”) de acordo com os critérios geomorfológicos e hidrológicos de Kjerfve (1986). Legenda \oplus : estimativa baseada na produção horária x8,6 h (ver Herrera-Silveira *et al.* 1998); \blacklozenge : estimativa baseada na produção por unidade de área e profundidade do sistema; #: profundidade 4 m de acordo com Colijn & Cadée (2003).

Sistema, localização		Chla	PP	PP/Chl	Ref.
África, Ásia e Europa					
Tapong Bay, Tawaian	C-R	1 - 30	86 - 5599	-	38
Ria Formosa, Laguna, S Portugal	R-L	0,2-19 (3)	17-2001 (389)	1-18 (6)	39
Ria Formosa, Barra, S Portugal	R-L	0,3-5 (1)	-	-	39
Mar Menor, Mediter., Espanha	C	0,3-4 (1)	-	-	40
L. Gialova, Medit., SW Grécia	C	ca.0,1-12	-	-	41
Lagoa Santo André, SW Portugal	C	0,2-52	-	-	42
L. Encanyissada e Tancada, Esp.	C	-	51-4300 \oplus	-	43
Lagunas mediterrânicas	C	0,1-13	25-940 (127)	-	44,45
L. Tsoukalio, Medit., Grécia	C	0,2-3	-	-	46
Laguna Logarou, Medit., Grécia	C	2-21	-	-	46
Laguna Rodia, Medite., Grécia	C	0,2-7	-	-	46
L. Varano, Mediterrâneo, Itália	C	max 51 (10)	-	-	47
Laguna de Thau, Medit., França	C	- (1,17)	- (74) \oplus	-	48
Laguna Orbetello, Itália,	C	0,5-66 (6-7)	-	-	49
Laguna de Venezia, Itália	R	max 86 (1,10)	3-219 (73) \blacklozenge	-	50, 51
Bassin d'Arcachon, França	R-L	<2-15	-	-	52
Veerse Meere, Holanda	C-R	- (100)	-	-	53
Grevelingen Lagoon, Holanda	L	- (5)	-	-	53
Wadden Sea, Holanda	L	1-72 (8)	6-306 (75) \blacklozenge #	2-7 (3-5)	54, 55
Marsdiep, Wadden Sea	L	-	13-1640 (102-267) \blacklozenge #	-	56, 57
Ems-Dollard, Holanda	L	0,2-20	- (12-365) \blacklozenge	1-5 (1, 3)	54, 58
Laguna de Vistula, Polónia	-	2-216 (43)	2-1493 (347) \blacklozenge	2-8	59

Referências: (1) Abreu *et al.*, 1994; (2) Attayde & Buzelli 1999; (3) Moreira & Knoppers 1990; (4) Knoppers & Moreira 1990; (5) Yanez-Arancibia & Day Jr 1982; (6) Day *et al.*, 1982; (7) Rivera-Monroy *et al.*, 1998; (8) Herrera-Silveira 1998; (9) Herrera-Silveira *et al.*, 1998; (10) Medina-Gómez & Herrera-Silvera, 2003; (11) Bustos-Serrano *et al.*, 1996; (12) Flores-Verdugo *et al.*, 1988; (13) Morales-Zamorano *et al.*, 1991; (14) Gilmartin & Revelante 1978a; (15) Ornlfsdóttir *et al.*, 2004; (16) Philips *et al.*, 1999; (17) Brandt *et al.*, 1991; (18) Philips *et al.*, 2002; (19) Philips *et al.*, 2004; (20) Taylor & Salomon, 1968; (21) Millan-Nunez *et al.* 1982; (22) Lara-Lara & Borrego, 1975; (23) Montes-Hugo *et al.*, 2004; (24) Lewitus *et al.* 1998; (25) White *et al.*, 2004; (26) Lewitus *et al.*, 2004; (27) Mallin *et al.*, 2004; (28) Nelsson *et al.*, 2004; (29) Fisher *et al.*, 1982; (30) Piehler *et al.*, 2004; (31) Ning *et al.*, 2000; (32) Mandelli *et al.*, 1970; (33) Lively *et al.*, 1983; (34) Bruno *et al.*, 1980; (35) Bruno *et al.*, 1983; (36) Moll 1977; (37) Nixon & Lee 1981; (38) Su *et al.*, 2004; (39) presente estudo; (40) Gilabert, 2001b; (41) Petihakis *et al.*, 1999; (42) Macedo *et al.*, 2001; (43) Comin & Valiela 1993; (44) Frisoni 1984; (45) Vaultot & Frisoni 1986; (46) Kormas *et al.*, 2001; (47) Caroppo 2000; (48) Vaquer *et al.*, 1996; (49) Nuccio *et al.*, 2003; (50) Vatova, 1961; (51) Facca *et al.*, 2002; (52) Castel *et al.*, 1996; (53) Nienhuis, 1992; (54) Cadée & Hegeman, 1974; (55) Colijn & Cadée, 2003; (56) Cadée 1986; (57) Cadée & Hegeman, 1993; (58) (Cadée, 1981a e Colijn *et al.*, 1983) *in* Knoppers, 1994; (59) Renk *et al.*, 2001.

A existência de comunidades fitoplanctónicas mais abundantes e produtivas no interior da Ria Formosa relativamente às zonas exteriores, em contacto com a zona costeira, constitui um padrão característico de vários sistemas lagunares costeiros e relaciona-se geralmente com a existência de um ambiente nutricional mais deficiente e hidrodinamicamente mais activo nas zonas exteriores (Taylor & Saloman, 1968; Cadée & Hegeman, 1974; Gilmartin & Revelante, 1978a; Bruno *et al.*, 1980; Nixon & Lee, 1981; Subba Rao, 1981; Day *et al.*, 1982; Lively *et al.*, 1983; Frisoni, 1984; Brandt *et al.*, 1991; Phlips & Badylak, 1996; Herrera-Silveira, 1998; Kormas *et al.*, 2001; Renk *et al.*, 2001; Facca *et al.*, 2002; Phlips *et al.*, 2002; Medina-Gómez & Herrera-Silveira, 2003; Su *et al.*, 2004). Todavia, em sistemas costeiros protegidos controlados pela turbidez (Joint & Pomroy, 1981; Millan-Nunez *et al.*, 1982; Fisher *et al.*, 1988; Cloern 1987; Soetaert *et al.*, 1994; Irigoien & Castel, 1997; Kocum *et al.*, 2002b) ou pela predação bentónica (Daborn, 1986; Lucas *et al.*, 1999a; Souchu *et al.*, 2001), os máximos de biomassa e actividade fitoplanctónica podem ocorrer em regiões relativamente mais exteriores.

Apesar da Ria Formosa apresentar uma densa comunidade de bivalves filtradores que pode exercer uma predação intensa sobre a comunidade fitoplantónica (Officer *et al.*, 1982; Alpine & Cloern, 1992; Souchu *et al.*, 2001) e um período médio de residência da massa de água extremamente reduzido (Leitão *et al.*, 1996), o ambiente lagunar parece ter favorecido a maior parte dos grupos de fitoplâncton. De facto, apenas as cianobactérias *Synechococcus*, geralmente dominantes em regiões oceânicas (ver Waterbury *et al.*, 1986), e os dinoflagelados, geralmente associados a ambientes mais estratificados (Jones & Gowen, 1990; Sellner *et al.*, 2001), foram significativamente mais abundantes na Estação Barra (ca. 3-4x). Todavia, enquanto as abundâncias médias dos flagelados plastídicos e diatomáceas foram cerca de 3x superiores na Estação Laguna relativamente à Estação Barra, as abundâncias médias de picofitoplâncton eucariótico e *Mesodinium rubrum* foram 6x e 7x superiores, respectivamente. Estes resultados podem ter reflectido a menor intensidade da predação sobre o picofitoplâncton eucariótico (Vaquer *et al.*, 1996), discutida posteriormente, e a elevada capacidade de evitamento da predação (Jonsson & Tiselius, 1990) e das perdas por advecção horizontal (Crawford & Purdie, 1992) no caso específico de *M. rubrum*. O favorecimento deste ciliado autotrófico no interior da Ria Formosa pode igualmente relacionar-se com a ocorrência de concentrações significativamente superiores de criptofíceas ($2,21 \pm 0,12 \times 10^6$ versus $0,35 \pm 0,04 \times 10^6$ células.L⁻¹), predadas selectivamente e mantidas como “simbiontes parciais” por *M. rubrum* (Gustafson *et al.*, 2000). De facto, a concentração de criptofíceas na Estação Laguna foi geralmente superior à concentração referida como saturante para o crescimento de *M. rubrum* ($0,06 \times 10^6$ células.L⁻¹, Yih *et al.*, 2004).

Assim, o efeito geral do confinamento na Estação Laguna foi benéfico para a maior parte dos grupos de fitoplâncton. O efeito do confinamento hidrodinâmico na biomassa,

composição do fitoplâncton e manutenção da variabilidade espacial foi igualmente referido para diversos sistemas lagunares costeiros (Frisoni, 1984; Flores-Verdugo *et al.*, 1988; Knoppers *et al.*, 1991; Wasmund & Kell, 1991; Monbet, 1992; Phlips *et al.*, 1999, 2002; Knoppers, 1994; Medina-Gómez & Herrera-Silveira, 2003; Badylak & Phlips, 2004; Sorokin *et al.*, 2004; Su *et al.*, 2004). Neste contexto, é interessante referir que, ao contrário do esperado, a abertura artificial da Barra Nova do Ancão (Junho 1997; ver Capítulo II, Fig. 2.1) parece não ter alterado de forma significativa os valores máximo e médio anual de clorofila *a* na Estação Laguna relativamente aos observados no presente estudo (9 e 2,5 μg clorofila *a*.L⁻¹, S. Condinho, dados não publicados). Apesar da diminuição geral da concentração de nutrientes inorgânicos (S. Condinho, dados não publicados), o “menor contacto” entre a massa de água e a comunidade bentónica, causado pela diminuição do tempo de residência, e a provável diminuição da taxa de filtração dos bivalves associada ao aumento da velocidade da corrente (Sobral & Widdows, 2000) podem ter contribuído para a diminuição do impacto da predação exercida pela comunidade bentónica e, em parte, justificar os resultados obtidos. De facto, o impacto das comunidades de bivalves bentónicos para a dinâmica fitoplanctónica e, em particular, a sua capacidade de controlar naturalmente a eutrofização são inferiores em ambientes com menor tempo de residência (ver revisões de Dame & Prins, 1998 e Prins *et al.*, 1998).

4.1.2 Composição específica

Para além da variabilidade espacial a nível da abundância e biomassa totais de fitoplâncton, a composição específica da comunidade fitoplanctónica na Ria Formosa apresentou igualmente uma variabilidade espacial significativa, previamente referida por Assis *et al.* (1984) e Broeckel (1990a). Os flagelados plastídicos e as diatomáceas constituíram os grupos mais importantes a nível de biomassa fitoplanctónica, com contribuições médias anuais entre 35-48% e 28-32%, respectivamente, em ambas estações mas a Estação Laguna apresentou uma contribuição relativa de nanoflagelados plastídicos significativamente superior. Broeckel (1990a) detectou igualmente uma elevada abundância de “pequenos flagelados” na comunidade fitoplanctónica da Ria Formosa. Brockel (1990a) colocou a hipótese da dominância destes flagelados resultar de taxas de crescimento elevadas, facto que minimizaria as perdas de biomassa por advecção tidal. Porém, os resultados do presente estudo não permitiram aceitar esta hipótese dado que os nanoflagelados plastídicos apresentaram taxas de crescimento médias ($0,024 \pm 0,003 \text{ h}^{-1}$) significativamente inferiores às diatomáceas ($0,048 \pm 0,010 \text{ h}^{-1}$). Assim, a elevada contribuição dos nanoflagelados a nível da abundância de fitoplâncton superior a 2 μm parece ter resultado do menor impacto relativo dos processos de remoção da biomassa.

Os flagelados plásticos foram dominados por criptofíceas mas o seu contributo relativo para a biomassa fitoplanctónica foi significativamente superior no interior do sistema lagunar (70% *versus* 13% na Estação Laguna e Barra, respectivamente). De facto, o contributo das criptofíceas em ambientes marinhos expostos é relativamente reduzido (Klaveness, 1988; Joint *et al.*, 2001c; Qian *et al.*, 2003). Apesar das criptofíceas apresentarem um potencial de crescimento relativamente reduzido (Ojala, 1993; Hammer *et al.*, 2002), a tolerância a intensidades luminosas reduzidas (ver Stewart & Wetzel, 1986), a eventual utilização da ficoeritrina como reserva de azoto (Tamigneaux *et al.*, 1995), a capacidade de migração vertical (ver Klaveness, 1988), a mixotrofia via osmotrofia ou fagotrofia (ver Jacquet *et al.*, 2002; Berg *et al.*, 2003) e a formação de cistos de descanso bentónicos (Klaveness, 1988), podem justificar o seu elevado contributo na Ria Formosa e em outros sistemas lagunares (Lively *et al.*, 1983; Vaultot & Frisoni, 1986; Bakker *et al.*, 1990; Vaquer *et al.*, 1996; Tolomio *et al.*, 1999; Caroppo, 2000; Gilabert, 2001a; Facca *et al.*, 2002; Nuccio *et al.*, 2003; Gameiro *et al.*, 2004; Ornlófsdóttir *et al.*, 2004a; Cloern & Dufford, 2005). Porém, são geralmente consideradas um alimento edível e de elevado valor nutricional para diversos tipos de predadores, protistas e metazoários (ver Klaveness, 1988/1989; Sterner, 1989; Cloern & Dufford, 2005), e por vezes predadas preferencialmente (Tamigneaux *et al.*, 1995; Burkill *et al.*, 1987; McManus & Contrell, 1992; Loret *et al.*, 2000).

As diatomáceas representaram cerca de 30% da biomassa fitoplanctónica em ambas as estações. Na Estação Laguna foram dominadas por espécies nanoplanctónicas coloniais (*Chaetoceros* spp. e *Thalassiosira* spp) e por espécies pinuladas não coloniais (ex.: *Cylindrotheca closterium*, *Navicula* spp.), possivelmente ressuspendidas a partir do sedimento (ver McIntire & Moore, 1977). O contributo relativo destas formas pinuladas para a biomassa fitoplanctónica foi significativamente superior na Estação Laguna (7%) mas relativamente reduzido quando comparado com outros ambientes costeiros confinados (Facca *et al.*, 2002 e referências associadas). Os géneros de diatomáceas dominantes neste estudo são frequentes em ambientes costeiros temperados, expostos e protegidos (Guillard & Kilham, 1977; Raymont, 1980; Mallin, 1994; Cloern, 1996), e na Ria Formosa (Assis *et al.*, 1984; Marques, 1988; Brockel, 1990). Estes *taxa* são geralmente considerados oportunistas do tipo *r* com um elevado potencial de crescimento e uma capacidade de resposta rápida a alterações transientes no ambiente (Guillard & Kilham, 1977; Harris, 1986), facto que constitui uma boa estratégia adaptativa para a Ria Formosa. De facto, as diatomáceas, em conjunto com o picofitoplâncton eucariótico, foram os grupos com maior taxa média de crescimento no interior da Ria ($0,048 \pm 0,010$ e $0,044 \pm 0,012$ h⁻¹, respectivamente). Todavia, enquanto o último grupo representou, em média, 67% da abundância total de fitoplâncton, as diatomáceas representaram apenas 3%, facto que reflectiu a maior importância global dos processos de remoção das diatomáceas no interior da Ria Formosa.

A contribuição relativa de diatomáceas microplactónicas (*Guinardia striata*, *Dactyliosolen* spp., *Guinardia* spp. e *Rhizosolenia* spp.) e de algumas nanoplactónicas (*Skeletonema costatum*, *Leptocylindrus danicus*) foi significativamente superior na Estação Barra. Este resultado reflectiu-se de forma clara no volume celular médio das diatomáceas, notoriamente superior na Estação Barra (1474 versus 524 μm^3 .célula⁻¹). Apesar de aparentemente paradoxal, devido à relação geralmente inversa entre a afinidade para utilização de nutrientes e a dimensão celular (Chisholm, 1992), os sistemas neríticos e oceânicos apresentam uma proporção de diatomáceas com dimensões médias e elevadas, do tipo K, superior aos sistemas estuarinos (Guillard & Kilham, 1977; Demers *et al.*, 1986). Estas diatomáceas apresentam maior capacidade de regulação da flutuabilidade e de armazenamento de nutrientes, taxa de respiração mínima e mecanismos de evitamento da predação, características favoráveis em meios nutricionalmente mais pobres (Kilham & Kilham, 1980; Harris, 1986).

Os dinoflagelados representaram, em média, apenas 0,04% da abundância e 8% da biomassa de fitoplâncton na Estação Laguna. Apesar de algumas excepções, geralmente associadas a sistemas de reduzido hidrodinamismo (Mandelli *et al.*, 1970; Vaultot & Frisoni, 1986; Macedo *et al.*, 2001; Phlips *et al.*, 2002; Badylak & Phlips, 2004), a contribuição média de dinoflagelados é geralmente reduzida em outros sistemas lagunares (Gilmartin & Revelante, 1978a; Brand *et al.*, 1991; Tolomio *et al.*, 1999; Caroppo, 2000; Bennouna *et al.*, 2002; Aubri & Acri, 2004; Ornólfssdóttir *et al.*, 2004a). A reconhecida sensibilidade dos dinoflagelados à turbulência elevada (ver Smayda, 1997) e a ocorrência de variações ambientais frequentes (Milet & Cechii, 1992 e referências associadas) podem, em parte, justificar a menor contribuição deste grupo no interior do sector oeste da Ria Formosa. Os dinoflagelados plastídicos dominantes na Estação Laguna (gimnodinóides, *Prorocentrum*, *Scrippsiella* e *Heterocapsa*) foram observados com frequência em estudos anteriores deste sistema (Assis *et al.*, 1984; Marques, 1988; Brockel, 1990). Segundo Smayda (1996), são espécies com elevado potencial de crescimento e consideradas formas colonizadoras ou invasoras (Smayda & Reynolds, 2001), comuns em ambientes eutróficos de profundidade reduzida (Taylor & Polingher, 1987; Mallin, 1994; Cloern, 1996; Caroppo, 2000). O elevado potencial de crescimento e as suas dimensões relativamente reduzidas, que conferem protecção relativamente à acção nefasta da turbulência (ver Smayda, 2002), são claramente vantajosos na Ria Formosa, sistema misturado com um reduzido tempo médio de residência da massa de água.

Na Estação Barra, a contribuição média dos dinoflagelados para a abundância (0,2%) e biomassa de fitoplâncton (19%) foi significativamente superior. Em paralelo, as contribuições relativas de dinoflagelados gimnodinóides inferiores a 10 μm e de microdinoflagelados com teca (exs.: *Dinophysis* spp., *Ceratium* spp.), característicos de ambientes neríticos e regiões frontais (Smayda & Reynolds, 2001), foi igualmente

superior. Este resultado explica o padrão de distribuição de dinosterol, esterol específico dos dinoflagelados, no sedimento da Ria Formosa, basicamente restrito às zonas exteriores da laguna (Mudge *et al.*, 1999). Apesar de geralmente apresentarem constantes de meia-saturação relativamente elevadas, desfavoráveis em ambientes mais estratificados e nutricionalmente desfavorecidos como a zona costeira adjacente, os dinoflagelados exibem várias adaptações que minimizam esta desvantagem, entre as quais se destacam a capacidade de mixotrofia, elevada mobilidade, favorecimento aleloquímico da competição inter-específica e mecanismos de minimização da predação (ver Smayda, 1997; Stoecker, 1999). A dominância das formas gimnodinóides inferiores a 10 μm foi igualmente referida por Furnas & Mitchell (1986) para um sistema costeiro exposto.

As cianobactérias e os picofitoplanctontes eucariotas apresentaram contribuições médias muito elevadas a nível da abundância mas contribuições reduzidas a nível da biomassa total de fitoplâncton devido ao seu reduzido volume celular. O picofitoplâncton eucariótico, geralmente negligenciado em estudos estuarinos, constituiu o grupo mais abundante na Estação Laguna, representando, em média, 67% e 11% da abundância e biomassa totais de fitoplâncton e 82% da abundância de picofitoplâncton. As abundâncias observadas no interior da Ria Formosa ($2\text{-}369 \times 10^6$; $40,8 \pm 4,0 \times 10^6$ células.L⁻¹) excederam os valores geralmente referidos para sistemas estuarinos e lagunares (Iriarte & Purdie, 1994; Vaquer *et al.*, 1996; Caroppo, 2000). Contudo, foram inferiores às densidades máximas detectadas durante “blooms” de pelagofíceas picoplanctónicas (ver Bricelj & Lonsdale, 1997). Estes valores resultaram, em parte, das elevadas taxas de crescimento registadas *in situ* ($0,044 \pm 0,012$ h⁻¹). Na Estação Barra, o picofitoplâncton eucariótico representou apenas 25% e 5% da abundância e biomassa de fitoplâncton e 31% da abundância de picofitoplâncton. As concentrações registadas na Estação Barra ($0,04\text{-}39 \times 10^6$; $6,5 \pm 1,1 \times 10^6$ células.L⁻¹), sistemática e significativamente inferiores às observadas no interior da laguna, encontram-se na gama das geralmente referidas para o picofitoplâncton e/ou ultrafitoplâncton eucariótico em ambientes costeiros expostos (Murphy & Haugen, 1985; Hall & Vincent, 1990; Kuosa, 1991; Sondergaard *et al.*, 1991; Vanucci *et al.*, 1994; Tamigneaux *et al.*, 1995; Mousseau *et al.*, 1996; Campbell *et al.*, 1998; Jordana *et al.*, 2001; Shalapyonok *et al.*, 2001; Not *et al.*, 2004; Sherr *et al.*, 2005).

As cianobactérias *Synechococcus* foram o grupo mais abundante na zona exterior da Ria, com contribuições anuais médias de 56% e 8% da abundância e biomassa de fitoplâncton e 69% da abundância de picofitoplâncton. A sua concentração na Estação Barra ($0,04\text{-}60 \times 10^6$; $16 \pm 1,8 \times 10^6$ células.L⁻¹) encontra-se dentro da gama de valores referida para ambientes costeiros temperados (Murphy & Haugen, 1985; Furnas & Mitchell, 1986; Hall & Vincent, 1990; Olson *et al.*, 1990; Tamigneaux *et al.*, 1995;

Vaquer *et al.*, 1996; Díaz & Maske, 2000; Rodriguez *et al.*, 2000; Jordana *et al.*, 2001; Sherr *et al.*, 2005).

Na Estação Laguna, a abundância de *Synechococcus* ($0,04-30 \times 10^6$; $4 \pm 0,4 \times 10^6$ células.L⁻¹) e a sua contribuição relativa foram significativamente inferiores às registadas na zona exterior. O seu contributo médio para a biomassa fitoplanctónica (2%) foi notoriamente inferior aos valores referidos para diversos sistemas estuarinos temperados (5-18%; Ray *et al.*, 1989; Iriarte & Purdie, 1994; Pinckney *et al.*, 1998; Ning *et al.*, 2000; Ornlfsdóttir *et al.*, 2004a). As abundâncias de *Synechococcus* no interior da Ria Formosa foram igualmente inferiores às associadas a outros ambientes lagunares e estuarinos (Ray *et al.*, 1989 e referências associadas; Phlips *et al.*, 1999; Caroppo, 2000; Ning *et al.*, 2000; Murrell & Llores, 2004; Millie *et al.*, 2004; Sorokin *et al.*, 2004) mas da ordem de grandeza das referidas para o Estuário de Southampton (Iriarte & Purdie, 1994) e Laguna de Thau (Vaquer *et al.*, 1996). Apesar de algumas exceções (Phlips *et al.*, 1999; Lehman, 2000; Ning *et al.*, 2000; Sorokin *et al.*, 2004), a ocorrência de abundâncias de *Synechococcus* superiores na região exterior de diversos sistemas estuarinos e lagunares foi igualmente referida em vários estudos (Iriarte, 1993; Iriarte & Purdie, 1994; Vaquer *et al.*, 1996; Jiao *et al.*, 2002; Urrutxurtu *et al.*, 2003; Murrell & Llores, 2004). No presente estudo, a aparente importação de *Synechococcus* a partir da zona costeira, intensificada em situação de preia-mar de maré-viva (ver Fig. 3.22), e as taxas de crescimento relativamente reduzidas no interior da Ria Formosa, significativas apenas em quatro de sete experiências, podem explicar esta distribuição espacial. O impacto médio da predação exercida pelo plâncton inferior a 100 µm, considerado o principal predador de *Synechococcus* (Weisse, 1993), não foi significativo (ver Fig.3.43) pelo que não parece ter contribuído para as abundâncias reduzidas no interior da laguna.

Assim, na Estação Barra, tal como na generalidade dos sistemas marinhos (ver revisão de Weisse, 1993), os procariotas constituíram o componente mais abundante de picofitoplâncton. A dominância das cianobactérias relativamente ao picofitoplâncton eucariótico pode relacionar-se com custos metabólicos de manutenção inferiores (Weisse, 1993), menor limitação por difusão e menor impacto da predação devido ao biovolume reduzido (Tamigneaux *et al.*, 1995), capacidade de regulação da flutuabilidade (ver Phlips *et al.*, 1999) e fixação de azoto atmosférico (Zehr *et al.*, 2001), características particularmente importantes em ambientes estratificados e/ou oligotróficos. De facto, apesar de dominantes, a contribuição relativa das cianobactérias é geralmente inferior em ambientes eutróficos (Weisse, 1993).

Porém, a região interior da Ria Formosa em conjunto com a costa NW da Nova Zelândia (Hall & Vincent, 1990) e a laguna mediterrânica de Thau, igualmente utilizada para cultivo intensivo de moluscos bivalves (Courties *et al.*, 1994; Vaquer *et al.*, 1996),

constituem claras excepções a este padrão. Em paralelo, esta situação foi pontualmente observada (Sondergaard *et al.*, 1991; Iriarte & Purdie, 1993; Mousseau *et al.*, 1996; Biegala *et al.*, 2003), em particular durante blooms de pelagofíceas (Bricelj & Lonsdale, 1997). No caso da Ria Formosa, as diferenças significativas entre as taxas de crescimento *in situ* dos dois grupos ($0,044 \pm 0,012$ e $0,019 \pm 0,007$ h⁻¹) podem explicar este resultado.

4.1.3 Estrutura em classes dimensionais

Para além da variabilidade espacial a nível da composição específica, a variabilidade a nível da estrutura dimensional da comunidade fitoplanctónica é particularmente importante dado que regula os fluxos e vias de transferência do carbono biogénico e indica a organização trófica dominante (Legendre & Rassoulzadegan, 1996; Legendre & Michaud, 1998). De uma forma geral, o contributo do picofitoplâncton ao longo de gradientes de eutrofização diminui (Larsson & Hagstrom, 1982; Jochem, 1989; Sondergaard *et al.*, 1991; Chisholm, 1992; Iriarte, 1993; Iriarte & Purdie, 1994; Agawin *et al.*, 2000a; Bell & Kalff, 2001; Ning *et al.*, 2005). Assim, seria de esperar um maior contributo do picofitoplâncton na Estação Barra. Nesta região, directamente impactada pela zona costeira adjacente, a elevada razão área superficial/volume, os sistemas enzimáticos de alta afinidade e a reduzida taxa de sedimentação, característicos do picofitoplâncton, constituem uma vantagem em especial a nível da competição por recursos nutricionais (Harris, 1986; Raven, 1986). Contudo, ao contrário do esperado, a contribuição média de picofitoplâncton para a biomassa fitoplanctónica (13-14%) não foi significativamente distinta nas duas estações. Este valor enquadra-se na gama de valores geralmente associada a ambientes temperados costeiros (Larsson & Hagstrom, 1982; Joint *et al.*, 1986; Maita & Odate, 1988; Revelante & Gilmartin, 1992; Iriarte & Purdie, 1993; Robles-Jarero & Lara-Lara, 1993; Hamasaki *et al.*, 1999; Gin *et al.*, 2000; Jordana *et al.*, 2001; Wafar *et al.*, 2004) e lagunares e estuarinos (Madariaga & Orive, 1989; Ray *et al.*, 1989; Malone *et al.*, 1991; Iriarte & Purdie, 1994; Glibert *et al.*, 1995; Lewitus *et al.*, 1998; Ning *et al.*, 2000; Sin *et al.*, 2000; Rodriguez *et al.*, 2003).

O nanoplâncton, *sensu* Sieburth *et al.* (1979), representou a classe dimensional claramente dominante a nível da biomassa de fitoplâncton na Estação Laguna (51%) enquanto na Estação Barra os contributos médios de nanoplâncton (41%) e microplâncton (36%) foram similares. A importância da fracção inferior a 20 µm (Durbin *et al.*, 1975; Malone, 1977a, b; Gilmartin & Revelante, 1978a; Malone & Chervin, 1978; Bruno *et al.*, 1983; Hannah & Boney, 1983; Lively *et al.*, 1983; Sanders, 1987; Buskey, 1993; Bergerch & Odebrecht, 1995; Froneman & McQuaid, 1997; Tremblay *et al.*, 1997; Aubry & Acri, 2004) ou da fracção nanoplanctónica (Cole *et al.*, 1986; Ray *et al.*, 1989; Abreu *et al.*, 1994b; Kamiyama, 1994; Mallin, 1994; Glibert *et al.*, 1995; Sin *et al.*, 2000; Ansotegui *et al.*, 2003; Ornlfsdottir *et al.*, 2004a) foi

previamente referida para vários sistemas estuarinos e lagunares de profundidade reduzida e para ambientes costeiros expostos (ver revisão Malone, 1980 e Raymont, 1980; Paranjape, 1990; Robles-Jarero & Lara-Lara, 1993; Rodriguez & Guerrero, 1994; Bustillos-Gusmán *et al.*, 1995; Verity *et al.*, 1999; Gin *et al.*, 2000; Shalapyonok *et al.*, 2001; Shinada *et al.*, 2001; Wafar *et al.*, 2004). Tal como no caso do picofitoplâncton, apesar da inexistência de diferenças significativas a nível do contributo médio de nanofitoplâncton entre as duas estações, a sua composição foi claramente distinta. Na Estação Laguna a biomassa de nanofitoplâncton foi dominada por criptofíceas superiores a 5 µm (67%), grupo geralmente consumido por protistas fagotróficos e metazoários (Klaveness, 1988/1989) enquanto na Estação Barra os flagelados com dimensões inferiores a 5 µm (63%), geralmente não consumíveis eficientemente pela maior parte por metazoários (ver Legendre & Rassoulzadegan, 1996), foram o grupo dominante.

Estes valores consideraram as diatomáceas nanoplanctónicas coloniais, dominantes no interior da Ria Formosa, como componentes do microfitoplâncton. Porém, a avaliação da estrutura dimensional da comunidade fitoplanctónica através da concentração de clorofila *a* em diferentes fracções de tamanho, estratégia utilizada na maior parte dos estudos, provavelmente aumentaria o contributo relativo do nanofitoplâncton, em particular na Estação Laguna. Apesar da composição do fitoplâncton em diferentes fracções depender das características do filtro, da pressão utilizada na filtração e das características do fitoplâncton, em particular forma e flexibilidade (Iriarte & Purdie, 1994), as diatomáceas coloniais nanoplanctónicas poderiam de facto surgir na fracção nanoplanctónica. No geral, e em função do número de células por colónia, estas espécies podem surgir em quase todas as fracções de tamanho o que dificulta ou impossibilita a associação entre filtrados e composição específica (Durbin *et al.*, 1975; Bruno *et al.*, 1983; Furnas, 1983; Lively *et al.*, 1983; Cole *et al.*, 1986; Verity, 1986a; Ray *et al.*, 1989; Malone *et al.*, 1991).

Tal como nas restantes classes dimensionais, a contribuição média do microfitoplâncton para a biomassa fitoplanctónica não foi significativamente diferente nas Estações Laguna (36%) e Barra (46%). O valor médio obtido na Estação Barra foi similar às contribuições médias de microfitoplâncton (Agosto 1985 e Novembro 1985) na plataforma continental portuguesa (40-55%) e inferior aos valores observados em regiões ao largo (10-35%, Pisarra *et al.*, 1993; Cavaco *et al.*, 1995). Todavia, enquanto na Estação Laguna 54% da biomassa do microfitoplâncton foi constituída por diatomáceas coloniais nanoplanctónicas, na Estação Barra esta classe foi dominada por diatomáceas microplanctónicas (47%) que apresentam um potencial de crescimento inferior (Tang, 1995). De facto, o volume celular médio do fitoplâncton na Estação Barra foi cerca de três vezes superior ao registado no interior da Ria Formosa (72 ± 29 versus 27 ± 2 µm³.célula⁻¹). Estes resultados estão de acordo com o aumento da

contribuição relativa de fitoplanctontes de dimensões elevadas nas barras de diversas lagunas costeiras (Gilmartin & Revelante, 1978a; Yáñez-Arancibia & Day, Jr., 1982; Frisoni, 1984). Todavia, parecem contrariar o referido anteriormente em relação às vantagens da dimensão reduzida em ambientes nutricionalmente mais pobres e o padrão observado ao longo de gradientes de eutrofização estuário-costa (Iriarte & Purdie, 1994) e costa-largo (Malone, 1971a,b; Furnas & Mitchell, 1986; Pisarra *et al.*, 1993; Verity *et al.*, 1993b; Cavaco *et al.*, 1995; Chen, 2000; Gin *et al.*, 2000; Ning *et al.*, 2000; Varela *et al.*, 2001; Teira *et al.*, 2001; Lohrenz *et al.*, 2002; Ning *et al.*, 2005).

Para além da concentração de nutrientes, a sua variabilidade temporal constitui igualmente um factor regulador da estrutura dimensional e composição da comunidade de fitoplâncton (ver Turpin & Harrison, 1979). A Ria Formosa apresenta flutuações do ambiente nutricional frequentes, associadas aos ciclos de maré semi-diurno e quinzenal (Newton, 1995; Falcão, 1996). De uma forma geral, os sistemas estuarinos, com flutuações mais frequentes e menos amplas, favorecem a ocorrência de comunidades fitoplanctónicas imaturas, características do Estádio I da sucessão de Margalef (1978). Estas comunidades são dominadas por formas nanoplanctónicas do tipo r, geralmente diatomáceas e flagelados, com elevado potencial de crescimento e uma estratégia de utilização de nutrientes tipo velocista (Levasseur *et al.*, 1984, Demers *et al.*, 1986; Harris, 1986; Ornlfsdottir *et al.*, 2004b), facto observado no interior da Ria Formosa. Os sistemas costeiros expostos, que influenciam directamente a zona exterior da laguna, apresentam perturbações menos frequentes e mais amplas pelo que favorecem geralmente formas com dimensões superiores, mais próximas do extremo k no contínuo r-k (ver Kilhman & Kilhman, 1980; Harris, 1986; Demers *et al.*, 1986).

A predação exercida por organismos pelágicos de diferentes níveis tróficos (Olsson *et al.*, 1992; Granéli *et al.*, 1993; Riegman *et al.*, 1993; Abreu *et al.*, 1994a; Granéli & Turner, 2002) e organismos bentónicos (Riemann *et al.*, 1988; Olsson *et al.*, 1992; Norén *et al.*, 1999; Wetz *et al.*, 2002) constitui igualmente um importante mecanismo regulador da estrutura dimensional da comunidade fitoplanctónica. A densa comunidade de bivalves no interior da Ria Formosa, dominada por *Ruditapes decussatus*, utiliza pouco eficientemente partículas com dimensões inferiores a 2-3 µm e mais eficientemente fitoplanctontes de dimensões relativamente elevadas (Mohlenberg & Riisgard, 1978; Dupuy *et al.*, 2000b; Sobral & Widdows, 2000). Esta dieta alimentar pode aumentar a contribuição relativa de picofitoplâncton e diminuir a contribuição de microfitoplâncton no interior da Ria. De facto, os resultados das experiências indicam que as diatomáceas no interior da Ria Formosa parecem fortemente controladas pela predação (ver Fig. 3.44 B). Efeitos similares foram recentemente referidos em vários ambientes costeiros protegidos com densidades de bivalves elevadas (Vaquer *et al.*, 1996; Norén *et al.*, 1999; Dupuy *et al.*, 2000a; Lehman, 2000). Em ambientes com tempo de residência elevado e bivalves distribuídos ao longo da coluna de água, em sistemas

de cordas, como a Laguna de Thau, este efeito parece responsável pela elevada contribuição relativa do picofitoplâncton para a biomassa (30%) e produção do fitoplâncton (38%; Vaquer *et al.*, 1996).

A contribuição média de cada classe dimensional para a produção fitoplanctónica, avaliada apenas na Estação Laguna, foi próxima da sua contribuição a nível da biomassa. Em média, o picoplâncton, nanoplâncton e micropoplâncton representaram $16\pm 7\%$, $46\pm 12\%$ e $36\pm 12\%$ da produção fitoplanctónica particulada na Estação Laguna. Estes valores situam-se na gama de contribuições geralmente referida para o picofitoplâncton (Madariaga & Orive, 1989; Ray *et al.*, 1989; Malone *et al.*, 1991; Iriarte & Purdie, 1994; Cermeno *et al.*, 2003) e “nanofitoplâncton” (Durbin *et al.*, 1975; Malone, 1977b; Bruno *et al.*, 1983; Hannah & Bonney, 1983; Cole *et al.*, 1986; ver Leakey *et al.*, 1992; Abreu *et al.*, 1994b) em sistemas estuarinos e lagunares.

Em resumo, a composição do fitoplâncton nas duas estações amostradas foi dominada por espécies planctónicas marinhas características de ambientes neríticos temperados. Apesar do reduzido período médio de residência da massa de água na Ria Formosa, a estação mais confinada (Estação Laguna) apresentou uma comunidade fitoplanctónica distinta da região exterior (Estação Barra), e dominada a nível da abundância por picofitoplanctontes eucarióticos (67%) e a nível da biomassa por criptofíceas com dimensões entre 5 e 20 μm (34%) e diatomáceas coloniais nanoplanctónicas (19%). A região exterior (Estação Barra) foi dominada por *Synechococcus* a nível de abundância (56%) e por flagelados inferiores a 5 μm (22%) e diatomáceas micropoplanctónicas (20%) a nível da biomassa. A variabilidade espacial provavelmente reflectiu diferenças a nível do ambiente nutricional e da comunidade de predadores entre os locais e foi mantida devido à ocorrência de tempos de residência superiores nas zonas mais interiores da laguna, que podem ser da ordem de uma semana (Neves & Martins, 1996).

4.2 Variabilidade tidal

4.2.1 Variabilidade tidal semi-diurna

Apesar deste estudo incidir sobre a dinâmica sazonal do fitoplâncton, o conhecimento da variabilidade em escalas temporais menores é indispensável para avaliar a variabilidade sazonal e seus factores reguladores (ver Cloern *et al.*, 1989). A variabilidade de curto período (ex.: horária, semi-diária, quinzenal) é regulada por processos meteorológicos, hidrodinâmicos, biológicos e fisiológicos (ex.: Millan-Nunez *et al.*, 1982; Litaker *et al.*, 1987, 1993). Contudo, em ambientes meso e macro-tidais, como a Ria Formosa e zona costeira adjacente, o efeito da maré pode ser determinante a nível semi-diurno e quinzenal (Sinclair *et al.*, 1981; Demers *et al.*, 1986). Neste estudo, os coeficientes de variação semi-diurna foram significativamente inferiores aos

coeficientes de variação sazonal, para a generalidade dos grupos e variáveis fitoplanctónicas (ver Tab. III.5). Assim, e ao contrário do observado a nível da dinâmica de nutrientes na Ria Formosa (Falcão, 1996), a amplitude de variação tidal do fitoplâncton foi nitidamente inferior à variabilidade sazonal. Este padrão é idêntico ao referido para outros ambientes costeiros protegidos (Cloern *et al.*, 1989; Aubry & Acri, 2004).

A variabilidade semi-diurna na Estação Laguna reflectiu a acção de processos passivos, em particular no caso do picofitoplâncton e nanofitoplâncton. As diferenças significativas ao longo do ciclo semi-diurno de maré, quando existentes, ocorreram apenas entre a situação de preia-mar e as restantes situações de maré. A concentração de clorofila *a*, biomassa fitoplanctónica e a abundância de picofitoplâncton eucariótico, flagelados plastídicos e criptofíceas, variáveis significativamente superiores na Estação Laguna, apresentaram valores significativamente inferiores em preia-mar. *Synechococcus*, cerca de 4x mais abundante na Estação Barra, foi significativamente mais abundante em preia-mar, o que evidenciou a sua importação a partir da zona costeira adjacente.

A não ocorrência de diferenças significativas entre as situações de baixa-mar, enchente e vazante poderá indicar alguma homogeneidade a nível horizontal entre zonas a oeste e este da Estação Laguna. Esta hipótese foi suportada pela distribuição do fitoplâncton ao longo do Canal de Faro (A. Barbosa, dados não publicados). De facto, quer as zonas a oeste da estação interior, controladas parcialmente pela Ribeira de São Lourenço, quer as zonas a este, impactadas pela Ribeira de Marchil e pelos efluentes urbanos da cidade de Faro, não tratados eficientemente durante 1991-1993 (Baptista, 1993; Brito, 2005), apresentam concentrações de nutrientes (ex.: Newton, 1995) e tempos de residência relativamente elevados (Neves & Martins, 1996). Estas características permitem a ocorrência de abundâncias de fitoplâncton superiores relativamente às regiões lagunares exteriores. Adicionalmente, a existência de caudais relativamente reduzidos num período de cerca de 5h em torno da baixa-mar nas zonas interiores da Ria Formosa (Leitão *et al.*, 1996), pode também explicar a similaridade entre as situações de meia-vazante, meia-enchente e baixa-mar relativamente a preia-mar.

De acordo com a simulação do modelo hidrodinâmico bi-dimensional MOHID, desenvolvido pelo grupo MARETEC do Instituto Superior Técnico (ver Brito, 2005), a massa de água que atinge a estação Laguna em preia-mar de maré-morta encontrava-se, na baixa-mar anterior, no Canal de Faro, na zona do Cais Comercial (ver Capítulo II, Fig. 2.2; Adélio Silva, dados não publicados). Segundo Newton (1995), a região do Cais Comercial constitui uma fronteira entre a região da laguna onde as características físico-químicas da massa de água são controladas essencialmente pela zona costeira adjacente e a região impactada, de forma variável, pelos processos lagunares. Estes factos, associados ao deficiente funcionamento da Barra do Ancão (Águas, 1986),

explicam a passagem pela Estação Laguna de uma massa de água com características distintas, mais próximas da massa de água da zona costeira, apenas na situação de preia-mar. Na situação presente, após a abertura artificial da Barra Nova do Ancão, a massa de água costeira poderá atingir a Estação Laguna numa fase anterior do ciclo de maré.

No geral, os resultados obtidos estão de acordo com a revisão de Demers *et al.* (1986) que considera os processos passivos (advecção horizontal, diluição e dispersão) como os principais reguladores da variabilidade tidal semi-diurna do fitoplâncton em ambientes costeiros confinados e permanentemente misturados, como a Ria Formosa. Nestes sistemas, a fase do ciclo tidal semi-diurno onde ocorrem abundâncias ou biomassas máximas depende basicamente da composição das massas de água a montante e a juzante do local amostrado. Assim, os valores máximos podem ocorrer em baixa-mar ou vazante (Vatova, 1961; Williams & Murdoch, 1966; Duedall *et al.*, 1977; Riaux & Douvillé, 1980; Cloern *et al.*, 1989; Fichez *et al.*, 1992; Litaker *et al.*, 1993; van Spaendonk *et al.*, 1993; Mallin *et al.*, 1999b; Wong & Townsend, 1999; Trigueros & Orive, 2000), preia-mar ou enchente (Lara-Lara & Borrego, 1975; Fortier *et al.*, 1978; Giancesella *et al.*, 2000) ou em qualquer uma das fases de maré (La Fleur *et al.*, 1979; Demers & Legendre, 1981; Tolomio *et al.*, 1999; Lehman, 2000; Aubry & Acri, 2004).

Neste contexto, a variabilidade tidal semi-diurna deve ser encarada como uma integração da variabilidade espacial em torno das estações prospectadas. Todavia, esta integração foi obviamente impactada por outros processos passivos (exs.: ressuspensão, sedimentação, diluição) e por processos activos (exs.: crescimento, agregação, predação por organismos planctónicos e bentónicos) que afectaram as comunidades ao longo da sua advecção tidal entre sub-ambientes lagunares distintos (esteiros, zonas inter-tidais, canais principais; ver Lucas *et al.*, 1999a,b).

A variabilidade tidal semi-diurna dos fitoplanctontes de dimensões superiores na Estação Laguna, diatomáceas, dinoflagelados e *Mesodinium rubrum*, não pareceu reflectir de forma tão clara a advecção tidal. A elevada mobilidade, capacidade de formação de agregados e apresentação de estratégias de retenção, características comuns a dinoflagelados e *M. rubrum* (Crawford & Purdie, 1992; Trigueros & Orive, 2000), podem gerar uma distribuição não monotónica entre as estações interior e exterior ou mesmo mascarar o efeito da advecção tidal passiva.

O menor tempo de residência nas regiões mais exteriores do sistema (Neves & Martins, 1996), a deficiente mistura entre a massa de água costeira importada na enchente e a água da laguna (Silva, 2001) e a relativa homogeneidade a nível das características fisico-químicas entre a Estação Barra e as zonas mais externas dos Canais de Faro e de Olhão (Newton, 1995), fontes da massa de água que flui no local em situação de vazante

(Salles, 2001), parecem ter contribuído para a menor diferenciação da comunidade fitoplanctônica ao longo do ciclo semi-diurno na Estação Barra. Contudo, a abundância de *Synechococcus* significativamente superior em preia-mar indicou a sua importação a partir da zona costeira para o sistema lagunar e a abundância de criptofíceas significativamente superior em situação de baixa-mar evidenciou a sua exportação para a zona costeira adjacente.

Para além da advecção tidal, a ressuspensão de células a partir do sedimento, induzida pela acção do vento e da corrente de maré, constitui igualmente um mecanismo passivo de variabilidade tidal (ex.: Riaux, 1981; Demers *et al.*, 1987; Giancesella *et al.*, 2000). Teoricamente, o seu efeito deverá ser máximo em períodos onde a velocidade da corrente seja elevada e a coluna de água reduzida (Baillie & Welsh, 1980). No interior da Ria Formosa, a concentração de diatomáceas pinuladas não planctónicas, dominada por espécies eventualmente ressuspendidas a partir do sedimento (ex.: *Cylindrotheca closterium*, *Navicula* spp.), foi significativamente superior em períodos com coluna de água mínima (baixa-mar) e inferior em períodos com coluna de água máxima (preia-mar). Este resultado, consubstanciado pela relação positiva e significativa entre a abundância deste grupo e a amplitude de maré, pareceu reflectir a importância da ressuspensão para este grupo de diatomáceas.

4.2.2 Variabilidade tidal quinzenal

Na Estação Laguna, a relação positiva e significativa entre a amplitude de maré e abundância de diatomáceas pinuladas não coloniais, cerca de 3x mais abundantes no interior da laguna, traduziu a intensificação da sua advecção vertical, por ressuspensão a partir do sedimento, em períodos com maior velocidade de corrente (maré-viva). A relação negativa e significativa entre a amplitude de maré e a abundância de criptofíceas, ca. 6x mais abundantes na Estação Laguna, reflectiu a exportação e/ou diluição deste grupo. Pelo contrário, a relação positiva e significativa entre a amplitude de maré e a abundância de *Synechococcus* e dinoflagelados, ca. de 4x e 2x mais abundantes na Estação Barra, parece ter reflectido a intensificação da importação destes grupos para a Ria Formosa em períodos de prisma de maré superior. No caso de *Synechococcus*, este resultado contrasta com os estudos de Ray *et al.* (1989) e Sin & Wetzel (2002) que referem abundâncias superiores em situação de maré-morta devido à limitação pela luminosidade. No caso dos dinoflagelados, este resultado contrasta com os estudos de sistemas estuarinos parcialmente estratificados, que reportam a independência dos dinoflagelados relativamente ao ciclo tidal quinzenal devido à sua mobilidade (ver Ray *et al.*, 1989) ou o seu favorecimento em maré-morta devido à maior sedimentação das diatomáceas (Haas *et al.*, 1981; Balch, 1986).

Assim, no caso dos dinoflagelados, *Synechococcus* e criptofíceas, a variabilidade quinzenal associada à transição entre maré-morta e maré-viva parece ter reflectido essencialmente processos passivos de advecção horizontal ou vertical. No geral, não se detectaram relações significativas entre a amplitude de maré e a abundância dos restantes grupos ou da comunidade fitoplanctónica nem diferenças significativas entre as situações com menor (≤ 2 m) e maior amplitude de maré (>2 m). Este padrão de variação quinzenal é distinto do geralmente associado a outros sistemas costeiros, onde a regulação activa do fitoplâncton por processos biológicos parece determinante (ver Demers *et al.*, 1986). Os estudos disponíveis abordaram essencialmente sistemas estratificados ou parcialmente estratificados e referem valores de biomassa, crescimento e/ou produção superiores em períodos de maré-morta para sistemas ou fitoplanctontes limitados pela intensidade luminosa (Winter *et al.*, 1975; Sinclair, 1978; Demers *et al.*, 1979; Fortier & Legendre, 1979; Ray *et al.*, 1989; Bustos-Serrano *et al.*, 1996; Cloern, 1996) e valores máximos em maré-viva para fitoplanctontes limitados pela concentração de nutrientes (Thayer, 1971; Balch, 1981; Sin *et al.*, 1999; Joordens *et al.*, 2001; Sousa & Peneda, 2001; Allen *et al.*, 2004). Alguns sistemas apresentam ainda um comportamento variável em função da sucessão sazonal de factores limitantes (Roden, 1994; Tremblay *et al.*, 1997).

Todavia, apesar da relação não significativa entre a abundância de fitoplâncton e a amplitude de maré, foi detectada uma relação negativa e significativa, mas estatisticamente fraca ($p < 0,05$), entre a taxa de crescimento líquido do fitoplâncton e a amplitude de maré. A divisão dos dados em dois períodos (Primavera-Verão e Outono-Inverno) gerou relações negativas significativas e estatisticamente mais fortes apenas no período de Primavera-Verão ($p < 0,01$). Este tipo de relação foi igualmente detectado na Baía de São Francisco, sistema parcialmente estratificado e não limitado por nutrientes. Neste sistema, a ocorrência de crescimentos líquidos superiores em situação de maré-morta parece dever-se ao aumento do crescimento do fitoplâncton devido à maior disponibilidade luminosa e à diminuição da sua mortalidade devido ao menor contacto com os predadores bentónicos (Cloern, 1996; Lucas *et al.*, 1997a).

Ao contrário da generalidade dos ambientes costeiros e estuarinos onde a maré-viva se associa à diminuição da radiação média na camada de mistura devido ao aumento da espessura desta camada e ao aumento da turbidez (ver Demers *et al.*, 1986), na Ria Formosa, sistema completamente misturado, não se registaram diferenças significativas no ambiente luminoso entre as situações de maré-viva e maré-morta. Este resultado está em conformidade com a inexistência de diferenças significativas na concentração de material em suspensão entre as situações de maré-viva e maré-morta referida por Falcão *et al.* (1991).

A diminuição do impacto dos predadores bentónicos em maré-morta, sugerida por Cloern (1996), parece igualmente pouco provável dado que a Ria Formosa é um sistema permanentemente misturado. Apesar do aumento da difusão vertical turbulenta em maré-viva, que pode aumentar a extensão da camada suprajacente ao substrato impactada, Sprung *et al.* (2001) referem uma remoção de biomassa fitoplanctónica pela comunidade bentónica relativamente reduzida e superior em maré-morta (10 e 37% por ciclo tidal de maré-viva e maré-morta, respectivamente). Este efeito deverá ser superior no período de Primavera-Verão dado que a taxa de filtração de *Ruditapes decussatus*, o principal bivalve cultivado na Ria Formosa, sofre uma redução acentuada para temperaturas inferiores a ca. 15°C (C. Rocha, comunicação pessoal, 2004). A abundância de nanoflagelados aplastídicos e ciliados não apresentou variações significativas ao longo do ciclo quinzenal de maré pelo que possivelmente não explica as relações observadas. Relativamente ao metazooplâncton, apenas existe informação disponível para as formas larvares, grupo que representa entre 50 a mais de 90% da abundância total na Ria Formosa. A abundância deste grupo é superior no período de Primavera-Verão e significativamente superior em maré-morta (Sprung, 1994a; Chicharo & Chicharo, 2001).

Assim, a relação negativa entre a taxa de crescimento líquido do fitoplâncton e a amplitude de maré no período de Primavera-Verão pode reflectir a diminuição das perdas por exportação tidal devido ao aumento do tempo de residência da massa de água e/ou resultar da estimulação do crescimento do fitoplâncton devido a alterações do ambiente nutricional em maré-morta. As perdas do fitoplâncton por advecção e mistura tidais são tanto mais intensas quanto maior for a diferença entre a biomassa no interior e exterior da laguna. Este gradiente foi de facto notoriamente superior no período de Primavera-Verão (ver Figs. 3.15 e 3.16) pelo que o efeito das perdas por advecção tidal deve ser mais intenso neste período.

De uma forma geral, no período de Primavera-Verão, a intensidade da radiação PAR no interior da Ria Formosa atingiu níveis geralmente considerados de saturação (ver Fig. 3.2). Porém, as concentrações de nutrientes (ver Tab. III.1; Benoliel, 1985, 1989; Cortez, 1992; Newton, 1995) e o resultado de bioensaios (Thiele-Gliesche, 1992; Loureiro *et al.*, 2005; Barbosa, dados não publicados) indicam que o ambiente nutricional pode ser limitante para o crescimento do fitoplâncton. Assim, a ausência de relação entre a taxa de crescimento líquido do fitoplâncton e a amplitude de maré no Outono-Inverno pode dever-se à limitação do crescimento do fitoplâncton por outros factores que não apresentem uma variabilidade quinzenal significativa (ex.: temperatura e I_m) e à redução da predação e das perdas por advecção tidal.

Em relação ao ambiente nutricional, a situação de maré-morta no interior da Ria Formosa apresenta concentrações superiores de sílica e de azoto, em particular amónia.

Apesar do nitrato representar a principal fonte de azoto inorgânico nos canais do sector oeste da Ria Formosa (Benoliel, 1989; Cortez, 1992; Newton, 1995), a amónia é geralmente utilizada pelo fitoplâncton de modo preferencial em relação ao nitrato (Pennock, 1987; Boyer *et al.*, 1994; Balode *et al.*, 1998; Kocum *et al.*, 2002a). Assim, a maré-morta pode de facto constituir um ambiente nutricional mais adequado e explicar a ocorrência de valores médios anuais da produção fitoplanctónica na Ria Formosa cerca de 2x superiores em maré-morta (Falcão *et al.*, 1991).

Para além da relação entre a amplitude de maré e a taxa de crescimento líquido da comunidade de fitoplâncton, no período de Primavera-Verão registaram-se ainda relações negativas e significativas entre a amplitude de maré e as taxas de crescimento líquido do picofitoplâncton eucariótico ($p < 0,01$), *Mesodinium rubrum* e dinoflagelados plastídicos ($p < 0,001$). Parece interessante enfatizar que, devido à dimensão celular reduzida no caso do picofitoplâncton eucariótico (Sobral & Widdows, 2000) e à mobilidade elevada no caso de *M. rubrum* (Jonsson & Tiselius, 1990), estes grupos podem ser os menos eficientemente consumidos pelos filtradores bentónicos e pelo metazooplâncton. No caso dos dinoflagelados, significativamente mais abundantes na Estação Barra, a hipótese de minimização da exportação em maré-morta não parece obviamente aplicável. Neste grupo, o aumento da turbulência em situação de maré-viva pode constituir uma explicação adicional (Bennouna *et al.*, 2002).

No caso dos flagelados plastídicos e diatomáceas, grupos com menor mobilidade relativamente a *M. rubrum* e aos dinoflagelados, o maior impacto da predação em maré-morta pode ter ocultado os efeitos da redução da exportação tidal e/ou da eventual melhoria do ambiente nutricional. No caso das diatomáceas, a ausência de variações significativas ao longo do ciclo de maré quinzenal contrasta com a ocorrência de abundâncias superiores em maré-morta em sistemas limitados pela intensidade luminosa (Ray *et al.*, 1989) ou em maré-viva devido ao aumento da importação vertical, aumento da concentração de nutrientes e diminuição das perdas por sedimentação (Haas *et al.*, 1981; Balch, 1986; Sousa & Pineda, 2001; Sin & Wetzel, 2002).

Em resumo, a variabilidade tidal semi-diurna na Estação Laguna pareceu controlada por processos passivos (advecção tidal horizontal e vertical), em particular no caso do picofitoplâncton e nanofitoplâncton. Estes processos parecem igualmente relevantes no controlo da variabilidade tidal quinzenal de *Synechococcus* e das diatomáceas pinuladas provavelmente ressuspendidas a partir do sedimento. Para além da advecção tidal, o aumento da taxa de crescimento em maré-morta devido à melhoria do ambiente nutricional (dinoflagelados, *Mesodinium rubrum* e picofitoplâncton eucariótico), e da predação exercida por filtradores bentónicos ou metazoários planctónicos (diatomáceas e flagelados plastídicos), podem ter regulado a variabilidade quinzenal das taxas de crescimento líquido.

4.3 Variabilidade sazonal no interior da Ria Formosa (Estação Laguna)

4.3.1 Dinâmica da comunidade de fitoplâncton

No geral, a concentração de clorofila *a* (0,2-19,2 $\mu\text{g.L}^{-1}$) e a abundância e biomassa do fitoplâncton na Estação Laguna, variáveis significativamente correlacionadas entre si, apresentaram uma variação sazonal unimodal ampla (ca. 100x) com valores máximos no Verão e mínimos no Inverno. A concentração máxima de clorofila *a* foi próxima da referida para ambientes costeiros temperados protegidos com ciclos unimodais (15,6 $\mu\text{g.L}^{-1}$) na revisão de Cébrian & Valiela (1999). A variabilidade sazonal da abundância seguiu basicamente o comportamento do picofitoplâncton eucariótico enquanto a variabilidade da biomassa reflectiu a variabilidade das máximas de diatomáceas nanoplanctónicas coloniais (*Chaetoceros* e *Thalassiosira*) e dinoflagelados (gimnodinói-de tipo 1), com biomassas máximas em Julho e Agosto 1991, respectivamente. A produção fitoplanctónica particulada (17-2000 $\mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$) apresentou um padrão e amplitude de variação similares. Este ciclo sazonal foi completamente distinto do observado na Estação Barra, em contacto com a zona costeira adjacente. A taxa de crescimento da comunidade fitoplanctónica, avaliada experimentalmente (0,016-0,079 h^{-1}) ou estimada empiricamente (<0,004-0,080 h^{-1}), apresentou valores máximos no período de final da Primavera-Verão e mínimos no Inverno, e uma amplitude de variação notoriamente inferior (20x). Apesar das diferenças de amplitude, este padrão geral repetiu-se nos dois ciclos anuais analisados (ver Figs. 3.15 e 3.42).

A relação significativa entre a biomassa fitoplanctónica e a concentração de clorofila *a* (ver Fig. 3.17) permite estimar a biomassa no interior da Ria Formosa com base numa razão de $48,8 \pm 2,9 \mu\text{gC} . (\mu\text{gChla})^{-1}$, valor que se enquadra na gama geralmente referida para ambientes costeiros protegidos (Sinclair, 1978; Furnas, 1983; Wienke & Cloern, 1987; Ray *et al.*, 1989; Cloern *et al.*, 1995; Glibert *et al.*, 1995). A contabilização da biomassa de fitoplanctontes raros em microscopia de inversão poderia eventualmente aumentar esta razão. A razão C:Chla apresentou valores máximos no período de Inverno (60-180 $\mu\text{gC} . (\mu\text{g Chla})^{-1}$) facto que pode indicar a redução do estado fisiológico do fitoplâncton (Sinclair, 1978; Zonneveld, 1998). A ocorrência de valores elevados em Agosto (ca. 90 $\mu\text{gC} . (\mu\text{gChla})^{-1}$), em associação com a contribuição máxima de dinoflagelados a nível da biomassa, foi igualmente observada em ambientes similares (Sinclair, 1978; Philips *et al.*, 2002) e reflectiu a reduzida razão C:Chla característica deste grupo (Chan, 1980). Assim, a utilização desta razão em períodos dominados pelos dinoflagelados pode subestimar fortemente a biomassa total de fitoplâncton na Ria Formosa.

4.3.1.1 Regulação do crescimento

A ocorrência de um ciclo sazonal unimodal com máximos no Verão, previamente referido para a Ria Formosa (Assis *et al.*, 1984; Benoliel, 1984, 1985, 1989; Newton, 1988; Brockel & Lembke, 1990; Barbosa, 1991; Falcão *et al.*, 1991), é uma característica frequente em ambientes costeiros estuarinos e lagunares de clima temperado (Mandelli *et al.*, 1970; Sellner *et al.*, 1976; revisões de Subba Rao, 1981 e Boynton *et al.*, 1982; Nixon, 1982; Cebrián & Valiela, 1999). Este tipo de ciclos surge em sistemas pouco profundos, com contacto intenso entre a coluna de água e o sedimento, e sujeitos à acção de marés e/ou efluentes antrópicos. Estas condições, obviamente existentes na Ria Formosa, permitem um aumento da concentração de nutrientes inorgânicos na coluna de água e diminuem e/ou eliminam a potencial limitação do fitoplâncton por nutrientes, frequente no período de Verão em sistemas estratificados. Estas condições permitem assim o acoplamento sazonal entre o fitoplâncton e a temperatura e/ou intensidade luminosa (ver revisão de Cebrián & Valiela, 1999). De facto, este padrão de variabilidade sazonal ocorre em vários sistemas lagunares e estuarinos de clima temperado, misturados ou parcialmente estratificados, onde o ambiente nutricional parece não limitar o crescimento do fitoplâncton (Vatova, 1961; Lara-Lara & Borrego, 1975; Malone, 1977a; Bruno *et al.*, 1980, 1983; Subba Rao, 1981; Cole & Cloern, 1984; Cole *et al.*, 1986; Iriarte & Purdie, 1994; Lewitus *et al.*, 1998; Facca *et al.*, 2002; Aubry & Acri, 2004). As regiões superiores ou oligohalinas de alguns estuários temperados apresentam um padrão similar (Pennock, 1985; Pennock & Sharp, 1986; Madariaga & Orive, 1989; Fichez *et al.*, 1992; van Spaendonk *et al.*, 1993; Pinckney *et al.*, 1998; Mallin *et al.*, 1999a; Sin *et al.*, 2000).

No interior da Ria Formosa, a temperatura (10-30°C) correlacionou-se positiva e significativamente com a concentração de clorofila *a*, abundância, biomassa, produção particulada e taxa de crescimento do fitoplâncton. Relações positivas e significativas entre a temperatura e a taxa de crescimento (Verity, 1986a; Strom *et al.*, 2001), indicadores do crescimento (Williams & Murdoch, 1966; Mandeli *et al.*, 1970; Durbin *et al.*, 1975; Lara-Lara & Borrego, 1975; Malone, 1977a; Sinclair, 1978; Joint & Pomroy, 1981; Fisher *et al.*, 1982; Bruno *et al.*, 1983; Pennock & Sharp, 1986; Relexans *et al.*, 1988; Lonsdale *et al.*, 1996; Pinckney *et al.*, 1997; Tillmann *et al.*, 2000; Macedo *et al.*, 2001; Renk *et al.*, 2001; Souchu *et al.*, 2001; Harding *et al.*, 2002; Su *et al.*, 2004), abundância, biomassa ou produtividade fitoplanctónica (Vatova, 1961; Moll, 1977; Malone *et al.*, 1988; Mallin *et al.*, 1991; Abreu *et al.*, 1994b; Irigoien & Castell, 1997; Mallin *et al.*, 1999a; Facca *et al.*, 2002; Kocum *et al.*, 2002a; Philips *et al.*, 2002; Aubry & Acri, 2004; Mallin *et al.*, 2004; White *et al.*, 2004) foram igualmente referidas para outros ambientes estuarinos e lagunares de clima temperado.

A taxa de crescimento de várias espécies de fitoplâncton, em ambiente laboratorial, aumenta com a temperatura (ver Montagnes *et al.*, 2003 e referências associadas) e, apesar da variabilidade inter-específica e geográfica, as temperaturas ótimas variam geralmente entre 20 e 25°C (ver Raymont, 1980, Smayda, 1980). O aumento da temperatura pode também aumentar a difusão molecular de nutrientes (ex.: Andersson *et al.*, 1994), e estimular os processos de remineralização da matéria orgânica aumentando assim a bio-disponibilidade de nutrientes para o fitoplâncton (Malone *et al.*, 1988; Souchu *et al.*, 2001), crítica no Verão. Estes factos podem explicar, em parte, as relações positivas e significativas entre o fitoplâncton e a temperatura. Na Ria Formosa, a relação entre a taxa de crescimento da comunidade de fitoplâncton e a temperatura (ver Fig. 3.39) pode descrever-se através de um modelo linear (declive 0,08 d⁻¹ °C) ou exponencial, com um valor de Q₁₀ de 2,3. O declive do modelo linear e o valor de Q₁₀ obtidos enquadram-se nos valores referidos para o crescimento de monoculturas (0,07 d⁻¹ °C: ver Montagnes *et al.*, 2003 e referências associadas) e para o crescimento da comunidade fitoplanctónica em diversos sistemas estuarinos (1,7-3,2: Williams & Murdoch, 1966; Durbin *et al.*, 1975; Malone, 1977a; Joint & Pomroy, 1981; Bruno *et al.*, 1983; Verity, 1986a; Relexans *et al.*, 1988; Tillmann *et al.*, 2000; Harding *et al.*, 2002). Assim, aparentemente, a variação da temperatura poderia ser suficiente para explicar a variação sazonal da taxa de crescimento da comunidade fitoplanctónica na Ria Formosa.

Todavia, a relação entre o fitoplâncton e a temperatura pode também reflectir a resposta à variação da intensidade da radiação PAR na camada de mistura (I_m) dado que estas variáveis abióticas se correlacionaram de forma positiva e significativa na Estação Laguna. Esta situação, relativamente comum em ambientes temperados, dificulta a análise do efeito de cada um dos factores (Harding *et al.*, 1986; Kocum *et al.*, 2002a). A abundância, biomassa, concentração de clorofila *a*, produção particulada e a taxa de crescimento do fitoplâncton no interior da Ria Formosa correlacionaram-se positiva e significativamente com I_m . Relações positivas entre a intensidade luminosa e indicadores de crescimento (Lara-Lara & Borrego, 1975; Malone, 1977a; Sinclair, 1978; Bruno *et al.*, 1980, 1983; Lively *et al.*, 1983; Cole & Cloern, 1984; Harding *et al.*, 1986; Pennock & Sharp, 1986; Cole *et al.*, 1986; Madariaga & Orive, 1989), abundância, biomassa ou produção fitoplanctónicas (Vatova, 1961; Moll, 1977; Subba Rao, 1981; Pennock, 1985; Therriault & Levasseur, 1985; van Spaendonk *et al.*, 1993; Abreu *et al.*, 1994b; Facca *et al.*, 2002; Kocum *et al.*, 2002b; Aubry & Acri, 2004) são geralmente observadas na maior parte dos sistemas estuarinos e lagunares com máximos de biomassa e/ou produção no Verão. Com excepção dos sistemas estuarinos regulados pela advecção horizontal (Malone, 1977a; Iriarte & Purdie, 1994; Ball *et al.*, 1997; Pinckney *et al.*, 1998; Orive *et al.*, 1998), este é um cenário considerado indicador de potencial limitação do crescimento pela luz (van Spaendonk *et al.*, 1993). Porém, em alguns sistemas, a influência da temperatura parece ser notoriamente superior à da luz

(Murdoch *et al.*, 1966; Mandelli *et al.*, 1970; Mallin *et al.*, 1991; Gallegos & Jordan, 1997; Philips *et al.*, 2002; Su *et al.*, 2004).

No interior da Ria Formosa, a camada eufótica estendeu-se a toda a coluna de água, a profundidade foi sistematicamente superior à camada de mistura crítica referida para diversos ambientes estuarinos (Wofsy, 1983; Cole & Cloern, 1984; Grobbelaar, 1990) e os valores de I_m foram sistematicamente superiores ao valor crítico ($0,03 \text{ g cal.cm}^{-2}.\text{mn}^{-1} \cong 50 \mu\text{E PAR.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) de Riley (1957). Este valor, determinado empiricamente, representa o limiar necessário para a ocorrência de um aumento pronunciado do crescimento líquido do fitoplâncton em ambientes costeiros e inclui o efeito dos factores de remoção da biomassa fitoplanctónica. Porém, na Ria Formosa, este valor limiar deverá ser superior devido à importância de factores de perda adicionais, como a advecção tidal e a predação pela densa comunidade de bivalves bentónicos.

Os valores de intensidade luminosa que saturam o crescimento da comunidade fitoplanctónica em ambientes estuarinos, geralmente entre 100 e $800 \mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Fisher *et al.*, 1982; Harding *et al.*, 1986; Pennock & Sharp, 1986; Soetart *et al.*, 1994; Madariaga, 1995; Bode & Varela, 1998b; Thompson, 1998; Cabeçadas, 1999; Tillmann *et al.*, 2000; Macedo *et al.*, 2001; Renk *et al.*, 2001; Kocum *et al.*, 2002b; Macedo *et al.*, 2002; Oviatt *et al.*, 2002), indicam que, se bem que a limitação do crescimento poderá ter ocorrido durante todo o ciclo anual, foi mais provável no período de Outono-Inverno. A inibição do crescimento por excesso de intensidade luminosa no Verão, referida por exemplo por Philips *et al.* (2002), parece pouco provável devido à mistura permanente da coluna de água na Ria Formosa e consequente redução do tempo de permanência do fitoplâncton à superfície (Joint & Pomroy, 1981; Tillmann *et al.*, 2000; Macedo *et al.*, 2002).

Os efeitos relativos da temperatura e intensidade luminosa foram analisados após a normalização das taxas de crescimento da comunidade fitoplanctónica obtidas *in situ* ($\mu_{is^\circ\text{C}}$) para uma temperatura de 15°C ($\mu_{15^\circ\text{C}}$), através da utilização de um valor de Q_{10} de 1,88 (Eppley, 1972). Ao contrário de $\mu_{is^\circ\text{C}}$, $\mu_{15^\circ\text{C}}$ não se correlacionou de forma significativa com I_m (Fig. 3.43). A inclusão de dois pontos independentes (Barbosa, dados não publicados), obtidos a partir da aplicação da técnica de diluição de Landry & Hassett (1982) a amostras colhidas na Estação Laguna em Março de 2001 e Março 2003 (ver Fig. 3.43) não alterou o tipo de relação entre as variáveis referidas. Este resultado pode indicar que a correlação entre a taxa de crescimento da comunidade fitoplanctónica ($\mu_{is^\circ\text{C}}$) e I_m reflectiu, de facto, o efeito da temperatura. Todavia, a inspecção visual destas relações indicou que para valores de I_m inferiores a ca. $250 \mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ a relação entre I_m e $\mu_{is^\circ\text{C}}$ foi linear e positiva. Este limiar aproximado enquadra-se de facto na gama de intensidades geralmente consideradas saturantes

para o fitoplâncton (200-300 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$: Chan, 1978; Glover *et al.*, 1987; Langdon, 1987; Tang, 1995).

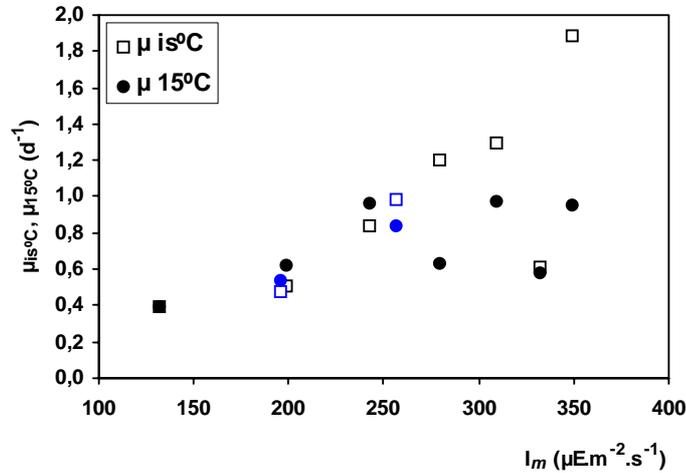


Figura 3.43 - Relação entre a intensidade média da radiação PAR na camada de mistura (I_m em $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) e a taxa de crescimento da comunidade de fitoplâncton *in situ* ($\mu_{is^\circ\text{C}}$, \square , em d^{-1}) e a taxa de crescimento normalizada para 15°C ($\mu_{15^\circ\text{C}}$, \bullet , em d^{-1}) com base num Q_{10} de 1,88, no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993. Resultados adicionais - \square : $\mu_{is^\circ\text{C}}$ Março 2001 e Março 2003; \bullet : $\mu_{15^\circ\text{C}}$ Março 2001 e Março 2003.

Assim, o efeito global do aumento de I_m e da temperatura sobre a taxa de crescimento *in situ* pareceu dominado pela acção da intensidade luminosa para valores de I_m inferiores a ca. $250 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ e pela temperatura para valores de I_m superiores. A aparente e intensa resposta ao aumento da temperatura parece indicar que o crescimento da comunidade não se encontrava fortemente limitado pela disponibilidade de nutrientes (Tillmann *et al.*, 2000) ou pela luz (Underwood & Kromkamp, 1999). Esta análise parece traduzir uma comunidade fitoplanctónica controlada pela intensidade luminosa até atingido um valor próximo do limiar referido e controlada mais intensamente pela temperatura para valores de I_m superiores. Este padrão pode explicar o ciclo sazonal de biomassa com um aumento a partir do início da Primavera e uma diminuição no final do Verão. Malone (1977a) propõe um padrão de regulação do crescimento do fitoplâncton semelhante para o estuário de Hudson e Gilmartin & Relevante (1978) salientam a importância da temperatura na regulação do crescimento do fitoplâncton no período de Verão em diversas lagunas costeiras.

Neste contexto, o controlo do crescimento do fitoplâncton entre o final do Inverno e meados da Primavera (Fevereiro-Abril), com valores de temperatura e I_m entre $12,2$ - $20,5^\circ\text{C}$ e 105 - $345 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, respectivamente (ver Tab. III.8 e Figs. 3.1 A e 3.2), pode ser particularmente variável. De facto, bioensaios com manipulação da intensidade

luminosa, realizados recentemente (Barbosa, dados não publicados), ilustram esta variabilidade. Em Março 2001, no início da Primavera (15,5°C e 196 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), o aumento de I_m ($2,8\cdot I_m$) associou-se ao aumento significativo da taxa de crescimento da comunidade fitoplanctónica de 0,5 para 1,7 d^{-1} ($p<0,001$). Todavia, em Abril 2004 (17,0 °C e 545 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), o aumento de I_m não alterou de forma significativa a taxa de crescimento do fitoplâncton ($p>0,05$). A situação no final de Inverno pode ser igualmente variável (ver Fig. 3.2)

No geral, é importante recordar que a associação de duas variáveis físicas de fácil aquisição, I_m e a temperatura (T), na variável composta $\log(I_m\cdot T)$ representou o melhor preditor para a taxa de crescimento da comunidade fitoplanctónica *in situ* e explicou 71% da variação observada. A utilização de outras variáveis reguladoras do crescimento, como por exemplo a concentração de nutrientes inorgânicos dissolvidos, poderia eventualmente aumentar este valor. A capacidade preditiva deste modelo foi avaliada através da utilização dos três pontos independentes referidos anteriormente, únicos disponíveis para efectuar este tipo de análise. As estimativas previstas pelo modelo aproximaram-se dos valores observados. A inclusão dos mesmos não alterou de forma significativa o declive e a ordenada na origem da recta de regressão linear e aumentou o coeficiente de determinação para 77% (ver Tab. III.10 e Fig. 3.44 A; $n=10$, $R^2_a=0,77$, $\text{SE}_y=0,004$, $p<0,001$). Em paralelo, a variável temperatura e um termo quadrático da mesma explicaram entre 48 e 64% da variação da concentração de clorofila a , abundância e biomassa fitoplanctónicas na Estação Laguna (ver Tabs. III.6 e III.7).

Tal como no caso do crescimento, as estimativas de produção fitoplanctónica particulada previstas com base na utilização de uma variável composta de fácil aquisição $\log(\text{Chl}a\cdot I_m)$ aproximaram-se dos valores observados nas três situações independentes referidas. A inclusão das mesmas não alterou de forma significativa o declive e a ordenada na origem da recta de regressão linear e aumentou ligeiramente o coeficiente de determinação para 96% (ver Tab. III.12 e Fig. 3.44 B; $n=10$, $R^2_a=0,96$, $\text{SE}_y=0,159$, $p<0,000001$).

Relações empíricas similares foram igualmente referidas para diversos ambientes estuarinos relativamente profundos (ver Brush *et al.*, 2002 e referências associadas). Todavia, a utilização destes modelos na Ria Formosa, ambiente onde a profundidade da zona eufótica (1% I_0) excedeu a profundidade do local, não é adequada (Brush *et al.*, 2002). Apesar de Cloern (1987) considerar este tipo de relação como indicador da limitação da produção fitoplanctónica específica pela disponibilidade luminosa, na Ria Formosa e em outros sistemas estuarinos o papel de outros factores reguladores do crescimento, em particular no período de Verão, pode ser mais importante (Harding *et al.*, 1986; Mallin *et al.*, 1991; Rudek *et al.*, 1991; Pennock & Sharp, 1994; Fisher *et al.*, 1999).

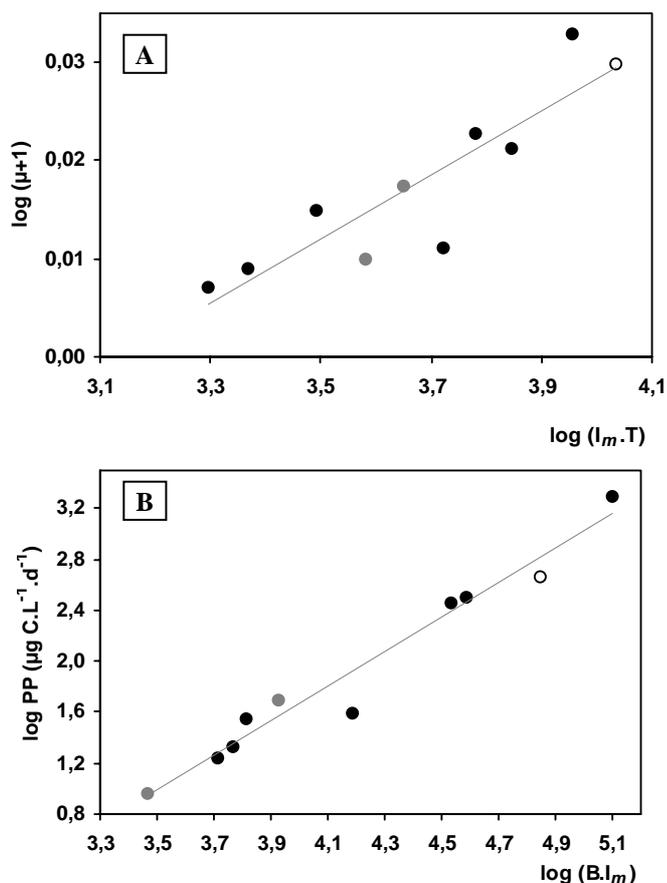


Figura 3.44 - (A) Relação entre $\log(\mu+1)$ e a variável composta $\log(T^* I_m)$ no interior da Ria Formosa (Estação Laguna). T: temperatura ($^{\circ}\text{C}$); I_m : intensidade da radiação PAR na camada de mistura ($\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$); μ : taxa de crescimento da comunidade de fitoplâncton *in situ* (h^{-1}). **(B)** Relação entre $\log PP$ e a variável composta $\log(B^* I_m)$ no interior da Ria Formosa (Estação Laguna). B: biomassa fitoplanctónica ($\mu\text{gC}\cdot\text{L}^{-1}$); PP: produção fitoplanctónica particulada ($\mu\text{gC}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$). ●: período Julho 1991-Janeiro 1993; ●: Março 2001 e Março 2003, sem manipulação experimental; ○: Março 2001 após $2,8^* I_m$. Equações ($\pm 1\text{SE}$) rectas regressão: **(A)** $\log(\mu+1) \pm 0,0043 = (0,0326 \pm 0,0059)\log(T^* I_m) - (0,1023 \pm 0,0217)$; **(B)** $(\log PP \pm 0,1586) = (1,3622 \pm 0,0971)\log(B^* I_m) - (3,7828 \pm 0,4103)$.

Para além da limitação pela intensidade luminosa e temperatura, a aplicação dos critérios de Dortch & Whitledge (1992), que incluem indicadores estequiométricos em simultâneo com valores das constantes de meia-afinidade (K_s), aos estudos de distribuição de macronutrientes inorgânicos no sector oeste da Ria Formosa (Benoliel, 1985, 1989; Cortez, 1992; Newton, 1995; ver Tab. III.1), indica uma potencial limitação do crescimento do fitoplâncton no interior da Ria apenas durante o período de Primavera-Verão e por azoto. Apesar da elevada variabilidade inter-anual (ver Estação Laguna, anos 1987-1988 *versus* 1989 em Newton, 1995), pontualmente, durante a Primavera (Newton, 1995), as concentrações de fosfatos aproximam-se das constantes

de meia-afinidade geralmente referidas na literatura (ca. 0,5 μM ; ver Fisher *et al.*, 1988). Contudo, a aplicação destes critérios não se encontra isenta de problemas (Piehler *et al.*, 2004; Domingues *et al.*, 2005), em parte relacionados com a variabilidade dos valores de K_s , que ocorre a nível temporal, espacial, inter-específico e intra-específico. Por exemplo, a revisão recente de Sarthou *et al.* (2005 e apêndice 2), dirigida a diatomáceas marinhas, refere valores médios de K_s para a utilização de sílica, $K_s(\text{Si})$, azoto, $K_s(\text{N})$, e fósforo, $K_s(\text{P})$, de 3,9 μM , 1,6 μM e 0,24 μM , respectivamente, mas valores extremos muito variáveis ($K_s(\text{Si})=0,2-22 \mu\text{M}$; $K_s(\text{N})=0,02-10 \mu\text{M}$; $K_s(\text{P})=0,01-8,9 \mu\text{M}$). O resultado de bioensaios efectuados no interior do sector oeste da Ria Formosa (Thiele-Gliesche, 1992; Edwards *et al.*, 2005; Loureiro *et al.*, 2005; Barbosa, dados não publicados) aponta igualmente para a limitação do crescimento líquido do fitoplâncton em diversas situações no período de Primavera-Verão). Porém, a realização dos bioensaios em recipientes fechados, sem contacto com as principais fontes de nutrientes na Ria Formosa (ex.: sedimento), dificulta a extrapolação destes resultados para o ambiente natural.

A aparente limitação do crescimento do fitoplâncton na Ria Formosa por nutrientes, em particular no Verão, foi igualmente referida para outros sistemas estuarinos e lagunares com máximos de biomassa no Verão (Subba Rao, 1981; Lively *et al.*, 1983; Abreu *et al.*, 1994b; Pennock & Sharp, 1994; Ball *et al.*, 1997; Thompson, 1998; Mallin *et al.*, 1999a; Petihakis *et al.*, 1999; Boissinneault *et al.*, 2001; Gilabert, 2001a; Renk *et al.*, 2001; Kocum *et al.*, 2002a,b; Nuccio *et al.*, 2003; Lewitus *et al.*, 2004; Mallin *et al.*, 2004; White *et al.*, 2004). Em alguns sistemas lagunares e estuarinos, a limitação por nutrientes é co-responsável pela ocorrência de valores de biomassa e/ou produção relativamente reduzidos no Verão e máximos no final do Inverno-início da Primavera (Cadée & Hegeman, 1974; Moll, 1977; Quéguiner & Tréguer, 1984; Vaultot & Frisoni, 1986; Cadée & Hegeman, 1991; Comin & Valiela, 1993; Le Pape *et al.*, 1996; Gallegos & Jordan, 1997a, b; Pinckney *et al.*, 1998; Chapelle *et al.*, 2000; Kormas *et al.*, 2001; Macedo *et al.*, 2001; Souchu *et al.*, 2001; Ornlfsdottir *et al.*, 2004a; Piehler *et al.*, 2004).

O grau de limitação geral do crescimento do fitoplâncton nas experiências, que incluiu os efeitos da temperatura, luz, nutrientes e outros factores bio-activos, foi avaliado através da razão entre a taxa de crescimento obtida *in situ* (μ_{is}) e a taxa máxima de crescimento (μ_{max}), estimada com base na temperatura, de acordo com o modelo de Eppley (1972) modificado por Brush *et al.* (2002). A limitação foi aparentemente mais intensa ($\mu_{is} \cong 35\% \mu_{max}$) na situação experimental com valores de insolação (2 h) e I_m (132 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) mínimos (Novembro 1991) e foi mínima ($\mu_{is} \cong 85\% \mu_{max}$) no final do Inverno (Fevereiro 1992), para valores de I_m intermédios (243 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) e concentrações de nutrientes provavelmente elevadas (ver Fig. 3.3; Falcão, 1996; Newton & Mudge, 2005).

Todavia, as experiências de crescimento efectuadas na Estação Laguna representaram apenas situações pontuais, por vezes inseridas em períodos de elevada variabilidade ambiental (ex.: Fevereiro-Abril). Assim, a variação semanal da taxa de crescimento da comunidade de fitoplâncton estimada pela aplicação do modelo empírico ($\mu_{is.e}$, ver Tab. III.10) para o período de Março 1991 a Janeiro 1993 foi utilizada para uma melhor compreensão da regulação do crescimento do fitoplâncton *in situ* (ver Fig 3.45). Esta análise indicou que, em ambos os ciclos anuais, a razão entre $\mu_{is.e}$ e μ_{max} apresentou uma diminuição notória entre Maio e Setembro ($\mu_{is.e} : \mu_{max} \cong 45-55\%$). Este afastamento relativamente a μ_{max} pode ter reflectido a limitação do crescimento pela concentração de macronutrientes inorgânicos, discutida anteriormente. Entre Novembro e Janeiro registou-se igualmente uma diminuição de $\mu_{is.e} : \mu_{max}$, mas mais irregular e pronunciada que a anterior. Neste período, que provavelmente reflectiu a limitação pela intensidade luminosa, a limitação potencial do crescimento foi particularmente intensa ($\mu_{is.e} : \mu_{max} < 11\%$) para valores de I_m inferiores a $100 \mu E.m^{-2}.s^{-1}$. Em ambos os anos, os períodos de menor e mais estável nível de limitação foram Abril e Outubro-Novembro ($\mu_{is.e} : \mu_{max} \cong 75\%$) enquanto as maiores flutuações ocorreram no Inverno. Em Fevereiro 1992, por exemplo, num período de 4 dias ocorreu uma variação de ca. 6x na taxa de crescimento prevista e na razão entre $\mu_{is.e} : \mu_{max}$ (ver Fig. 3.45).

No geral, valores de $\mu_{is.e} : \mu_{max}$ menores, inferiores a 35%, foram previstos para valores de I_m possivelmente limitantes ($I_m < 150 \mu E.m^{-2}.s^{-1}$) e valores de $\mu_{is.e} : \mu_{max}$ intermédios (45-55%) parecem associar-se a uma situação de provável limitação por nutrientes. Valores de $\mu_{is.e} : \mu_{max}$ elevados, superiores a 65%, corresponderam a valores de I_m superiores a $200 \mu E.m^{-2}.s^{-1}$ e a concentrações de nutrientes provavelmente elevadas ou intermédias (Cortez, 1992; Newton & Mudge, 2005; ver Tab. III.1). Este tipo de sucessão sazonal a nível da regulação do crescimento, com limitação pela intensidade luminosa no Outono-Inverno e pelos nutrientes na Primavera-Verão, foi igualmente referido para outros ambientes costeiros protegidos (Lively *et al.*, 1983; Abreu *et al.*, 1994b; Pennock & Sharp, 1994; Le Pape *et al.*, 1996; Gallegos & Jordan, 1997; Thompson, 1998; Fisher *et al.*, 1999; Mallin *et al.*, 1999a; Kocum *et al.*, 2002a, b; Colijn & Cadée, 2003).

Para além de reflectir as condições físicas e nutricionais, a taxa de crescimento do fitoplâncton reflecte igualmente a composição da comunidade (Mandelli *et al.*, 1970; Sinclair, 1978; Bruno *et al.*, 1980; Pennock & Sharp, 1986; Gallegos, 1992; Gallegos & Jordan, 1997; Tillmann *et al.*, 2000; Souchu *et al.*, 2001). Teoricamente, os valores são superiores para comunidades dominadas por células de pequenas dimensões (picofitoplâncton eucariótico) ou por grupos, como as diatomáceas, com elevado potencial de crescimento (Banse, 1982; Tang, 1995). Assim, para além das diferenças a nível da concentração de nutrientes, é importante relembrar que a taxa de crescimento observada no início da Primavera (Abril 1992: $16^{\circ}C$, $332 \mu E.m^{-2}.s^{-1}$, $\mu_{is}=0,01 h^{-1}$, $\mu_{is} : \mu_{max}$

≈45%) especialmente reduzida quando comparada com a obtida em Fevereiro 2002 (13°C, 243 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, $\mu_{is}=0,03\text{ h}^{-1}$, $\mu_{is} : \mu_{max} \cong 85\%$), associou-se a uma comunidade com contribuições mínimas de fitoplanctones de elevado potencial de crescimento (3% picofitoplâncton eucariótico e 8% diatomáceas; ver Figs. 3.35 e 3.37).

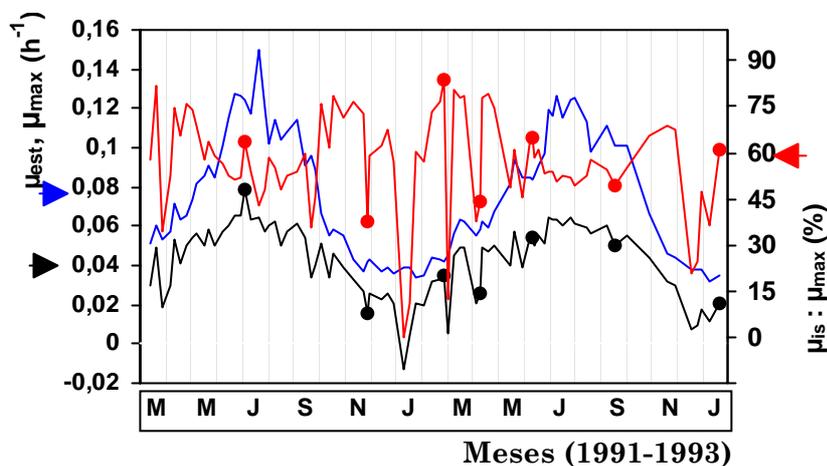


Figura 3.45 - Variação sazonal da taxa de crescimento do fitoplâncton estimada através de um modelo empírico ($\mu_{is.e}$), da taxa máxima de crescimento (μ_{max}) estimada com base na temperatura de acordo com o modelo de Brush *et al.* (2002) e da relação entre ambas ($\mu_{is.e} : \mu_{max}$, em %) no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Março 1991 e Janeiro 1993. Legenda: —: $\mu_{is.e}$; —: μ_{max} ; —: $\mu_{is.e} : \mu_{max}$. As setas indicam os valores médios para o período referido e os círculos representam valores obtidos nas experiências de crescimento efectuadas *in situ*.

A monitorização regular e as experiências de crescimento efectuadas no interior da Ria Formosa indicaram, no geral, um acoplamento entre a biomassa, a produção e a taxa de crescimento do fitoplâncton. Assim, a variação sazonal da taxa de crescimento, inicialmente controlada pela intensidade luminosa e posteriormente pela temperatura e provavelmente pelo ambiente nutricional, pode explicar, em parte, o ciclo sazonal da abundância e biomassa do fitoplâncton no interior da Ria Formosa (ver Figs. 3.15 e 3.16). Neste contexto, é importante relembrar que a taxa máxima de crescimento da comunidade fitoplanctónica (Julho 1991), equivalente a um tempo de duplicação (DT) de 9h e a uma produção particulada extremamente elevada (ca. 2000 $\mu\text{gC}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$), antecedeu o máximo absoluto da concentração de clorofila *a* observado neste estudo, 19 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$. Este valor foi notoriamente superior aos máximos geralmente referidos para a Ria Formosa (Assis *et al.*, 1984; Benoliel, 1984, 1985, 1989; Barbosa, 1991; Falcão *et al.*, 1991; Thiele-Gliesche, 1992; Newton *et al.*, 2003). Este evento foi antecedido por um período de cerca de 5 dias com velocidades médias diárias do vento extremamente reduzidas, inferiores a 2 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$, ocorreu em situação de maré-morta, com valores de I_m superiores a 310 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ e coincidiu com a temperatura máxima registada neste estudo (30°C). Na Baía de São Francisco, uma conjugação de condições similar foi

associada à estratificação temporária do sistema e à ocorrência de um “bloom” sem precedentes no local (Cloern *et al.*, 2005).

4.3.1.2 Regulação da biomassa

O acoplamento entre a produção ou crescimento e a biomassa fitoplanctónica, igualmente observado em outros sistemas estuarinos e lagunares misturados ou parcialmente estratificados (Mandelli *et al.*, 1970; Bruno *et al.*, 1980; Lively *et al.*, 1983; Cole & Cloern, 1984; Cadée & Hegeman, 1991; Mallin *et al.*, 1991; Abreu *et al.*, 1994b; Pennock & Sharp, 1994; Strom *et al.*, 2001; Kocum *et al.*, 2002a, b), é geralmente interpretado como indicador da importância da regulação do fitoplâncton pela disponibilidade de recursos (“bottom-up”, Sin *et al.*, 1999). Pelo contrário, o desacoplamento entre a produção ou crescimento e a biomassa é geralmente indicador da acção de processos de remoção directa da biomassa (“top-down”) como a predação (Malone *et al.*, 1988) ou a advecção horizontal (Pinckney *et al.*, 1997). Porém, a regulação directa da biomassa pode desempenhar um importante papel na dinâmica do fitoplâncton mesmo em sistemas estuarinos com acoplamento sazonal entre o crescimento e a biomassa (Strom *et al.*, 2001). De facto, ambos os tipos de regulação devem ser considerados complementares e não mutuamente exclusivos (ver Kuhl & Murrell, 2005).

Apesar da associação positiva entre o crescimento e a biomassa do fitoplâncton no interior da Ria Formosa, o nível de biomassa em cada momento é definido pela interacção entre a taxa de crescimento e a taxa de remoção. Neste contexto, é interessante analisar o período entre Junho e Setembro 1991 onde, apesar das taxas de crescimento serem superiores a $0,05 \text{ h}^{-1}$ ($DT < 14 \text{ h}$), ocorreu uma variação na concentração de clorofila *a* de cerca de uma ordem de grandeza ($1,8\text{-}19,2 \mu\text{g.L}^{-1}$, Fig. 3.42). Mesmo no período de menor crescimento, entre o Outono e o início da Primavera, a taxa de crescimento do fitoplâncton medida experimentalmente ($0,016\text{-}0,029 \text{ h}^{-1}$) ou prevista (ver Fig. 3.42) foi geralmente superior a $0,015 \text{ h}^{-1}$, e equivalente a períodos de duplicação entre 26 e 50 h. Assim, na completa ausência de processos de remoção, seria de esperar um acréscimo de biomassa ao longo de todo o ciclo anual.

A discussão dos processos de regulação directa da biomassa de fitoplâncton na Ria Formosa deve contemplar o efeito da advecção tidal e da predação exercida por organismos planctónicos (protistas e metazoários holoplanctónicos e meroplanctónicos) e filtradores bentónicos. Tal como em outros ambientes misturados de profundidade reduzida, as perdas por sedimentação foram consideradas negligenciáveis (Roelke *et al.*, 1997). Os efeitos da autólise ou mortalidade fisiológica natural (Veldhuis *et al.*, 2001) e da lise induzida por vírus foram incluídos inadvertidamente nas experiências de

crescimento e predação (ver Strom *et al.*, 2001) e reduziram a taxa de crescimento *in situ* relativamente ao seu valor real.

A Ria Formosa é um sistema onde o prisma de maré é superior ao volume de água em baixa-mar pelo que apresenta um coeficiente de renovação médio da água extremamente elevado (Águas, 1986). A utilização da taxa de renovação tidal média ($2,6 \text{ d}^{-1}$, Tett *et al.*, 2003) é obviamente desadequada e impossibilitaria a ocorrência de quaisquer “blooms” de fitoplâncton na Ria Formosa dado que o seu crescimento máximo ($1,9 \text{ d}^{-1}$) foi inferior a este valor. Todavia, e ao contrário da advecção horizontal associada a rios, a advecção tidal no interior da Ria Formosa representa um movimento horizontal oscilatório, com retorno parcial da massa de água. De facto, o tempo necessário para que a renovação da água no sector oeste da Ria Formosa seja superior a 80% pode variar entre 2,5 d e mais de 7,5 d, sendo os valores mais elevados observados nas zonas mais interiores deste sector (Neves & Martins, 1996). Estes valores são equivalentes a taxas de renovação tidal entre $0,11$ e $0,32 \text{ d}^{-1}$ ou seja, à remoção diária de 11 e 32% da biomassa fitoplanctónica nas zonas interiores e exteriores da Ria Formosa, respectivamente.

Utilizando as taxas de crescimento obtidas experimentalmente na Estação Laguna e assumindo que a água da Ria Formosa é substituída por uma massa de água sem fitoplâncton, no período de Primavera-Verão ($\mu > 1,0 \text{ d}^{-1}$) a remoção diária de 11 e 32% da biomassa seria equivalente à remoção média diária de $5 \pm 1\%$ (2-18%) e $15 \pm 1\%$ (6-52%) da produção fitoplanctónica nas zonas interiores (Estação Laguna) e exteriores do sector oeste da Ria Formosa, respectivamente. Estes valores representam sobre-estimativas do impacto médio da advecção tidal dado que a água da laguna é obviamente substituída por uma massa de água com biomassa fitoplanctónica geralmente menor mas não nula. No início da Primavera, a advecção tidal pode remover ca. 50% da produção fitoplanctónica particulada por dia e eventualmente contribuir para o atraso relativo na ocorrência da biomassa máxima na Ria Formosa. No geral, o aumento da taxa de crescimento no final da Primavera-Verão ($\mu = 1-2 \text{ d}^{-1}$), período onde a variabilidade espacial entre o interior e exterior da laguna foi mais intensa, permitiu certamente reduzir o impacto das perdas por advecção tidal. Em alguns ambientes costeiros protegidos, a advecção e diluição tidais contribuem igualmente para o atraso relativo do “bloom” de fitoplâncton (ver Ball *et al.*, 1997) e para a diminuição geral da biomassa fitoplanctónica (Knoppers *et al.*, 1991; Le Pape *et al.*, 1996; Philips *et al.*, 2002; Su *et al.*, 2004), agravada em situação de maré-viva (ver Ruiz *et al.*, 1998).

No Outono-Inverno, 7% das taxas de crescimento estimadas empiricamente foram inferiores a $0,3 \text{ d}^{-1}$ pelo que o impacto da advecção tidal parece intuitivamente superior. Porém, foi precisamente no período de Outono-Inverno onde não se registaram

diferenças significativas a nível da abundância e biomassa fitoplanctónicas entre as Estações Laguna e Barra. Assim, mesmo nesta situação, o impacto das perdas por advecção tidal no interior da laguna parece ser relativamente reduzido.

A predação, geralmente negligenciada na maior parte dos estudos anteriores à década de 90 em favor da regulação por recursos (Lewitus *et al.*, 1998), pode representar um importante agente regulador da dinâmica fitoplanctónica. Em ambientes lagunares e estuarinos misturados com uma densidade elevada de moluscos bivalves, a comunidade bentónica parece contribuir de forma notória para a redução relativa da biomassa fitoplanctónica (Cloern, 1982; Alpine & Cloern, 1992; Lucas *et al.*, 1999a; Carroppo, 2000; Chapelle *et al.*, 2000; Souchu *et al.*, 2001; Nelson *et al.*, 2004). De uma forma geral, o impacto dos bivalves é significativo quando o tempo necessário para filtrar a massa de água do sistema é similar ou inferior ao tempo de duplicação do fitoplâncton e inferior ao tempo de residência da massa de água no sistema (ver revisão Prins *et al.*, 1998).

No caso da Ria Formosa, a utilização de um volume de água médio no sistema de $78 \times 10^6 \text{ m}^3$, área subtidal de 18 km^2 , área intertidal sem *Spartina maritima* de 32 km^2 (Águas, 1986; ver Machás & Santos, 1999), período de descobertura de 7 h por ciclo tidal (Neves & Martins, 1996) e taxas médias de filtração da comunidade bentónica e epibiontes associados de 23 a $36 \text{ L.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$, aplicáveis ao sector oeste da Ria Formosa no período de Primavera-Verão (ver Sprung *et al.*, 2001), conduz a períodos necessários para filtrar toda a massa de água pela comunidade bentónica de ca. 3 a 4 d, equivalentes à remoção diária de 25 a 33% da biomassa do fitoplâncton. Estes valores correspondem à remoção diária média de $11 \pm 1\%$ a $18 \pm 2\%$ (6-53%) da produção fitoplanctónica no período de Primavera-Verão. No início da Primavera o impacto é superior, podendo ultrapassar $50\% \text{ d}^{-1}$, dificultando assim a ocorrência de um “bloom” de fitoplâncton neste período do ano. Em alguns ambientes costeiros protegidos, a ausência de “blooms” na Primavera (Oviatt *et al.*, 2002) ou mesmo no Verão (Cadée & Hegeman, 1974; Le Pape *et al.*, 1999; Carroppo, 2000) foi igualmente associada à acção destes predadores bentónicos. Lucas *et al.* (1998) referem que em sistemas misturados, a intensificação da predação pela comunidade bentónica pode remeter a ocorrência do “bloom” para o período de Verão. Dado que a predação da comunidade bentónica na Ria Formosa é dominada pela acção dos bivalves (Mendonça, 1992) e que a taxa de filtração de *Ruditapes decussatus* sofre uma redução significativa para temperaturas inferiores a 15°C (C. Rocha, comunicação pessoal, 2004), a predação da comunidade bentónica no período de Outono-Inverno deve ser obviamente inferior.

De uma forma geral, a predação de fitoplâncton por metazoários zooplânctónicos incide especialmente sobre as diatomáceas cêntricas mas grupos como dinoflagelados e criptofíceas são igualmente consumidos. O impacto do metazooplâncton é extrema-

mente variável (Raymont, 1980; Mallin & Paerl, 1994 e referências associadas) mas, em alguns sistemas costeiros protegidos, representa um agente controlador da biomassa fitoplanctónica particularmente eficiente no período de Primavera-Verão (Martin, 1970; Bruno *et al.*, 1983; Quéguiner & Tréguer, 1984; Pennock & Sharp, 1986; Litaker *et al.*, 1988; Malone *et al.*, 1988; Mallin & Paerl, 1994; Oviatt *et al.*, 2002; Ornlófsdóttir *et al.*, 2004; Tan *et al.*, 2004). No interior do sector oeste da Ria Formosa, a abundância de metazooplâncton apresenta valores máximos no Verão e mínimos no Inverno (Sprung, 1994a; A. Marques, dados não publicados). A nível da biomassa (ca. 5-105 $\mu\text{gDW.L}^{-1} \cong 2-42 \mu\text{gC.L}^{-1}$), o Inverno apresenta valores médios mínimos (6 $\mu\text{gC.L}^{-1}$) e nas restantes estações do ano os valores médios são superiores mas pouco variáveis (15-21 $\mu\text{gC.L}^{-1}$, Sprung, 1994a). Os valores máximos no Outono estão associados a copépodes, grupo que apresenta máximos de abundância no Outono e Primavera (Benoliel, 1984; Sprung, 1994a; A. Marques, dados não publicados), enquanto a Primavera e Verão são claramente dominados por formas larvares meroplanctónicas (Sprung, 1994a; Chicharo, 1996; A. Marques, dados não publicados).

A estimativa da produção zooplanctónica média para cada estação do ano, baseada na aplicação do modelo de Huntley & Lopez (1992) aos valores médios de biomassa de metazooplâncton (Sprung, 1994a) e temperatura (presente estudo), variou entre ca. 1 e 13 $\mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$ no Inverno e Verão, respectivamente. Assumindo uma eficiência de crescimento de 0,4 (Kiorboe *et al.*, 1985), o impacto da predação exercida pelo metazooplâncton (3-32 $\mu\text{g C.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$) sobre o fitoplâncton é mínimo na Primavera-Verão (1-41%, $9 \pm 1\%$ produção. d^{-1}) e máximo no Outono-Inverno (1-92%; $29 \pm 5\%$ produção. d^{-1}). As estimativas de ingestão do metazooplâncton previstas pelo modelo empírico de Calbet (2001), baseadas na produção fitoplanctónica, foram equivalentes e indicaram uma remoção diária de $10 \pm 1\%$ (5-21%) e $24 \pm 2\%$ (11-52%) da produção fitoplanctónica nos períodos de Primavera-Verão e Outono-Inverno, respectivamente. Apesar da diminuição da taxa de ingestão dos metazooplânctontes no Outono-Inverno, prevista pelos dois modelos empíricos referidos, a redução das taxas de crescimento do fitoplâncton neste período aumentou de forma significativa o impacto estimado para este tipo de predadores.

No geral, as estimativas para o período de Primavera-Verão indicam impactos médios da advecção tidal, predação por metazoários planctónicos e predação pela comunidade bentónica de 5% produção. d^{-1} , 10% produção. d^{-1} .e 11-18% produção. d^{-1} , respectivamente. A remoção diária de ca. de 30% da produção do fitoplâncton no período de Primavera-Verão indica claramente que outros processos de remoção foram provavelmente importantes.

4.3.1.3 Predação do fitoplâncton pelo microzooplâncton

As experiências de crescimento e predação indicaram, de forma inequívoca, que a predação exercida pelos planctontes inferiores a 100 μm , que removeu em média $44\pm 9\%$ da produção fitoplanctónica particulada por dia, foi um importante processo de remoção no interior do sector oeste da Ria Formosa (ver Tab. III.11, Fig. 3.40). O impacto da predação foi claramente variável em função do grupo de fitoplâncton considerado, aspecto a discutir posteriormente. A importância do microzooplâncton foi inicialmente documentada em ambientes oligotróficos, onde a comunidade fitoplanctónica é dominada por células de dimensões reduzidas (ex.: Sherr *et al.*, 1986c) mas a sua importância tem sido referida para uma crescente diversidade de ambientes costeiros expostos e protegidos (Sherr *et al.*, 1991; Fileman & Burkill, 2001; Strom *et al.*, 2001; Calbet & Landry, 2004). De facto, de acordo com a revisão recente de Calbet & Landry (2004), baseada exclusivamente na técnica de diluição de Landry & Hassett (1992), o microzooplâncton consome, em média, entre 59 e 74% da produção primária em diversos sistemas marinhos. Porém, é importante enfatizar que a maior parte dos estudos utilizou a técnica de diluição, obviamente não isenta de problemas (Gallegos, 1989; Dolan *et al.*, 2000; Dolan & McKeon, 2004). Adicionalmente, na maior parte dos estudos (ver Tab. III.14), as estimativas do crescimento do fitoplâncton basearam-se na variação da concentração de clorofila *a*, pelo que estão sujeitas a processos de fotoadaptação (McManus, 1995), e as taxas de predação não foram corrigidas em função do aumento da densidade de predadores.

O impacto médio do microzooplâncton em sistemas costeiros protegidos é geralmente superior à remoção diária de 50% da produção fitoplanctónica (ver Tab. III.14). No presente estudo, o impacto médio da predação exercida pelo plâncton inferior a 100 μm sobre a produção fitoplanctónica particulada ($44\pm 9\% \cdot \text{d}^{-1}$) enquadrou-se nestes valores e foi superior às estimativas médias do impacto da advecção tidal ($<10\% \cdot \text{d}^{-1}$), da predação pela comunidade bentónica (ca. $11\text{-}18\% \cdot \text{d}^{-1}$) e da predação por metazoários planctónicos ($20\% \cdot \text{d}^{-1}$). A maior importância da predação do microzooplâncton ($<100\text{-}200 \mu\text{m}$) relativamente ao mesozoplâncton foi igualmente referida para vários sistemas costeiros expostos e protegidos (Capriulo & Carpenter, 1980; Dagg, 1985; Leakey *et al.*, 1992; Nielsen & Hansen, 1995; Nejtgaard *et al.*, 1997; Uitto *et al.*, 1997; Hansen *et al.*, 1999; Sautour *et al.*, 2000; Zhang & Wang, 2000). Porém, em alguns sistemas de profundidade reduzida com elevada densidade de bivalves, o impacto da comunidade bentónica pode eventualmente ser dominante (ver Murrell & Hollibaugh, 1998; Ruiz *et al.*, 1998; Le Pape *et al.*, 1999).

Apesar do microzooplâncton incluir o contributo de metazoários inferiores a 100 μm , em particular larvas de bivalves e *nauplii* de copépodes no período de Verão no caso da Ria Formosa (ver Capítulo II, Secção 2.2.10), a abundância notoriamente superior dos pro-

Tabela III.14 - Valores mínimo, máximo (min-max) e médio do impacto da predação exercida pelo microzooplâncton sobre a produção da comunidade ou de diferentes classes dimensionais de fitoplâncton (% produção fitoplanctónica removida.d⁻¹) estimados (*) ou avaliados experimentalmente, em diversos ambientes costeiros protegidos. NF: amostra não fraccionada; S: indica análise experimental de 3 a 4 estações do ano; CIL: ciliados; TINT: tintinídeos.

Sistema	Grupo	min-max	médio	R
Solent, Reino Unido*	TINT	-	60	1
Long Island Sound, EUA *	TINT	-	27	2
James Sound, Canada	< 160 µm	40 - 114	66	3
Baía de Narraganssett, EUA *	CIL	5 - 100 <10µm	62	4
Baía de Narraganssett, EUA *	TINT	-	26	5
			52 <10µm	
Estuário Rhode River, EUA	NF	87 - 104	95	6
Southampton Water, UK *	CIL	-	9 - 11	7
Southampton Water, UK *	TINT	-	15-18<10µm	7
S Baía de Chesapeake, EUA	< 202 µm	35 - 467	50-60	8
S Ria Formosa, Portugal	< 200 µm	17 - 95	55	9
Marsdiep, Wadden Sea, Holanda	NF	0 - 400	-	10
S Baía Hiroshima (Sta 2), Japão	< 200 µm	0 - 152 < 20µm 0 - 88 < 200µm	58 < 20µm 28 <200µm	11
Baía de Fourleague, EUA	< 202 µm	43 - 165	81	12
Estuário St. Lawrence, Canadá	< 160 µm	86 - 89	88	13
S Estuário Manukau Harbour, Nova Zelândia	< 200 µm	28 - 231 < 5µm 0 - 84 5-22µm	91 < 5µm 15 5-22µm	14
Estuário Kariega, África do Sul	< 200 µm	08 - 101 < 20µm 34 - 101 > 20 µm	49 <20 µm 53 >20 µm	15
S Estuário Rhode River, EUA	NF	-	77	16
Estuário de Mundaka, Espanha	< 200 µm	-	46 - 67	17
S Estuário de Mundaka, Espanha	< 20 µm	0 - 223	65	18
Baía de S. Francisco, EUA	< 200 µm	0 - 800	-	19
Estuário de Mundaka, Espanha	< 200 µm	0-90	46-67	20
S Baía de Mobile, EUA	< 210 µm	0 - 235	71 - 83	21
S N. Puget Sound, EUA	<100-200	0 - 161 0 - 271 < 8µm 0 - 77 > 8 µm	53 65 < 8µm 38 > 8 µm	22
Baía Great South, EUA	NF	73 - 247	123	23
Golfo do México, EUA	NF	16 - 81	51	24
Estuário de Urdaibai, Espanha	NF	17-128	64	25
Baías Great South e Peconic,EUA	NF	-	100	26
Santa Rosa Sound, Florida, EUA	<375 µm	0-114 92-133 <5µm 0-117 > 5µm	100 117 100	27
S W Ria Formosa (E.Laguna)	< 100 µm	11 - 72	44	28

Referências (R): (1) Burkill, 1982; (2) Capriulo & Carpenter, 1983; (3) Paranjape, 1987; (4) Verity, 1986a; (5) Verity, 1987; (6) Gallegos, 1989; (7) Leakey *et al.*, 1992; (8) McManus & Ederington-Cantrell, 1992; (9) Thiele-Gliesche, 1992; (10) Riegman *et al.*, 1993; (11) Kamyama, 1994; (12) Dagg, 1995; (13) Sime-Ngando *et al.*, 1995; (14) Gallegos *et al.*, 1996; (15) Froneman & McQuaid, 1997; (16) Gallegos & Jordan, 1997; (17) Ruiz, 1995 *in* Cotano *et al.*, 1998; (18) Cotano *et al.*, 1998; (19) Murrell & Hollibaugh, 1998; (20) Ruiz *et al.*, 1998; (21) Lehrter *et al.*, 1999; (22) Strom *et al.*, 2001; (23) Gobler *et al.*, 2002; (24) Murrell *et al.*, 2002; (25) Iriarte *et al.*, 2003; (26) Caron *et al.*, 2004; (27) Juhl & Murrell, 2005; (28) presente estudo.

tistas (ver Thiele-Gliesche, 1992) leva a associar o impacto do microzooplâncton à actividade dos protistas fagotróficos. Porém, pontualmente, a acção dos metazoários microplanctónicos pode ser equivalente ou superior à dos protistas (Verity, 1986a,b; Landry & Lorenzen, 1989). A comparação entre os impactos médios obtidos por Thiele-Gliesche (1992), 55% produção.d⁻¹ e no presente estudo (44% produção.d⁻¹) indica que a fracção <100 µm, claramente dominada por protistas fagotróficos, foi responsável pela maior parte do impacto do microzooplâncton (<200 µm) no interior do sector oeste da Ria Formosa.

A nível sazonal, o impacto da fracção inferior a 100 µm sobre a produção fitoplanctónica variou entre 11 e 72%.d⁻¹ e foi sempre igual (Inverno) ou superior às estimativas de impacto dos restantes processos de remoção. A elevada variabilidade do impacto da predação (7x) reflectiu, em parte, a ausência de relação entre as taxas de crescimento e de predação do fitoplâncton na Ria Formosa. Este desacoplamento, contrário à relação positiva geralmente referida para diversos sistemas marinhos (Verity, 1986a; Burkill *et al.*, 1987; Gifford, 1988; Gallegos, 1989; Strom & Welschmeyer, 1991; McManus & Ederington-Cantrell, 1992; Kamiyama, 1994; Strom & Strom, 1996; Froneman & McQuaid, 1997; Ruiz *et al.*, 1998; Lehrter *et al.*, 1999; Fileman & Burkill, 2001; Strom *et al.*, 2001; Verity *et al.*, 2002b; Juhl & Murrell, 2005), foi igualmente referido por Thiele-Gliesche (1992), Gallegos & Jordan (1997), Cotano *et al.* (1998) e Gaul & Antia (2001) e potencialmente, permitiu a ocorrência de variações de biomassa amplas.

Ao contrário da taxa de crescimento do fitoplâncton, a taxa de predação da fracção inferior a 100 µm no interior da Ria Formosa não apresentou uma sazonalidade marcada (ver Fig. 3.40) e não se relacionou com a abundância de protistas fagotróficos ou com a temperatura. Resultados similares foram igualmente referidos para diversos sistemas costeiros expostos (Gifford, 1988; Paranjape, 1990; Tamigneaux *et al.*, 1997) e protegidos (Gallegos *et al.*, 1996). Porém, a maior parte dos estudos refere taxas de predação do microzooplâncton superiores na Primavera-Verão e inferiores no Outono-Inverno, por vezes positivamente correlacionadas com a temperatura (Burkill *et al.*, 1993; 1995; Verity *et al.*, 2002a,b).

Na Ria Formosa, o impacto médio do plâncton inferior a 100 µm sobre a produção fitoplanctónica foi superior nas experiências de Outono (70%.d⁻¹) e Primavera (45-72%; 59%.d⁻¹), em particular no final da Primavera, e inferior no Verão (21-38%; 30%.d⁻¹) e Inverno (11-48; 30%.d⁻¹). A variação sazonal do impacto reflectiu a variabilidade da taxa de crescimento e da taxa de predação. A variação sazonal do impacto do microzooplâncton foi avaliada apenas num reduzido número de sistemas costeiros (ver Tabela III.14) onde, por vezes, a situação de Inverno foi notoriamente sub-avaliada (McManus & Ederington-Cantrell, 1992; Thiele-Gliesche, 1992; Gallegos & Jordan, 1997; Cotano *et al.*, 1998; Strom *et al.*, 2001). A análise destes estudos indica sistemas

onde a variação do impacto é definida especialmente pela variabilidade do crescimento do fitoplâncton e sistemas onde é definida pela variabilidade da taxa de predação. No primeiro caso, a localização dos impactos máximos é geralmente coincidente com períodos de reduzido crescimento (Outono-Inverno: Verity, 1986b; Paranjape *et al.*, 1996; Putland, 2000; Primavera-Verão: Paranjape, 1990; Tamigneux *et al.*, 1997) enquanto no segundo caso é coincidente com períodos de elevada taxa de predação, geralmente na Primavera-Verão (Gallegos & Jordan, 1997; Lehrter *et al.*, 1999; Verão: Neuer & Cowles, 1994; Cotano *et al.*, 1998; Verity *et al.*, 2002a; Odate & Imai, 2003; Verão-Outono: Thiele-Gliesche, 1992; Kamyama, 1994).

Apesar da existência de outras fontes de mortalidade, a relação positiva e significativa entre a abundância ou biomassa e a taxa de crescimento líquido da comunidade fitoplanctónica na Ria Formosa, igualmente referida por Verity (1986a,b), Putland (2000) e Odate & Imai (2003), parece indicar que a variação sazonal da biomassa fitoplanctónica reflectiu directamente a variação deste diferencial. A redução acentuada do impacto da fracção inferior a 100 μm sobre a produção particulada fitoplanctónica no período de Verão (21-38%.d⁻¹), associada à ocorrência de elevadas taxas de crescimento do fitoplâncton, podem explicar a ocorrência do “bloom” observado no interior da Ria Formosa neste período do ano.

No final da Primavera e Outono, o impacto total dos processos de remoção pareceu especialmente elevado (remoção total estimada: 99-107%.d⁻¹) e pode claramente justificar a ausência de “blooms” de fitoplâncton e o declínio da biomassa observado, em especial no Outono (ver Fig. 3.42 A). Neste período, só a acção dos protistas fagotróficos removeu diariamente 70% da produção particulada do fitoplâncton (ver Fig. 3.40). No Inverno, o impacto de predação pelo microzooplâncton (11-48%.d⁻¹), relativamente reduzido, adicionado ao impacto médio estimado para o metazooplâncton (29 \pm 5%.d⁻¹), permite uma estimativa média da remoção total relativamente inferior (ca. 59%.d⁻¹). Este facto, associado à reduzida taxa de crescimento do fitoplâncton, aparentemente condicionada pela limitação do crescimento pela intensidade luminosa, pode explicar os níveis de biomassa, mínimos mas pouco variáveis, observados neste período (ver Fig. 3.42).

Na ausência de dados de crescimento *in situ*, como ocorre na maior parte dos estudos, o período de declínio da biomassa fitoplanctónica, observado após Julho 1991 e 1992, poderia associar-se à limitação do crescimento por recursos (temperatura, I_m ou nutrientes). Porém, as taxas de crescimento observadas e previstas para o período de Agosto-Outubro, geralmente superiores a 0,04 h⁻¹ e equivalentes a tempos de duplicação máximos de 17 h, e a concentração de clorofila a (1,0-8,0 $\mu\text{g.L}^{-1}$), demonstram que a comunidade fitoplanctónica parece fortemente controlada por processos de remoção.

Para além de outros processos de remoção, como por exemplo a predação por peixes planctívoros ou omnívoros (ex.: mugilídeos, Almeida *et al.*, 1993), é importante relembrar que a estimativa de remoção por advecção tidal representa uma abordagem conservativa relativamente à situação de maré-viva. A estimativa do impacto da predação pela comunidade bentónica baseou-se numa taxa de filtração média entre 23 e 36 L.m⁻².h⁻¹ (Sprung *et al.*, 2001). Porém, valores máximos de 95 L.m⁻².h⁻¹ foram observados no período de Primavera-Verão (Mendonça, 1992). Assim, pontualmente, o potencial de remoção da comunidade bentónica pode ser cerca de três vezes superior ao estimado. A taxa de filtração associada a zonas de cultivo intensivo de *Ruditapes decussatus*, cuja taxa máxima de filtração ocorre no Verão (C. Rocha, 2004, comunicação pessoal), deverá ser superior. O impacto da predação exercida pelos protistas fagotróficos pode igualmente apresentar uma elevada variabilidade intra-estacional (Thiele-Gliesche, 1992; Gallegos & Jordan, 1997; Cotano *et al.*, 1998; Lehrter *et al.*, 1999; Strom *et al.*, 2001), avaliada de forma deficiente neste estudo.

Adicionalmente, é importante relembrar que o aumento do impacto da remoção relativamente ao previsto para a situação de Verão pode resultar não apenas da intensificação dos processos de perda mas igualmente da redução da taxa de crescimento do fitoplâncton (Cloern, 1996). Neste contexto, as taxas de crescimento previstas pelo modelo empírico para Agosto 1991 podem constituir uma sobreestimativa devido ao potencial agravamento da limitação por nutrientes, em particular após o “bloom” intenso de Julho 1991, e/ou ao elevado contributo de dinoflagelados microplactónicos (ver Fig. 3.31) que apresentam potenciais de crescimento notoriamente inferiores (Tang, 1995).

4.3.2 Dinâmica de grupos específicos de fitoplâncton

A Estação Laguna apresentou uma sucessão fitoplanctónica bem definida com abundâncias máximas de nanoflagelados plastídicos, em especial criptofíceas superiores a 5 µm, no início da Primavera, seguidas por *Mesodinium rubrum* e *Heterocapsa* em Junho, *Chaetoceros* e *Thalassiosira* (diatomáceas) em Junho e Julho, respectivamente, picofi-toplâncton eucariótico em Julho-Agosto, dinoflagelados dominados pelo gimnodinóide tipo 1 provavelmente tóxico em Agosto, *Scripsiella* em Setembro, *Synechococcus* em Outubro, *Prorocentrum triestinum* em Novembro e dinoflagelados gimnodinóides inferiores a 10 µm e flagelados plastídicos inferiores a 5 µm no período de Inverno (ver Fig. 3.31). A abundância dos grupos com máximos no Outono-Inverno correlacionou-se de forma negativa e significativa com a temperatura e I_m e a abundância dos grupos com máximos na Primavera-Verão relacionou-se positiva e significativamente com a temperatura, I_m e com a biomassa total de fitoplâncton. A abertura da Barra Nova do Ancão (ver Capítulo II, Fig. 2.1) parece não ter alterado de

forma notória este padrão sazonal. De facto, no período de Outubro 1998-Outubro 1999, a Estação Laguna apresentou uma sucessão não muito distinta, com abundâncias máximas de criptofíceas, diatomáceas e dinoflagelados no início, final da Primavera e Verão, respectivamente (S. Condinho, dados não publicados).

A amplitude de variação sazonal do microfitoplâncton, constituído maioritariamente por diatomáceas e dinoflagelados, foi muito superior à dos fitoplanctontes de menores dimensões. Assim, os “blooms” observados neste estudo (Julho 1991 e 1992) resultaram do aumento da biomassa destes grupos, facto geralmente observado em vários ambientes costeiros temperados (exs.: Cushing, 1989; Cermeno *et al.*, 2003). Alguns estudos justificam os “blooms” de microfitoplâncton devido ao maior tempo de resposta dos seus predadores quando comparado com a resposta rápida dos principais predadores das classes dimensionais menores, os protistas fagotróficos (Welschmewyer *et al.*, 1991; Riegman *et al.*, 1993; Brussard *et al.*, 1995; Gallegos *et al.*, 1996). De facto, os grupos de fitoplâncton que atingem biomassas superiores a 100 $\mu\text{gC.L}^{-1}$ (diatomáceas, dinoflagelados, cocolitoforídeos, colónias de *Phaeocystis*) são geralmente resistentes à predação pelo microzooplâncton (ver Irigoien *et al.*, 2004, 2005).

Na ausência de dados de crescimento específico, a sucessão observada parece enquadrar-se na sucessão proposta por Margalef (1978) que prevê a substituição de células pequenas, estratégias tipo r com elevado potencial de crescimento (flagelados, diatomáceas nanoplanctónicas), por células de dimensões superiores (diatomáceas e dinoflagelados), estratégias tipo K, com maior capacidade competitiva em condições nutricionalmente desfavoráveis. Todavia, os dados de crescimento não suportaram este facto dado que foram exactamente as diatomáceas o grupo com maior taxa de crescimento *in situ* (ver Tab. III.9). De facto, as espécies dominantes no final da Primavera-Verão são claramente características da fase I da sucessão (ver Smayda, 1980). O aumento da abundância de dinoflagelados (elementos da fase II, ver Kilham & Kilham, 1980), em Agosto, após o máximo de diatomáceas, está de acordo com o previsto por Margalef (1978). Assim, a comunidade fitoplanctónica no interior do sector oeste da Ria Formosa parece permanecer numa longa fase tipo I e, pontualmente, no Verão, apresentar algumas características da fase II. As espécies características das fases III e IV (ver Kilham & Kilham, 1980) nunca foram muito abundantes. De facto, a Ria Formosa não constitui um ambiente clássico a nível de aplicação deste modelo de sucessão dado que é um sistema permanentemente misturado, cujas alterações nutricionais frequentes podem manter o sistema nas fases iniciais da sucessão (ex.: Kilham & Kilham, 1980; Ornlsofotir *et al.*, 2004).

No geral, a nível da biomassa, a comunidade fitoplanctónica foi dominada por nanofitoplanctontes superiores a 5 μm na Primavera, por microfitoplâncton e picofitoplâncton eucariótico no final da Primavera-Verão e por nanofitoplanctontes

inferiores a 5 μm no Outono-Inverno (ver Fig. 3.31). Este padrão sazonal foi claramente distinto do geralmente associado a ambientes estuarinos e lagunares de clima temperado, com dominância de classes dimensionais superiores, geralmente diatomáceas, na Primavera e/ou Outono e classes dimensionais inferiores, geralmente flagelados e picofitoplâncton, no período de Verão (Durbin *et al.*, 1975; McCarthey *et al.*, 1975; Malone, 1976; Malone, 1977a, b; Burkill, 1982; Bruno *et al.*, 1983; Furnas, 1983; Lively *et al.*, 1983; Cole *et al.*, 1986; Verity, 1986a, 1987; Vaultot & Frisoni, 1986; Malone *et al.*, 1988, 1991; Madariaga & Orive, 1989; McManus & Ederington-Cantrell, 1992; Kamiyama, 1994; Glibert *et al.*, 1995; Gallegos *et al.*, 1996; Lonsdale *et al.*, 1996; Tremblay *et al.*, 1997; Lewitus *et al.*, 1998; Estações II e III, Sin *et al.*, 2000; Rodriguez *et al.*, 2003; Murrell & Lores, 2004; Ornlfsdottir *et al.*, 2004a). Em paralelo, a relação positiva entre os contributos das classes superior ($>20 \mu\text{m}$) e inferior ($<2 \mu\text{m}$), com máximos no Verão e mínimos no Inverno em ambos casos, contrasta com a relação geralmente inversa referida para diversos sistemas marinhos (Gin *et al.*, 2000; Rodriguez *et al.*, 2003).

Porém, alguns sistemas estuarinos misturados apresentam um padrão oposto ao clássico e similar ao observado no interior da Ria Formosa, com contribuições máximas de diatomáceas e/ou microfitoplâncton no Verão e de flagelados ou classes dimensionais inferiores no Inverno e/ou Primavera (Hannah & Boney, 1983; Quéguiner & Tréguer, 1984; Madariaga & Orive, 1989; Mallin *et al.*, 1991; McManus & Ederington-Cantrell, 1992; Abreu *et al.*, 1994b; Roy *et al.*, 1996; Ball *et al.*, 1997; Collos *et al.*, 1997; Caroppo, 2000; Gilabert, 2001a; Facca *et al.*, 2002; Nuccio *et al.*, 2003). De acordo com Ning *et al.* (2000), esta sucessão pode reflectir a menor limitação por nutrientes nestes sistemas.

No geral, este padrão pode dever-se ao favorecimento do crescimento das várias classes dimensionais em diferentes fases do ciclo anual (ex.: Furnas, 1983; Levasseur *et al.*, 1984; Andersson *et al.*, 1994), a variações da biomassa de cada grupo independentes do crescimento (ex.: Cole *et al.*, 1986) ou à interacção entre os dois processos (ex.: Durbin *et al.*, 1975; Malone, 1977b; Verity, 1986a; Tamigneaux *et al.*, 1995, 1999). No presente estudo, a quantificação das taxas de crescimento de grupos específicos de fitoplâncton e da sua predação pelo microzooplâncton ($< 100 \mu\text{m}$) permitiu avaliar estas hipóteses de forma mais adequada, e para grupos específicos de fitoplâncton. No geral, a dinâmica do picofitoplâncton, nanofitoplâncton e microfitoplâncton no interior do sector oeste da Ria Formosa reflectiu essencialmente o comportamento do picofitoplâncton eucariótico, nanoflagelados plastídicos e diatomáceas, respectivamente.

4.3.2.1 *Synechococcus*

As cianobactérias *Synechococcus* representaram, em média, apenas 2% da biomassa de fitoplâncton e cerca de 1% da produção fitoplanctónica particulada. A sua abundância

na Estação Laguna, inferior à observada na Estação Barra, foi significativamente superior em situação de preia-mar e em maré-viva. Estes factos parecem indicar que estas cianobactérias foram importadas a partir da zona costeira adjacente à Ria Formosa. É interessante referir que a variabilidade associada ao ciclo quinzenal de maré foi particularmente forte no período de Julho-Agosto (ver Fig. 3.19 A), geralmente caracterizado por intensa estratificação da coluna de água (Afonso Dias, 1996a) e reduzida concentração de macronutrientes inorgânicos (Pisarra *et al.*, 1993; Cavaco *et al.*, 1995) na plataforma continental algarvia. Nesta situação, a ocorrência de abundâncias superiores em maré-viva pode ter reflectido o aumento da concentração de nutrientes geralmente associado ao aumento da turbulência (Roden, 1994; Sin *et al.*, 1999).

As cianobactérias apresentaram abundâncias mínimas na Primavera e máximas no período de Setembro-Outubro e Janeiro e correlacionaram-se negativa e significativamente com a temperatura e I_m . O padrão sazonal obtido foi claramente distinto do geralmente associado a vários ambientes costeiros protegidos (Waterbury *et al.*, 1986; Caron *et al.*, 1991; Malone *et al.*, 1991; Leakey *et al.*, 1992; Affronti & Marshall, 1994; Iriarte & Purdie, 1994; Lewitus *et al.*, 1998; Pinckney *et al.*, 1998; Rodriguez *et al.*, 2003; Murrell & Loes, 2004; Ornoildsdóttir *et al.*, 2004; Sorokin *et al.*, 2004), que apresenta abundâncias máximas no Verão, mínimas no Inverno e uma relação geralmente significativa e positiva entre a abundância de *Synechococcus* e a temperatura.

Porém, apesar de menos numerosos, alguns estuários exibem abundâncias máximas de cianobactérias no Outono (Waterbury *et al.*, 1986; Shapiro & Haugen, 1988; Vaquer *et al.*, 1996; Philips *et al.*, 2000) ou Inverno (Caroppo, 2000; Agawin *et al.*, 2003; Cermenon *et al.*, 2003). Este padrão foi associado à ocorrência de um grupo de *Synechococcus* característico de água fria (Shapiro & Haugen, 1988), hipótese pouco provável para a Ria Formosa, ao menor impacto da predação (Shapiro & Haugen, 1988) e à maior disponibilidade de nutrientes (Waterbury *et al.*, 1986; Agawin *et al.*, 2003) neste período.

Regulação directa do crescimento

No caso da Ria Formosa, a taxa de crescimento *in situ* de *Synechococcus* foi positiva apenas entre o final do Verão e Inverno ($0,7-1,0 \text{ d}^{-1}$), isto é, para valores de I_m inferiores a $300 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Com excepção da experiência de Setembro 1992, os períodos de crescimento positivo de *Synechococcus* coincidiram com abundâncias elevadas no interior da Ria Formosa, em particular em situação de baixa-mar (ver Fig. 3.19 A). Na experiência de Novembro 1991, a ampla variabilidade diária na frequência de células em divisão e a ocorrência de valores mínimos no início da manhã ($16,1\pm 2,1\%$, $8,5-23,8\%$)

e máximos a meio do dia ($34,0 \pm 3,4\%$, $21,1-43,3\%$) foi similar à referida em estudos anteriores (Campbell & Carpenter, 1988; Pick & Bérubé, 1992; Ayukai, 1996; Agawin & Agusti, 1997; Sherry & Wood, 2001; Tsai *et al.*, 2005), e indicou uma população em crescimento activo (Waterbury *et al.*, 1986). As taxas de crescimento *in situ* foram similares às referidas para vários sistemas marinhos (Campbell & Carpenter, 1986; Carpenter & Campbell, 1988; Furnas, 1991; Nakamura *et al.*, 1993; Affronti & Marshall, 1994; Reckermann & Veldhuis, 1997; Agawin *et al.*, 1998; Lessard & Murrell, 1998; Murrell & Hollibaugh, 1998; Crosbie & Furnas, 2001; Gobler *et al.*, 2002; Agawin *et al.*, 2003; Chang *et al.*, 2003a; Juhl & Murrell, 2005).

Ao contrário das relações positivas entre a temperatura e a taxa de crescimento *in situ* de *Synechococcus* (Waterbury *et al.*, 1986; Carpenter & Campbell, 1988; Malone *et al.*, 1991; ver Kuosa, 1991; Affronti & Marshall, 1994; Andersson *et al.*, 1994; Agawin *et al.*, 1998; Kuhl & Murrell, 2005), a temperatura não pareceu uma variável importante na regulação do seu crescimento na Ria Formosa. Porém, a intensidade luminosa parece ter-se relacionado positiva e linearmente com o crescimento para níveis entre 100 e 300 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (ver Fig. 3.39). A limitação do crescimento de *Synechococcus* pela intensidade luminosa foi de facto referida em diversos sistemas marinhos (Campbell & Carpenter, 1986; Waterbury *et al.*, 1986; Ray *et al.*, 1989; Modigh *et al.*, 1996; Agawin & Agusti, 1997; Agawin *et al.*, 2003), por vezes mesmo durante o Verão (Campbell & Carpenter, 1986; Ray *et al.*, 1989; Agawin & Agusti, 1997).

Todavia, a não detecção de crescimento *in situ* para valores de I_m superiores foi surpreendente. Estes resultados poderiam resultar de uma fotoinibição intensa para níveis superiores a 300 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. De facto, Platt *et al.* (1983), Philips & Badylak (1996) e Lewitus *et al.* (2004) referem a fotoinibição de *Synechococcus* ou da comunidade picoplancónica a partir de intensidades entre 60 e 300 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ e Waterbury *et al.* (1986) e Jacquet *et al.* (1998) referem a sua ocorrência em sistemas com reduzida profundidade de mistura. De facto, apesar de geralmente considerado um grupo com intensidades de saturação reduzidas (20-100 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$: Morris & Glover, 1981; Campbell & Carpenter, 1986; Andersson *et al.*, 1994; Philips & Badylak, 1996; Binder & Liu, 1998; Timmermans *et al.*, 2005), algumas estirpes de *Synechococcus* são notoriamente saturadas com intensidades superiores (142-207 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$: Kana & Glibert, 1987; Moore *et al.*, 1995; Six *et al.*, 2004). A intensidade de saturação de *Synechococcus* pode variar sazonal (Fahnestiel *et al.*, 1991), diária e espacialmente (Joint *et al.*, 1986; Malinsky-Rushansky *et al.*, 1997; Uysal, 2000), podendo atingir valores superiores a 600 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Prézelin *et al.*, 1987). Em paralelo, vários estudos referem a ausência de fotoinibição para intensidades entre 250 e 2000 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Joint & Pomroy, 1986; Kana & Glibert, 1987; Fahenstiel *et al.*, 1991; Moore *et al.*, 1995; Binder & Liu, 1998).

Para além da intensidade luminosa, outros factores podem eventualmente contribuir, isoladamente ou em associação, para a ocorrência de crescimentos reduzidos de *Synechococcus*. A influência da reduzida concentração de macronutrientes inorgânicos no período de Primavera-Verão (Newton & Mudge, 2005) parece pouco provável dado que o crescimento do picofitoplâncton marinho satura com concentrações relativamente reduzidas de macronutrientes inorgânicos (ver Agawin *et al.*, 2000b; Crosbie & Furnas, 2001). Apesar da ocorrência deste tipo de limitação em diversos ambientes marinhos (Ferrier-Pagès & Rassoulzadegan, 1994; Lewitus *et al.*, 1998; Stal *et al.*, 1999; Agawin *et al.*, 2000b; Rodriguez *et al.*, 2000; Agawin *et al.*, 2003; Chan *et al.*, 2003; Gobler *et al.*, 2004b), parece pouco provável que impedisse por completo o crescimento das cianobactérias e permitisse o crescimento máximo de diatomáceas.

Hipóteses alternativas para explicar este facto podem basear-se na limitação do crescimento por micronutrientes necessários em concentrações superiores no caso de *Synechococcus*, como por exemplo o ferro (Timmermans *et al.*, 2005). De facto, a limitação de *Synechococcus* pela biodisponibilidade de ferro foi demonstrada experimentalmente em ambientes marinhos expostos (Nakamura *et al.*, 1993; Stal *et al.*, 1999; Wells, 1999) e protegidos (Kawaguchi *et al.*, 1997; Lewitus *et al.*, 2004). Na Primavera-Verão, período com reduzida pluviosidade e onde a produção primária e a actividade dos metazoários planctónicos e bentónicos são superiores na Ria Formosa, a produção de quelantes tipo porfirina, não utilizados eficientemente pelos procariotas (Hutchins *et al.*, 1999), pode diminuir a disponibilidade de ferro para os procariotas e favorecer fitoplanctontes eucariotas. Porém, mais uma vez, parece pouco provável que esta limitação impedisse por completo o crescimento de *Synechococcus*.

A ocorrência de um inibidor do crescimento ao qual *Synechococcus* seja mais sensível que os restantes fitoplanctontes, como por exemplo o cádmio (ver Payne & Price, 1999) ou o cobre (Brand *et al.*, 1986), pode igualmente justificar períodos de crescimento nulo. O cobre foi sugerido para explicar a reduzida abundância de *Synechococcus* no interior de uma laguna costeira pouco profunda (Vaquer *et al.*, 1996), a sua distribuição espacial em ambientes costeiros confinados (Moffett *et al.*, 1997) ou a distribuição vertical de espécies ou ecotipos de cianobactérias em ambientes oceânicos (Mann *et al.*, 2002).

No caso da Ria Formosa, o cobre é utilizado intensamente em culturas de citrinos e em tintas anti-criptogâmicas aplicadas em embarcações. Na Ria Formosa, a concentração de cobre no sedimento é relativamente elevada (10-60 $\mu\text{gCu.g DW}^{-1}$) e a sua dinâmica parece indicar a rápida libertação para a coluna de água (Padinha *et al.*, 2000; Caetano *et al.*, 2002). Na coluna de água, a concentração de cobre dissolvido é inferior a 80 nM (Sobral, 1995; M. Falcão, comunicação pessoal, 2004) e apresenta um valor médio de 32 nM (OSPAR Commission, 2000). Apesar da inexistência de informação sobre a especiação deste metal na Ria Formosa, concentrações de cobre da mesma ordem de

grandeza das referidas para a Ria Formosa estão associadas a concentrações de Cu^{2+} livre superiores às que inibem por completo o crescimento de *Synechococcus* (ca. 0,01 nM, ver Moffett *et al.*, 1997). Assim, em ambientes como a Ria Formosa, com reduzida abundância de *Synechococcus* e intenso hidrodinamismo, a taxa de produção de quelantes específicos pode ser insuficiente relativamente aos processos de mistura da coluna de água (Moffett *et al.*, 1997). A ocorrência de taxas de crescimento nulas para valores de I_m inferiores a $300 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ pode reflectir uma interacção sinérgica entre a toxicidade do cobre e a intensidade luminosa, previamente descrita para as cianobactérias (Moffett *et al.*, 1990; Ray *et al.*, 1995; Moran *et al.*, 2000). O teste desta hipótese requer obviamente o estudo da especiação do cobre e da taxa de crescimento *in situ* de *Synechococcus* antes e após a remoção experimental de Cu^{2+} .

Outros factores, como por exemplo a regulação alelopática, podem porventura, explicar crescimentos nulos de *Synechococcus*. Neste contexto, é interessante referir que, com excepção da experiência de Setembro 1991, a ocorrência de crescimentos nulos de *Synechococcus* coincidiu com abundâncias e taxas de crescimento *in situ* relativamente elevadas do picofitoplâncton eucariótico. De facto, a abundância destes grupos correlacionou-se de forma negativa e significativa ao longo do ciclo anual de amostragem ($p < 0,001$). Porém, este tipo de relação, igualmente referido para ambientes estuarino-lagunares dominados por “blooms” de prasinofíceas (Vaquer *et al.*, 1996) ou pelagofíceas picoplanctónicas (Sieburth *et al.*, 1988; Gobler *et al.*, 2002, 2004), pode reflectir outros processos para além de uma relação alelopática (Bricelj & Lonsdale, 1997).

Regulação da biomassa

Devido à dimensão reduzida de *Synechococcus*, os metazoários pelágicos e bentónicos são geralmente considerados pouco importantes enquanto os protistas fagotróficos são considerados os principais predadores. Dentro destes, os nanoflagelados aplastídicos (ver Joint, 1986 e Weisse, 1993) e nanociliados (Sherr *et al.*, 1986a; Sherr & Sherr, 1987; Rassoulzadegan *et al.*, 1988) e alguns tintinídeos (Bernard & Rassoulzadegan, 1993) são considerados particularmente importantes. Porém, o impacto médio da predação pelo microzooplâncton inferior a $100 \mu\text{m}$ na Ria Formosa não foi significativo (ver Fig. 3.40). Este resultado foi consubstanciado pela observação pouco frequente de protistas fagotróficos com *Synechococcus* em vacúolos digestivos na Estação Laguna.

Tal como na Ria Formosa, a ocorrência de reduzidos impactos do microzooplâncton sobre *Synechococcus* (Landry *et al.*, 1984; Caron *et al.*, 1991; Kuosa, 1991; Kuoppo-Leinikki *et al.*, 1994; Ayukai, 1996; Veldhuis *et al.*, 1997; Lessard & Murrell, 1998; Murrell & Hollibaugh, 1998; Dolan & Simek, 1999; Christaki *et al.*, 2001; Gaul & Antia, 2001; Brown *et al.*, 2002; Sommer *et al.*, 2002a; Chang *et al.*, 2003a) ou variáveis entre

valores extremos (Iturriaga & Mitchell, 1986; McManus & Ederington-Cantrell, 1992; Waterhouse & Welschmeyer, 1995; Verity *et al.*, 1996; Lewitus *et al.*, 1998; Samuelsson & Andersson, 2003) foi igualmente referida para vários sistemas marinhos. De facto, *Synechococcus* é claramente uma presa não preferencial para alguns protistas fagotróficos (Verity & Villareal, 1986; Verity, 1988; Caron *et al.*, 1991).

Porém, inúmeros estudos referem taxas de crescimento de *Synechococcus* basicamente similares às taxas de predação exercida por protistas fagotróficos ou pelo microzooplâncton (; Kudoh *et al.*, 1990; Fahnenstiel *et al.*, 1991; Ning & Vaultot, 1992; Burkill *et al.*, 1993b; Kuuppo-Leinikki *et al.*, 1994; Liu *et al.*, 1995; Reckermann & Verdhuis, 1997; Agawin *et al.*, 1998; Brown *et al.*, 1999; Agawin *et al.*, 2000b; Gobler *et al.*, 2002; Caron *et al.*, 2004; Kuhl & Murrell, 2005). O impacto do microzooplâncton sobre *Synechococcus*, significativo apenas em Fevereiro 1992 ($60\% \cdot d^{-1}$), pode explicar parte da diminuição da abundância observada neste período (ver Fig. 3.19 A). Contudo, no interior da Ria Formosa, a dinâmica sazonal deste grupo parece claramente controlada pela taxa de crescimento e reflectir a importação a partir da zona costeira adjacente.

4.3.2.2 Picofitoplâncton eucariótico

O picofitoplâncton eucariótico representou, em média, 11% e 14% da biomassa e produção particulada do fitoplâncton na Estação Laguna, respectivamente. No interior da Ria Formosa, o picofitoplâncton eucariótico foi completamente dominado por um único morfotipo. Esta aparente reduzida diversidade está de acordo com o referido por Vaultot *et al.* (2002) e Not *et al.* (2004) para o picofitoplâncton eucariótico. As características morfológicas destas células permitiram a sua associação a diversos agrupamentos taxonómicos (ver Secção 3.1.2.1.2). Porém, é interessante referir que as características morfológicas destes picoplanctontes, em conjunto com a sazonalidade, relação inversa com *Synechococcus* e associação entre o “bloom” (Agosto 1991, 369×10^6 células.L⁻¹) e elevada mortalidade de moluscos bivalves, que causou a primeira interdição de apanha na Ria Formosa (Agosto, 1991), coincidem, de forma notória, com as características associadas à pelagofícea *Aureococcus anophagefferens* (Sieburth *et al.*, 1988; Bricelj & Lonsdale, 1997). Todavia, o “bloom” do picofitoplâncton eucariótico em Junho 1992 (200×10^6 células.L⁻¹), embora menos intenso, não se associou à mortalidade de bivalves. Em estudos futuros, a aplicação de técnicas imunológicas ou moleculares específicas poderá permitir a identificação deste picofitoplanctonte (Probyn *et al.* 1991; Biegala *et al.*, 2003).

O picofitoplâncton eucariótico apresentou uma variação unimodal ampla (225x) com valores de abundância máximos na Primavera-Verão (369×10^6 células.L⁻¹) e mínimos no Inverno (ver Fig. 3.21 A). Densidades desta ordem de grandeza foram observadas apenas durante “blooms” de pasinofíceas (Vaquer *et al.*, 1996; O’Kelly *et al.*, 2003) ou

pelagófitas (Bricelj & Lonsdale, 1997). No geral, este padrão sazonal reflectiu a variação da taxa de crescimento *in situ*, com valores superiores no período de Primavera-Verão e valores mínimos no Outono-Inverno. Os estudos do picofitoplâncton eucariótico, em número notoriamente reduzido, indicam ciclos sazonais sem padrão definido (Ferrier-Pagès & Rassoulzadegan, 1994) ou abundâncias e biomassas máximas na Primavera (Thronsen, 1978), Verão (Odate, 1989; Iriarte & Purdie, 1994; Tamigneaux *et al.*, 1995; Vaquer *et al.*, 1996; Campbell *et al.*, 1998; Ansotegui *et al.*, 2003; Not *et al.*, 2004) ou na transição Verão-Outono (Kuosa, 1991). As abundâncias máximas de picofitoplâncton eucariótico no Verão são geralmente associadas à sua elevada capacidade competitiva perante concentrações reduzidas de nutrientes, ao aumento da temperatura e I_m (Tamigneaux *et al.*, 1995; Vaquer *et al.*, 1996), à diminuição da densidade dos seus predadores ou à selecção negativa deste grupo por predadores planctónicos ou bentónicos (Riegman *et al.*, 1993; Iriarte & Purdie, 1994; Vaquer *et al.*, 1996).

No caso particular dos “blooms” estivais de pelagófitas (*brown tides*), observados em diversos sistemas costeiros protegidos na costa este dos EUA (*Aureoumbra lagunensis*: Buskey *et al.*, 1998; *Aureococcus anophagefferens*: Sieburth *et al.*, 1988; Bricelj & Lonsdale, 1997; Gobler *et al.*, 2004a; Nuzzi & Waters, 2004) e na África do Sul (Probyn *et al.*, 2001) foram apresentadas hipóteses explicativas adicionais. Entre estas, destacam-se a utilização de matéria orgânica dissolvida (Gobler & Sanudo-Wilhelmy, 2001; Lomas *et al.*, 2004), o favorecimento pelo aumento da salinidade e do tempo de residência (Buskey *et al.*, 1998; Bricelj & Lonsdale, 1997), a diminuição da actividade dos predadores (Buskey *et al.*, 1997; Jakobsen *et al.*, 2001; Sieracki *et al.*, 2004) e a selecção negativa por predadores pelágicos (Lonsdale *et al.*, 1996; Gobler *et al.*, 2002; Caron *et al.*, 2004). A dinâmica desta espécie demonstra claramente que os mecanismos de redução da concentração de nutrientes, geralmente aplicados para minimizar o impacto da eutrofização cultural, podem também potenciar a ocorrência de “blooms” prejudiciais (Nuzzi & Waters, 2004).

Regulação do crescimento

A taxa de crescimento *in situ* do picofitoplâncton eucariótico variou entre valores abaixo do limite de detecção e $2,6 \text{ d}^{-1}$, registados no Outono e final da Primavera, respectivamente. No geral, estes valores são similares aos referidos para o crescimento *in situ* da comunidade de picofitoplâncton eucariótico, picoflagelados, ultrafitoplâncton eucariótico (Ferrier-Pagès & Rassoulzadegan, 1994; Reckermann & Veldhuis, 1997; Ferrier-Pagès & Gattuso, 1998; Brown *et al.*, 1999; Crosbie & Furnas, 2001; Samuelsson & Andersson, 2003; Saito *et al.*, 2005) ou de taxa específicos (Landry *et al.*, 1984; Verity *et al.*, 1996; Latasa *et al.*, 1997; Evans *et al.*, 2003; Caron *et al.*, 2004). Contudo, são superiores aos valores médios referidos para diversos ambientes marinhos (Furnas,

1991; Strom & Welschmeyer, 1991; Goericke, 1998; Gobler *et al.*, 2002) e superiores às taxas máximas de crescimento referidas para diversos picoplanctontes eucariotas (0,23-1,20 d⁻¹, 20-25°C; Iriarte & Purdie, 1993; Buskey *et al.*, 1998; Jacquet *et al.*, 2001; MacIntyre *et al.*, 2004; Timmermans *et al.*, 2005).

As taxas de crescimento representaram entre 0 e 89% das taxas máximas previstas pelo modelo de Tang (1995), registados em Novembro 1991 e Junho 1992, respectivamente, e exibiram uma variação sazonal pouco definida. De facto, taxas de crescimento relativamente elevadas, superiores a 1,0 d⁻¹, foram observadas para condições de temperatura (13-26 °C) e I_m (200-350 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) muito variáveis. Para valores de I_m inferiores o crescimento foi inferior a 0,5 d⁻¹, facto que pode reflectir o papel regulador da intensidade luminosa. No geral, a intensidade luminosa de saturação para diversos picofitoplanctontes é inferior a 100 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ e não foram observadas evidências de fotoinibição (Shapiro & Guillard, 1986; Buskey *et al.*, 1998; MacIntyre *et al.*, 2004; Timmermans *et al.*, 2005). O decréscimo relativo na taxa de crescimento entre o final da Primavera e o Verão pode representar o resultado da diminuição da concentração de nutrientes neste período (Newton & Mudge, 2005), associada à reduzida capacidade de armazenamento intracelular neste grupo (Shapiro & Guillard, 1986). A limitação do crescimento do picofitoplâncton eucariótico no período de Verão foi igualmente sugerida por Ferrier-Pagès & Rassoulzadegan (1994).

Regulação da biomassa

Na Ria Formosa, a taxa de predação exercida pelo plâncton inferior a 100 μm correlacionou-se positiva e significativamente com a taxa de crescimento do picofitoplâncton eucariótico ($p < 0,05$). Este grupo removeu, em média, 77% (21-95%.d⁻¹) da produção particulada por dia. Os valores obtidos enquadram-se nas estimativas referidas para vários sistemas marinhos (Verity & Vernet, 1992; Samuelsson & Andersson, 2003) e no impacto médio do microzooplâncton sobre a comunidade ou grupos específicos de picofitoplâncton eucariótico ($> 70\% \cdot \text{d}^{-1}$: Strom & Welschmeyer, 1991; Verity *et al.*, 1996; Reckermann & Veldhuis, 1997; Brown *et al.*, 1999; Gobler *et al.*, 2002; Caron *et al.*, 2004).

O impacto da predação exercida por nanoflagelados applastídicos ($< 10 \mu\text{m}$) e por planctontes com dimensões entre 10 μm e 100 μm , dominados por ciliados, não foi significativamente distinto. De facto, os nanoflagelados applastídicos e os ciliados são considerados os principais predadores do picofitoplâncton (Verity & Vernet, 1992; Bernard & Rassoulzadegan, 1993; Reckerman & Veldhuis, 1997; Samuelsson & Andersson, 2003; Caron *et al.*, 2004).

O impacto do plâncton inferior a 100 μm sobre a produção do picofitoplâncton eucariótico foi inferior a $80\% \cdot \text{d}^{-1}$ apenas numa experiência e foi superior a $90\% \cdot \text{d}^{-1}$ no Verão. Estes resultados indicaram claramente que este processo pode controlar a dinâmica sazonal do picofitoplâncton eucariótico, independentemente do seu crescimento. A redução notória da abundância de nanoflagelados aplastídicos em Junho 1991 (ver Fig. 3.12) pode ter possibilitado o aumento da abundância de picofitoplâncton eucariótico. Em Junho 1992, o aumento notório da taxa de crescimento, associado à taxa de crescimento líquido máxima (ca. $0,05 \text{ h}^{-1}$) antecedeu um período de claro aumento da abundância deste grupo (ver Fig. 3.21 A).

Em Janeiro 1993, a taxa de crescimento líquida relativamente elevada ($0,035 \text{ h}^{-1}$) associada à abundância reduzida de picofitoplâncton eucariótico pode indicar a importância de outros processos de perda, independentes dos protistas fagotróficos. De acordo com Sieburth *et al.* (1988) e O'Kelly *et al.* (2003), a acção dos vírus pode constituir um importante mecanismo de remoção. Contudo, dado que é um mecanismo dependente da densidade do hospedeiro, não parece provável que constitua uma explicação para uma situação de Inverno. Outros mecanismos de remoção, como a predação por fases larvares (Gallager *et al.*, 1994; Baldwin & Newell, 1995; Raby *et al.*, 1997) ou a acção de alguns componentes da comunidade bentónica (Jordana *et al.*, 2001; Cerrato *et al.*, 2004; Nuzi & Waters, 2004), parece igualmente pouco provável no período de Inverno (Chícharo, 1996).

A análise comparada da dinâmica sazonal dos dois grupos de picofitoplâncton, *Synechococcus* e picoeucariotas, revelou de forma clara a importância da variabilidade do crescimento *in situ* e da predação. Assim, na Primavera-Verão a dominância relativa de picoeucariotas resultou claramente do diferencial de crescimento entre os dois grupos. Porém, no Outono-Inverno, período onde as diferenças a nível do crescimento não foram significativas, o impacto significativamente inferior do microzooplâncton sobre *Synechococcus* pode ter permitido a sua dominância relativa. Estes resultados contrastam claramente com os referidos para sistemas lagunares dominados por “blooms” de pelagofíceas. Neste caso, não existem diferenças a nível do crescimento entre os dois grupos e *Synechococcus* é predado mais intensamente pelo microzooplâncton (Gobler *et al.*, 2002; Caron *et al.*, 2004).

4.3.2.3 Flagelados plastídicos

Os flagelados plastídicos representaram, em média, 48% e 43% da biomassa e produção particulada do fitoplâncton na Estação Laguna, respectivamente. No geral, a amplitude de variação sazonal da abundância de flagelados plastídicos (15x), dominados por criptofíceas, foi relativamente reduzida, especialmente quando comparada com a dos restantes grupos. A estabilidade relativa dos flagelados (Lively *et al.*, 1983; Levasseur

et al., 1984; Quéguiner & Tréguer, 1984; Roy *et al.*, 1996; Rodriguez *et al.*, 2000, 2003) ou de classes dimensionais de menores dimensões foi igualmente referida para vários sistemas costeiros protegidos (Durbin *et al.*, 1975; Hannah & Boney, 1983; Lively *et al.*, 1983; Gallegos *et al.*, 1996; Roy *et al.*, 1996; Tamigneaux *et al.*, 1997; Tolomio *et al.*, 1999; Caroppo, 2000; Ning *et al.*, 2000; Sin *et al.*, 2000; Strom *et al.*, 2001; Ansotegui *et al.*, 2003; Cermeno *et al.*, 2003; Rodriguez *et al.*, 2003). Alguns estudos referem uma variabilidade sazonal do nanofitoplâncton relativamente elevada (Cole *et al.*, 1986; Abreu *et al.*, 1994b; Lonsdale *et al.*, 1996; Lewitus *et al.*, 1998; Murrell & Lores, 2004) embora, por vezes, este inclua diatomáceas nanoplanctónicas responsáveis pela ocorrência de “blooms” (Cole *et al.*, 1986; Abreu *et al.*, 1994b; Murrell & Lores, 2004). A reduzida variação sazonal dos flagelados reflectiu, sem dúvida, um acoplamento intenso entre os processos de crescimento e remoção, independentemente da sua intensidade absoluta.

Os flagelados plastídicos apresentaram abundâncias máximas no início da Primavera (15×10^6 células.L⁻¹) e Verão e uma elevada variabilidade inter-semanal na Primavera, em ambos os ciclos anuais (ver Fig. 3.22 A). A ocorrência de abundâncias máximas de flagelados plastídicos na Primavera (Furnas, 1983; Cadeé & Hegeman, 1991; Thompson, 1998; Tolomio *et al.*, 1999; Gilabert, 2001a; Rodriguez *et al.*, 2003) ou no Verão (Hannah & Boney, 1983; Lively *et al.*, 1983; Lvasseuer *et al.*, 1984; Verity, 1986a; Madariaga & Orive, 1989; Abreu *et al.*, 1994b; Roy *et al.*, 1996; Lewitus *et al.*, 1998; Ansotegui *et al.*, 2003; Aubry & Acri, 2004) foi igualmente referida para diversos ambientes costeiros.

Apesar de relativamente estáveis e persistentes ao longo do ciclo anual em diversos sistemas estuarinos e lagunares (Lively *et al.*, 1983; Bakker *et al.*, 1990; Mallin *et al.*, 1991; Pinckney *et al.*, 1998; Caroppo, 2000; Ansotegui *et al.*, 2003; Rodriguez *et al.*, 2003; Gameiro *et al.*, 2004; Millie *et al.*, 2004; Murrell & Lores, 2004; Ornlfsdotir *et al.*, 2004; Cloern & Dufford, 2005), as criptofíceas são geralmente consideradas um grupo bem adaptado a intensidades luminosas reduzidas, típico de Inverno-Primavera, e com capacidade para formar “blooms” pouco amplos e breves (ver Klaveness, 1988; Litaker *et al.*, 2002b; Nuccio *et al.*, 2003).

Regulação directa do crescimento

No interior da Ria Formosa, os flagelados plastídicos foram o grupo com menor variabilidade sazonal da taxa de crescimento (0,4-0,8 d⁻¹) e apresentaram uma taxa de crescimento relativamente reduzida, sempre igual (Outono-Inverno) ou inferior à dos restantes grupos, em particular diatomáceas de maiores dimensões. Em claro contraste com as diatomáceas (83±12%), as taxas de crescimento dos flagelados plastídicos representaram, em média, apenas 41±7% das taxas máximas previstas pelo modelo de

Tang (1995). Apesar da relação inversa entre a dimensão celular e a taxa máxima de crescimento (Tang, 1995), a inexistência de diferenças entre o crescimento de várias classes dimensionais (Malone, 1971b; Bruno *et al.*, 1983; Cole *et al.*, 1986; Kamiyama, 1994; Gallegos *et al.*, 1996; Strom *et al.*, 2001), a ocorrência de taxas de crescimento superiores nos fitoplanctontes de maior dimensão (Durbin *et al.*, 1975; Furuya *et al.*, 1986; Newer & Cowles, 1994; Strom & Strom, 1996; Cermeno *et al.*, 2003; Kuhl & Murrell, 2005) e o padrão oposto (Malone, 1977a,b; Malone & Neale, 1981; Furnas, 1983; Joint & Pomroy, 1986; Froneman & McQuaid, 1997) foram referidos para diversos ambientes costeiros.

Apesar de algumas exceções (Burkill *et al.*, 1987; Gieskes & Kraay, 1989; McManus & Ederington-Cantrell, 1992; Fahnenstiel *et al.*, 1995; Gaul & Antia, 2001; Suzuki *et al.*, 2002), a ocorrência de taxas de crescimento *in situ* de nanoflagelados plastídicos inferiores ao crescimento de diatomáceas é frequentemente referida para diversos sistemas marinhos (Furnas, 1982a,b; Landry *et al.*, 1984; Furuya *et al.*, 1986; Furnas, 1991; Strom & Welschmeyer, 1991; Welschmeyer *et al.*, 1991; Goericke & Welschmeyer, 1993; Verity *et al.*, 1996; Latasa *et al.*, 1997; Landry *et al.*, 2000; Crosbie & Furnas, 2001; Brown *et al.*, 2002; Goericke, 2002; Obayashi & Tanoue, 2002). Por vezes, esta dicotomia pode ser considerada um artefacto metodológico associado à subestimação do crescimento dos flagelados plastídicos, causada pela maior sensibilidade ao manuseamento e confinamento (Sommer, 1985; Furnas, 1990; Fahnenstiel *et al.*, 1995) ou pela maior probabilidade de predação por protistas fagotróficos (ver Vyhnalek & Budejovice, 1989; Balode *et al.*, 1998; Granéli & Turner, 2002).

No presente estudo, a subestimativa do crescimento dos flagelados plastídicos na fracção <10 µm devido à sua predação parece pouco provável dado que os flagelados aplastídicos apresentaram uma dimensão celular reduzida e só foram observados com conteúdos vacuolares autofluorescentes esporadicamente. O nanociliado só foram detectados pontualmente numa experiência (ver Capítulo II, Secção 2.2.10). Apesar de efectuado com extremo cuidado, o efeito negativo do manuseamento (filtração) e confinamento sobre o crescimento dos flagelados plastídicos não pode ser obviamente excluído. Contudo, as elevadas taxas de crescimento de *Mesodinium rubrum* (max. 1,2 d⁻¹), um ciliado aloricado considerado extremamente sensível à manipulação e confinamento (Lindholm, 1985; Nielsen & Kiorboe, 1991), especialmente quando comparadas com as taxas máximas de crescimento desta espécie (Yih *et al.*, 2004; ver Capítulo V), e as elevadas taxas de crescimento dos nanoflagelados aplastídicos (ver Capítulo V, Tab. V.5) parecem indicar que os efeitos da manipulação e confinamento foram mínimos.

A elevada contribuição de criptofíceas no interior da Ria Formosa pode explicar o crescimento relativamente reduzido dos flagelados plastídicos. De facto, com excepção

de alguns valores obtidos indirectamente através da análise da aloxantina (até 2,9 d⁻¹; McManus & Ederington-Cantrell, 1992; Fahnenstiel *et al.*, 1995; Suzuki *et al.*, 2002), as taxas máximas de crescimento das criptofíceas são geralmente reduzidas (0,24-1,0 d⁻¹; Throndsen, 1976; Cloern, 1977; Ojala, 1993; Hammer *et al.*, 2002; ver MacIntyre *et al.*, 2004). As taxas de crescimento *in situ* obtidas no presente estudo (0,43-0,82 d⁻¹) não foram muito distintas destes valores e enquadram-se igualmente nas taxas de crescimento *in situ* referidas para as criptofíceas (Braunwarth & Sommer, 1985; Burkill *et al.*, 1987; Pérez-Martinez & Cruz-Pisarro, 1995; Sommer, 2000) e flagelados plastídicos em diversos ambientes marinhos (Throndsen, 1976; Furnas, 1982a,b; Burkill *et al.*, 1987; Gieskes & Kraay, 1989; Furnas, 1991; McManus & Ederington-Cantrell, 1992; Verity *et al.*, 1996; Brown *et al.*, 2002; Obayashi & Tanoue, 2002). Contudo foram inferiores aos valores referidos para alguns ambientes costeiros (Ferrier-Pagès & Rassoulzadegan, 1994; Fahnenstiel *et al.*, 1995; Gaul & Antia, 2001) que indicam taxas médias de crescimento até 1,2 d⁻¹.

A taxa de crescimento dos flagelados plastídicos apresentou uma variação sazonal reduzida e não se relacionou de forma significativa com as variáveis ambientais analisadas. Na ausência de informação sobre o crescimento *in situ*, as relações positivas entre a abundância de flagelados plastídicos e a temperatura e I_m , igualmente referidas em outros estudos (Levasseur *et al.*, 1984; Tremblay *et al.*, 1997; Facca *et al.*, 2002), permitiriam prever o contrário. Este resultado contrasta com as relações positivas entre a taxa de crescimento *in situ* do nanofitoplâncton e a temperatura (Durbin *et al.*, 1975; Malone, 1977b; Bruno *et al.*, 1983; Verity, 1986a) e I_m (Bruno *et al.*, 1983; Cole *et al.*, 1986).

Apesar do reduzido número de pontos, o aumento da intensidade luminosa entre 100 e ca. 250 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, associou-se ao aumento da taxa de crescimento dos flagelados plastídicos. Este facto foi particularmente notório após a eliminação do efeito da variação da temperatura através da normalização do crescimento ($\mu_{15^\circ\text{C}}$) com base num valor de Q_{10} de 1,88 (Eppley, 1972, ver Fig. 3.46). Assim, a intensidade luminosa parece ter controlado a taxa de crescimento *in situ* dos flagelados plastídicos para valores de I_m inferiores a ca. 250 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Apesar da inexistência de dados de crescimento para a Primavera de 1991, a observação de uma percentagem significativa de criptofíceas em divisão permite, associar este “bloom” de Primavera ao aumento da taxa de crescimento deste grupo. Este evento pareceu reflectir a melhoria do ambiente luminoso e não a do ambiente nutricional (ver Falcão, 1996; Newton & Mudge, 2005; Tab. III.1), ao contrário do referido por Mallin *et al.* (1991) e Litaker *et al.* (2002a).

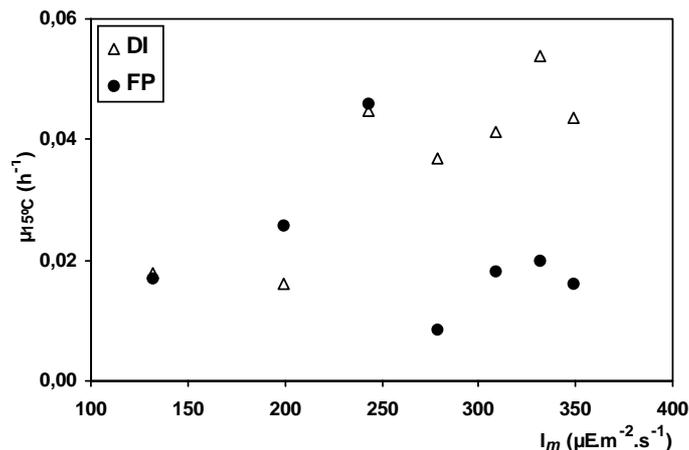


Figura 3.46 - Relação entre as taxas de crescimento *in situ* de diatomáceas (DI) e flagelados plásticos com exclusão de dinoflagelados (FP), normalizadas para 15°C ($Q_{10}=1,88$), e a intensidade média da radiação PAR na camada de mistura (I_m) no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993.

Para intensidades superiores a ca. 250 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, o valor de $\mu_{15^\circ C}$ foi notoriamente inferior. Dado que estas intensidades não são geralmente consideradas inibitórias (Kirk, 1983; Langdon, 1987; Lewitus *et al.*, 1991), esta resposta pode reflectir o efeito da diminuição da concentração de nutrientes, geralmente descrita para este período do ano (Cortez, 1992; Newton & Mudge, 2005). De facto, a taxa de crescimento dos flagelados plásticos no Verão representou apenas entre 19 a 30% da taxa máxima prevista pelo modelo de Tang (1995) e no Inverno este valor aumentou para 50 a 80%. Para o caso particular das criptofíceas, para além da adaptação a concentrações de nutrientes elevadas (ver revisão Klaveness, 1988), algumas espécies apresentam valores óptimos de salinidade inferiores a 35 (ver Nuccio *et al.*, 2003) e podem ser inibidas para valores de temperatura e I_m superiores a 19-24°C e 100-200 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, respectivamente (revisão Klaveness, 1988, 1988/1989; Ojala, 1993). Estes factos podem ter contribuído para a redução do crescimento *in situ* relativamente às estimativas do crescimento máximo. De acordo com a revisão de Klaveness (1988), a associação entre deficiência nutricional e intensidades luminosas elevadas, mais provável na Ria Formosa no período de Verão, pode ser particularmente inibitória para o crescimento das criptofíceas.

Regulação da biomassa

O impacto da predação exercida pelo microzooplâncton inferior a 100 μm , dominado por protistas fagotróficos, sobre os flagelados plásticos foi particularmente elevado, em especial quando comparado com as diatomáceas (ver Tab. III.11). Estes predadores foram o principal mecanismo de remoção dos flagelados plásticos, removendo, em média, 73% da sua produção particulada diária. De facto, o microzooplâncton é geralmente considerado o principal predador do nanofitoplâncton em vários ambientes marinhos (Verity, 1986a; Paranjape, 1990; Welschmeyer *et al.*, 1991; McManus &

Ederington-Cantrell, 1992; Kamiyama, 1994; Fahnenstiel *et al.*, 1995; Gallegos *et al.*, 1996; Strom & Strom, 1996; Verity *et al.*, 1996; Froneman & McQuaid, 1997; Latasa *et al.*, 1997; Strom *et al.*, 2001; Granéli & Turner, 2002; Katechakis *et al.*, 2002; Verity *et al.*, 2002a), sendo responsável pela estabilidade relativa deste grupo (Riegman *et al.*, 1993; Gallegos *et al.*, 1996; Ning *et al.*, 2000).

Na Primavera, o impacto da predação pela fracção inferior a 100 µm foi intermédio mas variável (52-77%) possibilitando a eventual ocorrência de *blooms*. Porém, a elevada variabilidade inter-semanal da abundância de flagelados plastídicos, em particular de criptofíceas, e de protistas fagotróficos pareceu indicar a ocorrência de desacoplamentos temporários entre o crescimento e a predação neste período (ver Figs. 3.22, 3.24). As flutuações acentuadas a partir de Março culminaram com um declínio notório, em particular no caso das criptofíceas, no início do Verão (Julho 1991 e 1992, ver Fig. 3.23). No caso das criptofíceas, esta variabilidade inter-semanal relacionou-se positiva e significativamente com a abundância de ciliados e mais fortemente com a abundância de tintinídeos. Os tintinídeos dominaram a comunidade de ciliados no período de Primavera e atingiram densidades máximas em Maio 1991 ($48,3 \times 10^3$ células.L⁻¹, ver Fig. 3.24). De facto, a ocorrência de relações positivas entre a abundância de tintinídeos ou de ciliados e de fitoplanctontes, em particular nanoplanctónicos, foi igualmente referida para diversos ambientes costeiros (Burkill, 1982; Capriulo & Carpenter, 1983; Verity, 1987; Admiraal & Venekamp, 1986; Sanders, 1987; Dolan & Coats, 1990; Rodriguez *et al.*, 2000). A predação selectiva de criptofíceas pelo microzooplâncton (Burkill *et al.*, 1987; McManus & Ederington-Cantrell, 1992) ou especificamente por tintinídeos (Blackbourn, 1974), foi igualmente documentada em diversos ambientes costeiros. No Lago Constance, por exemplo, a sucessão de criptofíceas para diatomáceas na Primavera parece ser determinada pela acção dos ciliados (Muller & Schlegel, 1999).

Para além dos ciliados, o aumento da abundância dos dinoflagelados potencialmente mixotróficos *Heterocapsa* e *Scrippsiella*, formas geralmente associadas ao consumo de criptofíceas (Stoecker *et al.*, 1997; Li *et al.*, 2000), pode igualmente ter contribuído para a diminuição de criptofíceas entre Março e Julho 1991 (ver Litaker *et al.*, 2002b). De facto, estes grupos atingiram densidades máximas absolutas ou relativas neste período (*Heterocapsa*: $37,2 \times 10^3$ células.L⁻¹, Junho 1991; *Scrippsiella*: $51,3 \times 10^3$ células.L⁻¹, Julho 1991; ver Fig. 3.30 A).

O período de extrema variabilidade na abundância de criptofíceas parece ter-se associado igualmente à predação por *Mesodinium rubrum*, um ciliado que ingere exclusiva e especificamente criptofíceas (Gustafson *et al.*, 2000; Yih *et al.*, 2004) e que atingiu densidades máximas em Junho-Julho (74×10^3 células.L⁻¹; ver Fig. 3.30). O início da fase de declínio persistente das criptofíceas, em Maio 1991 e Julho 1992, coincidiu com um aumento notório da concentração de *M. rubrum* (ver Fig. 3.24). Esta interacção

entre as criptofíceas e *Mesodinium rubrum* foi igualmente suportada pela relação positiva e significativa entre a taxa de predação das criptofíceas e a taxa de crescimento ($p < 0,01$) e a produção de *M. rubrum* ($p < 0,05$). De facto, nas experiências com elevada produção de *Mesodinium rubrum* ($>13 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$), a taxa de predação média sobre as criptofíceas foi superior à dos flagelados pertencentes ao grupo morfológico V ($0,037$ versus $0,018 \text{ h}^{-1}$). Porém, nas restantes experiências, as taxas de predação média sobre os dois grupos foram similares ($0,01 \text{ h}^{-1}$).

O impacto da predação exercida pelo microzooplâncton sobre a produção de flagelados plastídicos foi sistematicamente superior a $100\%.\text{d}^{-1}$ ($105-110\%$) no período de Verão-Outono indicando claramente que só este processo de remoção pode impedir a ocorrência de “blooms” e justificar a diminuição da biomassa observada neste período (ver Fig. 3.22). Resultados similares foram igualmente referidos para outros ambientes costeiros (Burkill, 1982; Admiraal & Venekamp, 1986; Kamiyama, 1994; Gallegos *et al.*, 1996; Lewitus *et al.*, 1998; Strom *et al.*, 2001). A ocorrência de impactos elevados do microzooplâncton no Inverno, geralmente associados à diminuição do crescimento do nanofitoplâncton (Verity, 1986a), não foi observada neste estudo. De facto, o impacto do microzooplâncton na Ria Formosa foi mínimo na situação de Inverno ($0-50\%.\text{d}^{-1}$). A única experiência onde o impacto não foi significativo (Fevereiro 1992) coincidiu com valores de abundância de flagelados plastídicos, em particular criptofíceas, em franca subida (ver Fig. 3.22).

Esta informação, conjugada com a variabilidade sazonal observada a nível da abundância (ver Fig. 3.23) e a relativa estabilidade das taxas de crescimento, indicou que a dinâmica sazonal da comunidade de flagelados plastídicos na Ria Formosa, em particular as criptofíceas parece fortemente controlada por processos de remoção. A importância dos processos de remoção no controlo das criptofíceas foi igualmente referida por Braunwarth & Sommer (1985) e Pedrós-Alió *et al.* (1987) em sistemas dulçaquícolas.

Para além do microzooplâncton, outros factores de remoção controlaram certamente a dinâmica dos flagelados plastídicos. O impacto da advecção tidal e da predação bentónica, estimado de forma grosseira apenas para o período de Primavera-Verão (ver Secção 4.3.1.2), foi equivalente à remoção média de 16 a 35% da produção diária. Relativamente à predação exercida pelo metazooplâncton, o aumento da concentração de fases larvares meroplanctónicas, geralmente consumidoras de nanoplâncton (Jorgensen, 1981; Martin *et al.*, 1996), é especialmente pronunciado entre Maio e o início de Julho (Sprung, 1994a), em particular na Estação Laguna e no ano de 1991 (ver Fig. 4.9 de Chicharo, 1996). Este facto pode ter contribuído para a diminuição da abundância de flagelados plastídicos observada durante este período. O máximo secundário de flagelados plastídicos em Agosto-Setembro 1991 (ver Fig. 3.22 A) pode ter

sido desencadeado pela diminuição da abundância de tintinídeos, *Mesodinium rubrum* e/ou pela estabilização relativa da abundância de meroplanctontes (Chícharo, 1996).

Na comunidade bentónica, o bivalve *Ruditapes decussatus*, cultivado intensivamente na Ria Formosa, pode constituir um predador das criptofíceas, em particular no Verão, dado que retém eficientemente partículas com dimensões superiores a 5 µm (Sobral & Widdows, 2000). De acordo com Dupuy *et al.* (2000a), os bivalves podem ser responsáveis pela variação da abundância de nanoplanctontes superiores a 5 µm, em particular de criptofíceas. Apesar dos copépodes não serem geralmente considerados predadores de nanoflagelados (Katechakis *et al.*, 2002), a dimensão e morfologia externa das criptofíceas permitem a sua ingestão por metazoários holoplanctónicos, por exemplo copépodes adultos (Klaveness, 1988; Sterner, 1989; Jonsson & Tiselius, 1990). Assim, o efeito deste grupo, que atinge densidades máximas no Outono (Sprung, 1994a), também pode contribuir para a diminuição da abundância de criptofíceas neste período (ver Fig. 3.33).

A predominância dos flagelados plastídicos sobre as diatomáceas no Outono-Inverno não pode ser explicável através de um diferencial de crescimento, por exemplo associado à sua melhor adaptação a intensidades luminosas reduzidas (Levasseur *et al.*, 1984; Madariaga & Orive, 1989; Riegman *et al.*, 1993), dado que os dois grupos apresentaram taxas de crescimento estatisticamente idênticas. Assim, no caso da Ria Formosa, esta dominância reflectiu o menor impacto relativo dos processos de remoção sobre os nanoflagelados plastídicos.

4.3.2.4 Diatomáceas

As diatomáceas representaram, em média, 28% e 38% da biomassa e produção particulada do fitoplâncton na Estação Laguna, respectivamente. No geral, a variabilidade sazonal da abundância e biomassa traduziu o ciclo sazonal de crescimento, com máximos notórios no Verão e mínimos no Inverno. Este facto foi igualmente referido para diversos ambientes marinhos (Furnas, 1982b, 1990, 1991; Mura & Agusti, 1996; Goericke, 2002). O ciclo sazonal observado, com máximos de abundância no Verão, em simultâneo com concentrações mínimas de nutrientes (Newton, 1995; Newton & Mudge, 2005), não reflectiu o padrão clássico. Porém, tal como na Ria Formosa, alguns estudos referem máximos de diatomáceas ou microfitoplâncton no Verão (Hannah & Boney, 1983; Levasseur *et al.*, 1984; Abreu *et al.*, 1994b; Roy *et al.*, 1996; Ball *et al.*, 1997; Thompson, 1998; Muylart & Kraine, 1999; Caroppo, 2000; Sin *et al.*, 2000; Gilabert, 2001a; Nuccio *et al.*, 2003; Aubry & Acri, 2004; Millie *et al.*, 2004).

Na maior parte dos estudos, o microfitoplâncton e as diatomáceas, em particular as espécies oportunistas de dimensões reduzidas, formam “blooms” na Primavera e Outono, como resposta à melhoria do ambiente luminoso e/ou nutricional (exs.: Ansoategui *et al.*, 2003; Ornlodotir *et al.*, 2004). Em ambientes costeiros estuarinos ou lagunares, a diminuição das diatomáceas no Verão é geralmente associada à limitação do seu crescimento por azoto ou sílica (Fisher *et al.*, 1992; Soeteart *et al.*, 1994; Kocum *et al.*, 2002b; Rocha *et al.*, 2002) e ao favorecimento de fitoplanctontes menores devido ao aumento da temperatura (Durbin *et al.*, 1975; Andersson *et al.*, 1994), ao aumento da intensidade luminosa (Levasseur *et al.*, 1984; Madariaga & Orive, 1989; Ray *et al.*, 1989), à diminuição da concentração de nutrientes e à menor disponibilidade de nitrato versus amónia (Tremblay *et al.*, 1997; Lewitus *et al.*, 1998; Sin *et al.*, 2000; Ansoategui *et al.*, 2003). A intensificação da predação pelágica (Durbin *et al.*, 1975; Malone & Shervin, 1978; Bruno *et al.*, 1983; Quéguiner & Tréguer, 1984) e bentónica (Vaquer *et al.*, 1996) foi igualmente referida para explicar a diminuição da abundância de diatomáceas no Verão. Neste contexto, a informação relativa ao crescimento *in situ* das diatomáceas na Ria Formosa permitiu explorar estas hipóteses e explicar o contraste entre o ciclo sazonal observado e o modelo classicamente referido para zonas temperadas estuarinas.

Regulação do crescimento

Em conjunto com o picofitoplâncton eucariótico, as diatomáceas foram o grupo com maior taxa de crescimento e onde o crescimento *in situ* mais se aproximou do máximo previsto (μ_{\max}) pelo modelo de Tang (1995). Em média, as taxas de crescimento *in situ* das diatomáceas representaram $83 \pm 12\%$ de μ_{\max} e foram inferiores a 90% em apenas duas das sete experiências. Contudo, as elevadas taxas de crescimento *in situ* das diatomáceas associadas ao seu reduzido contributo para a abundância de fitoplâncton (3%) indicaram que os processos de remoção foram notoriamente importantes.

As taxas de crescimento *in situ* de grupos específicos de diatomáceas (ver Tab. III.9) enquadram-se nos valores referidos para diversos sistemas marinhos (*Chaetoceros* spp., *Thalassiosira* spp.: Furnas, 1982a,b; Hegseth & Sakshaug, 1983; Furnas, 1991; *Asterionnellopsis glacialis*: Sakshaug, 1977; Furnas, 1982b; *Skeletonema costatum*: Sakshaug, 1977; Yoder, 1979a; Hitchcock, 1980; Furnas, 1982a,b; Hegseth & Sakshaug, 1983; Han *et al.*, 1992; Fahnenstiel *et al.*, 1995; diatomáceas pinuladas dominadas por *Cylindrotheca closterium*: Furnas, 1982a,b; Furuya *et al.*, 1986; Furnas, 1991). As taxas de crescimento da comunidade de diatomáceas no interior da Ria Formosa ($0,31-2,1 \text{ d}^{-1}$) enquadram-se igualmente nos valores referidos para vários sistemas marinhos (Furnas, 1982a,b; Landry *et al.*, 1984; Furuya *et al.*, 1986; Gieskes & Kraay, 1989; Furnas, 1991; McManus & Ederington-Cantrell, 1992; Fahnenstiel *et al.*, 1995; Verity *et al.*, 1996; Latasa *et al.*, 1997; Gaul & Antia, 2001; Crosbie & Furnas, 2001; Brown *et*

al., 2002). Porém, estas estimativas da comunidade basearam-se obviamente nas espécies não completamente retidas pelo filtro de 10 μm , dominadas por *Chaetoceros* spp., *Thalassiosira* spp., *Skeletonema costatum* e *Cylindrotheca closterium*, que constituíram de facto os *taxa* dominantes na Ria. Assim, estes valores podem representar sobreestimativas do crescimento da comunidade de diatomáceas, que incluiu igualmente *taxa* de maior dimensão (ex.: *Rhizosolenia*, *Guinardia*, *Dactyliosolen*), com menor potencial de crescimento (Tang, 1995).

Ao contrário dos flagelados plastídicos, as diatomáceas apresentaram uma elevada amplitude de variação sazonal a nível da abundância (8350x) e da taxa de crescimento *in situ* (7x). A taxa de crescimento das diatomáceas correlacionou-se positiva e significativamente com a temperatura. Os valores de Q_{10} (2,7) e o declive do modelo linear (0,09 d^{-1}) enquadram-se nos valores referidos para monoculturas de diatomáceas (ver Montagnes & Franklin, 2001; Montagnes *et al.*, 2003) e para o crescimento de diatomáceas em zonas costeiras protegidas ($Q_{10}=1,8-4,2$; Sakshaug, 1977; Yoder, 1979a; Hitchcock, 1980; Hegseth & Sakshaug, 1983). Diversos estudos referem igualmente relações positivas entre a temperatura e o crescimento do microfitoplâncton (Durbin *et al.*, 1975; Malone, 1977b; Bruno *et al.*, 1983; Andersson *et al.*, 1994), abundância de diatomáceas (Shapiro & Haugen, 1988) e abundância de microfito-plâncton (Abreu *et al.*, 1994b; Tremblay *et al.*, 1997; Caroppo, 2000; Sin *et al.*, 2000).

Porém, esta relação traduziu em simultâneo o efeito do incremento de I_m (ver Hegseth & Sakshaug, 1983) e da diminuição da concentração de nutrientes (ex.: Durbin *et al.*, 1975; Bruno *et al.*, 1983). De facto, a taxa de crescimento *in situ* das diatomáceas correlacionou-se positiva e significativamente com I_m , facto igualmente referido para o microfitoplâncton em outros ambientes costeiros (Bruno *et al.*, 1983; Cole *et al.*, 1986). Em paralelo, em particular no período de Primavera-Verão, o crescimento de espécies com salinidade óptima inferior a 35 (*Asterionnelopsis glacialis*, 30-35, Kain & Fogg, 1958; *Skeletonema costatum*, 12-29, ver Han *et al.*, 1992), pode ter reflectido os elevados valores de salinidade (35 e 39).

Tal como no caso da comunidade fitoplanctónica, apesar da relação positiva e significativa entre a taxa de crescimento *in situ* ($\mu_{is}^{\circ\text{C}}$) e I_m , a relação entre I_m e a taxa de crescimento normalizada para 15°C ($\mu_{15}^{\circ\text{C}}$), através da aplicação de um valor de Q_{10} de 1,88 (Eppley, 1972), não foi significativa (Fig. 3.46). Porém, o incremento de I_m até ca. 250 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, intensidade referida como saturante para as diatomáceas (Chan, 1978; Rivkin, 1986; Langdon, 1987; ver Popovich & Gayoso, 1999), parece ter estimulado o crescimento da comunidade de diatomáceas, *Chaetoceros* spp., *Thalassiosira* spp. e *Skeletonema costatum*. No caso das diatomáceas pinuladas este efeito prolongou-se até uma intensidade superior, ca. 320 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (ver Fig. 3.39). A partir destes valores, o efeito da temperatura foi provavelmente dominante. De facto, a taxa de crescimento

das diatomáceas foi notoriamente inferior (49-77%) ao valor máximo previsto pelo modelo de Tang (1995) apenas no Outono-Inverno e para valores de I_m inferiores a $200 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Sakshaug (1977) refere igualmente a limitação do crescimento das diatomáceas pela luz para valores de I_m inferiores às intensidades de saturação e a limitação pela temperatura para valores de I_m superiores. Todavia, a resposta a variações de I_m sub-saturantes pode ser amplificada por temperaturas elevadas (Hitchcock, 1980).

No geral, é importante relembrar que a associação de duas variáveis físicas de fácil aquisição, I_m e temperatura (T), na variável composta $\log(I_m \cdot T)$, representou o melhor preditor para a taxa de crescimento *in situ* das diatomáceas na Estação Laguna e explicou 94% da sua variação (ver Tab. III.10). A utilização de outras variáveis reguladoras do crescimento, como por exemplo a concentração de nutrientes inorgânicos dissolvidos (Knoechel & Kalff, 1978; Yoder, 1979a; Hitchcock, 1980), poderia eventualmente aumentar a capacidade preditiva do modelo.

Todavia, é importante referir que as taxas de crescimento *in situ* das diatomáceas durante o período de limitação provável de nutrientes, Primavera-Verão (Falcão, 1996; Newton & Mudge, 2005), foram iguais ou superiores às taxas máximas previstas pelo modelo de Tang (1995). Assim, a limitação do crescimento por nutrientes parece não ser importante para o crescimento das diatomáceas. Furnas (1982b, 1991) refere igualmente a ocorrência de elevadas taxas de crescimento *in situ* de diatomáceas em simultâneo com concentrações de nutrientes extremamente variáveis. Este facto pode reflectir a capacidade de consumir e armazenar nutrientes em excesso relativamente às necessidades, durante pulsos de produção de nutrientes (Andersson *et al.*, 1994). Segundo Collos *et al.* (1997), *Thalassiosira* e *Skeletonema costatum* parecem de facto acumular grandes reservas intracelulares de azoto. Esta capacidade pode explicar o diferencial entre as taxas de crescimento das diatomáceas e flagelados plastídicos no período de Primavera-Verão. Independentemente das capacidades de armazenamento das diatomáceas, os resultados podem igualmente indicar que apesar das concentrações mínimas (Falcão, 1996; Newton & Mudge, 2005), a velocidade de produção de macronutrientes inorgânicos no período de Verão, basicamente dependente dos processos de excreção e remineralização da matéria orgânica na coluna de água e no sedimento (Falcão, 1996), encontra-se intensamente acoplada ao consumo e é suficientemente elevada para suportar taxas máximas de crescimento das diatomáceas. Todavia, a hipótese de limitação pontual, em particular imediatamente após o “bloom” intenso em 19 Julho 1991, não pode ser excluída.

Os resultados obtidos neste estudo não suportam a limitação do crescimento das diatomáceas na Ria Formosa, proposta por Loureiro *et al.* (2005) com base em bioensaios efectuados em unidades experimentais não permeáveis. Porém, dada a

importância dos sedimentos como reservatório de nutrientes na Ria, a sua eliminação aquando da realização de bioensaios com adição de nutrientes (Thiele-Gliesche, 1992; Loureiro *et al.*, 2005; Barbosa, dados não publicados) pode gerar situações de aparente mas falsa limitação do crescimento (Pennock & Sharp, 1994; Gallegos & Jordan, 1997).

A variação das taxas de crescimento específicas parece ter controlado a composição da comunidade de diatomáceas, em particular no período de Primavera-Verão. De facto, duas das formas com maior crescimento (*Chaetoceros* spp., *Thalassiosira* spp.) foram precisamente as dominantes neste período. No Outono-Inverno, as espécies com maior taxa de crescimento (*Skeletonema costatum*, *Asterionellopsis glacialis*, *Guinardia* spp. e *Chaetoceros* spp.) não foram as dominantes. O crescimento das duas últimas espécies ocorreu apenas no final do Inverno (Fevereiro 1992, 12,8°C) e *A. glacialis* apresentou igualmente abundâncias máximas na Estação Laguna neste período. Em anos posteriores, foram igualmente observadas abundâncias elevadas desta espécie no final do Inverno (Barbosa, dados não publicados). Assim, este facto pode relacionar-se com a ocorrência de taxas de crescimento elevadas neste período. A taxa de crescimento obtida (1,2 d⁻¹) foi idêntica à taxa máxima de crescimento referida para esta espécie (1,2-1,3 d⁻¹, 17-20°C: Kain & Fogg, 1958; Sakshaug, 1977) e superior à prevista por Tang (1994).

Skeletonema costatum foi a espécie com maior taxa de crescimento no período de Outono-Inverno. A taxa máxima obtida neste período (1,9 d⁻¹, 12,8°C) foi próxima da taxa máxima referida para esta espécie (1,7-3,1 d⁻¹, 15-20°C: Yoder, 1979b; Langdon, 1987; Furnas, 1982b) e ca. 3x superior à taxa máxima de crescimento prevista pelo modelo de Tang (1994) para a temperatura *in situ*. Este resultado pode representar uma eficiente aclimação térmica e foi previamente referido para as diatomáceas e especificamente para *S. costatum* (ver Malone, 1977a e referências associadas). De facto, segundo Hegseth & Sakshaug (1983), a elevada tolerância e crescimento de *Skeletonema costatum* a temperaturas reduzidas explica a frequente ocorrência de “blooms” desta espécie no Inverno-Primavera em regiões temperadas. Porém, as elevadas taxas de crescimento de *Skeletonema costatum* (ver Fig. 3.38 A) e a sua abundância relativamente reduzida (ver Fig. 3.29 A), parecem indicar que esta espécie sofreu uma remoção mais intensa.

No período de menor crescimento das diatomáceas cêntricas (Outono-Inverno), a comunidade foi dominada por formas pinuladas, possivelmente ressuscitadas a partir do sedimento, tal como referido por Nuccio *et al.* (2003) e Audry & Acri (2004) para outros ambientes costeiros protegidos. Dado que as taxas de crescimento das diatomáceas pinuladas neste período foram reduzidas ou nulas (ver Fig. 3.38 A), a sua dominância relativa parece indicar que o crescimento deste grupo no sedimento foi superior ao obtido nas experiências e/ou que a sua taxa de remoção foi muito reduzida

em relação à remoção da generalidade das diatomáceas cêntricas. Pelos menos nas zonas pouco profundas da Ria Formosa, fora dos canais principais, as diatomáceas bentónicas estão certamente sujeitas, pelo menos periodicamente, a valores de I_m superiores aos valores médios registados na coluna de água e simulados nas experiências. Assim, o seu crescimento na Ria Formosa no período de Outono-Inverno foi provavelmente superior ao obtido experimentalmente (ex.: Admiraal & Peletier, 1980).

A dominância das diatomáceas sobre os flagelados plastídicos no período de Junho-Julho parece explicável pelo diferencial de crescimento entre os dois grupos. Assim, e ao contrário do preconizado por Riegman *et al.* (1993a), a dominância das diatomáceas pode representar o resultado de um diferencial de crescimento e não de um diferencial de remoção (ver Kuhl & Murrell, 2005). De facto, Pérez-Martinez & Cruz-Pisarro (1995) e Hammer *et al.* (2002) referem que as diatomáceas podem facilmente ser seleccionadas positivamente em competição com as criptofíceas devido ao seu crescimento superior. Contudo, o desacoplamento entre o crescimento e a remoção total de diatomáceas, que permitiu o “bloom”, ocorreu apenas para taxas de crescimento extremamente elevadas. No período de Outono-Inverno, quando as taxas de crescimento das diatomáceas e flagelados plastídicos foram estatisticamente idênticas, e em particular no período de Julho-Outubro, quando o crescimento das diatomáceas foi significativamente superior, a remoção total de diatomáceas foi certamente superior à dos flagelados plastídicos.

Regulação da biomassa

Ao contrário do referido para os flagelados plastídicos e nanofitoplâncton, o impacto da predação do plâncton inferior a 100 μm sobre a comunidade de diatomáceas foi reduzido e, em média, removeu apenas $14 \pm 10\%$ da sua produção particulada por dia. A ocorrência de impactos do microzooplâncton sobre as diatomáceas ou o microfitoplâncton reduzidos foi amplamente referida anteriormente (Burkill *et al.*, 1987; Gifford, 1988; Strom & Welschmeyer, 1991; Welschmeyer *et al.*, 1991; McManus & Ederington-Cantrell, 1992; Kamiyama, 1994; Brussard *et al.*, 1995; Fahnenstiel *et al.*, 1995; Landry *et al.*, 1995; Nielsen & Hansen, 1995; Froneman *et al.*, 1996a, b; Gallegos *et al.*, 1996; Verity *et al.*, 1996; Latasa *et al.*, 1997; Uitto *et al.*, 1997; Edwards *et al.*, 1999; Shinada *et al.*, 2000; Gaul & Antia, 2001; Brown *et al.*, 2002; Granéli & Turner, 2002; Obayashi *et al.*, 2002; Verity *et al.*, 2002a,b; Odate & Imai, 2003). Este facto parece resultar da dimensão elevada das diatomáceas, de aspectos da sua morfologia externa, como a ocorrência de frústulas ou prolongamentos rígidos, ou da produção de compostos alelopáticos que funcionam como mecanismos de minimização da predação exercida pelos protistas fagotróficos (ver Irigoien *et al.*, 2004, 2005 e referências associadas). Contudo, impactos similares sobre diferentes classes dimensionais (Kamiyama, 1994; Froneman & McQuaid, 1997; Kuhl & Murrell, 2005) ou impactos

superiores sobre fitoplanctontes com dimensões superiores (Strom & Strom, 1996) foram igualmente observados em alguns estudos sistemas marinhos.

O reduzido impacto do microzooplâncton inferior a 100 μm sobre as diatomáceas pode dever-se à abundância relativamente reduzida de dinoflagelados heterotróficos na Ria Formosa. De facto, devido às suas características a nível da captura e ingestão de alimento (Strom & Buskey, 1993; Hansen *et al.*, 1994; Jeong, 1999; Hansen & Calado, 1999), os dinoflagelados heterotróficos estão geralmente associados à predação intensa de microfítoplâncton e/ou diatomáceas (Paranjape, 1990; Hansen, 1992; Newer & Cowles, 1994; Sime-Ngando *et al.*, 1995; Strom & Strom, 1996; Latasa *et al.*, 1997; Uitto *et al.*, 1997; Schluter, 1998; Hall *et al.*, 1999; Levinsen *et al.*, 1999; Strom *et al.*, 2001; Saito *et al.*, 2005). Adicionalmente, no Verão, a concentração de microciliados aloricados na Ria Formosa, por vezes associados ao consumo de diatomáceas (Smetacek, 1981; Sime-Ngando *et al.*, 1995; Urrutxurtu *et al.*, 2003), foi notoriamente reduzida (ver Capítulo V, Fig. 5.7).

O impacto médio do plâncton inferior a 100 μm foi significativo apenas para as diatomáceas pinuladas nanoplanctónicas não coloniais e foi consubstanciado pela observação frequente deste grupo no interior de ciliados. A predação exercida sobre este grupo foi significativa apenas no período de Primavera-Verão e removeu entre 64 e 100% da produção particulada diária. Assim, parece representar um importante processo de mortalidade e explicar, em parte, o reduzido contributo relativo das diatomáceas pinuladas para a abundância total de diatomáceas entre o final da Primavera e o Verão. O impacto sobre *Skeletonema costatum* e *Thalassiosira* spp. foi significativo apenas numa experiência, enquanto *Chaetoceros* nunca foi significativamente consumido. De facto, ao contrário de diatomáceas com extensões externas e dimensões elevadas, as diatomáceas cênicas de dimensões reduzidas e sem prolongamentos (*Cyclotella*, *Thalassiosira pseudonana* e *Skeletonema costatum*) podem ser ingeridas eficientemente por ciliados planctónicos (Capriulo & Carpenter, 1980; Verity & Villareal, 1986; Paranjape, 1990; Nielsen & Hansen, 1995; Nejstgaard *et al.*, 1997; Urrutxurtu *et al.*, 2003).

O reduzido impacto da predação exercida pelo plâncton inferior a 100 μm , as elevadas taxas de crescimento das diatomáceas, em particular no Verão, e o seu reduzido contributo para a abundância total de fitoplâncton indicam que outros processos de remoção da biomassa foram certamente intensos. Face ao elevado crescimento e ao reduzido contributo para a abundância total de diatomáceas, a remoção de *Skeletonema costatum* parece ter sido particularmente intensa. A predação selectiva desta espécie pelo zooplâncton (ver revisão Samyda, 1980) e a menor ingestão de *Chaetoceros* devido às extensões siliciosas (Haigh *et al.*, 1992; Su *et al.*, 2004) podem justificar os resultados obtidos.

A importância da comunidade de filtradores bentônicos e epibiontes e dos metazoários zooplantônicos (Riemann *et al.*, 1988; Olson *et al.*, 1992; Granéli *et al.*, 1993; Dupuy *et al.*, 2002a, b) na remoção de diatomáceas cêntricas foi provavelmente mais importante. Dado que a taxa de filtração de *Ruditapes decussatus* é superior no período de Primavera-Verão (C. Rocha, comunicação pessoal, 2004), o seu efeito pode ser máximo neste período. Apesar de alguma controvérsia em torno da toxicidade relativa das diatomáceas para os copépodes (Irigoien *et al.*, 2002; ver revisão Sarthou *et al.*, 2005), a acção dos metazoários adultos planctónicos, possivelmente mais intensa no período de Outono (Sprung, 1994a; A. Marques, dados não publicados), pode igualmente remover as diatomáceas. Assim, tal como referido por Kudoh & Takahashi (1989), o início do “bloom” de diatomáceas parece ter sido regulado pela variação da taxa de crescimento, inicialmente limitada por I_m e posteriormente pela temperatura, enquanto a sua finalização parece notoriamente regulada por processos de remoção da biomassa.

4.3.2.5 Dinoflagelados

A abundância de dinoflagelados no interior da Ria Formosa apresentou um máximo notório no Verão, claramente dominado por um gimnodinóide microplanctónico não identificado, provavelmente tóxico. A ocorrência de abundâncias máximas de dinoflagelados no período de Verão é referida frequentemente para diversos ambientes costeiros protegidos (Mandelli *et al.*, 1970; Moll, 1977; Bruno *et al.*, 1980; Hannah & Boney, 1983; Madariaga & Orive, 1989; Thompson, 1998; Bennoura *et al.*, 2002; Ansotegui *et al.*, 2003; Nuccio *et al.*, 2003; Rodriguez *et al.*, 2003; Badylak & Phlips, 2004; Murrell & Llores, 2004; Phlips *et al.*, 2004).

De uma forma geral, o efeito directo da temperatura (Garcés *et al.*, 1999a; Badylak & Phlips, 2004), as intensidades de compensação superiores (Langdon, 1988), e a elevada mobilidade, capacidade de armazenamento de nutrientes (Andersson *et al.*, 1994; Badylak & Phlips, 2004) e mixotrofia (Stoecker *et al.*, 1997), características particularmente vantajosas em ambientes estivais estratificados e nutricionalmente desfavoráveis, podem ser utilizados para explicar estes “blooms” de Verão. Porém, dado que os dinoflagelados apresentam taxas máximas de crescimento (Chan, 1980; Langdon, 1987; Garcia & Purdie, 1992; Smayda, 1997; Tang, 1995) e taxas de crescimento *in situ* relativamente reduzidas (Furnas, 1982b; Landry *et al.*, 1984; Furnas, 1991; Strom & Weslchmeyer, 1991; McManus & Ederington-Cantrell, 1992; Fahnestiel *et al.*, 1995; Garcés *et al.*, 1997; Figueiras *et al.*, 1998b; Garcés *et al.*, 1998a, b, 1999b; Crosbie & Furnas, 2001; Litaker *et al.*, 2002a; Calbet *et al.*, 2003), a sua dominância na comunidade fitoplanctónica pode reflectir a minimização da remoção da biomassa deste grupo. Neste contexto, o evitamento ou minimização da predação (ver Granéli *et al.*, 1993; Samyda, 1997; Badylak & Phlips, 2004), o aumento da predação

dos predadores dos dinoflagelados (ver Granéli *et al.*, 1993), o favorecimento aleloquímico da competição inter-específica (Smayda & Reynolds, 2001; Kubanek *et al.*, 2005), a ingestão directa dos seus competidores por mixotrofia (Skovgaard, 1996) ou a acumulação devido a fenómenos hidrodinâmicos passivos (Figueiras *et al.*, 1998a,b; Garcés *et al.*, 1998a; Rayne & McMahon, 1998; Garcés *et al.*, 1999b), podem igualmente explicar a ocorrência de “blooms” de dinoflagelados no Verão.

Heterocapsa spp. e *Scrippsiella* spp., espécies com elevado potencial de crescimento (Smayda, 1996) e mais abundantes no final da Primavera e Verão (ver Fig. 3.27 A), respectivamente, podem ter sido favorecidas por alguns dos factores referidos. Estes peridinídeos de dimensão reduzida-intermédia, bem como os proroctróides, são considerados *taxa* formadores de “blooms” de Verão em ambientes costeiros protegidos (Smayda & Reynolds, 2001). No caso de *Heterocapsa triquetra*, espécie com reduzida intensidade luminosa de saturação ($29 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), o início do período de crescimento líquido, em Junho 1991, pode relacionar-se com a forte limitação do crescimento desta espécie para temperaturas inferiores a 15°C (Litaker *et al.*, 2002b) e/ou com a diminuição acentuada da densidade de ciliados em Junho, em particular tintinídeos, considerados importantes predadores deste género (Gifford, 1985; Stoecker & Evans, 1985; Stoecker *et al.*, 1981, 1986; Buskey & Stoecker, 1989; Sellner *et al.*, 1991; Urrutxurtu *et al.*, 2003; Kamiyama & Matsuyama, 2005). De facto, de acordo com Spittler (1973) e Heinbokel (1978b), a dimensão oral da lórica dos tintinídeos dominantes na Ria Formosa (ca. $60 \mu\text{m}$) permitiu a ingestão deste dinoflagelado (ver Capítulo V). O declínio, em Julho, pode reflectir a existência de temperaturas e salinidades declaradamente superiores às óptimas referidas para a espécie ($15\text{-}20$ e $18\text{-}23^{\circ}\text{C}$; ver Litaker *et al.*, 2002a,b), enquistamento ou o impacto de processos de remoção da biomassa.

É interessante referir que esta espécie parece ter sido substituída por *Scrippsiella* spp., dominada por *Scrippsiella trochoidea*, um perinidóide com dimensões e potenciais de crescimento similares a *H. triquetra* (Smayda, 1996). Contudo, ao contrário da última que é geralmente considerada um alimento adequado para o zooplâncton (Stoecker & Evans, 1985; Mallin *et al.*, 1991; Litaker *et al.*, 2002b), *Scrippsiella trochoidea* parece ser tóxica para alguns zooplanctontes (ver Granéli *et al.*, 1993).

No caso de *Prorocentrum micans*, a inibição do crescimento para valores de I_m superiores a $100 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Chan, 1978) pode explicar, em parte, a ocorrência de densidades máximas na Primavera onde representou, no máximo, ca. 40% da biomassa fitoplanctónica (ver Fig. 3.31). De facto, de acordo com a mesma autora, a taxa máxima de crescimento desta espécie para valores de I_m característicos do Verão na Ria Formosa ($>300 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) seria inferior a $0,2 \text{ d}^{-1}$, claramente menor que as taxas de

crescimento *in situ* dos restantes fitoplâncton e dentro da gama das taxas de renovação tidal apresentadas anteriormente (0,11-0,32 d⁻¹).

Ao contrário da maior parte das espécies de fitoplâncton, a espécie associada ao “bloom” de Verão, um gimnodinóide microplânctónico não identificado, provavelmente tóxico, ocorreu de forma súbita na Ria Formosa (ver Fig. 3.27 A), manteve-se em concentrações detectáveis cerca de 15 dias (1-14 Agosto 1991) e representou entre 40 a 60% da biomassa total de fitoplâncton. A ocorrência de elevada mortalidade de bivalves e peixes durante este período induziu a primeira interdição de apanha de moluscos bivalves na Ria Formosa e zona costeira adjacente, executada a pedido do Ministério da Defesa. As interdições posteriores, entre 1992 e a actualidade, foram exclusivamente associadas a proliferações de *Gymnodinium catenatum*, produtor de toxinas paralisantes, *Dinophysis* spp., produtores de toxinas diarreicas, e *Pseudo-nitzschia* spp., produtores de toxinas amnésicas (Kátia Luís, em preparação).

Atendendo a que a taxa de crescimento aparente desta espécie na situação de enchente (01 Agosto 1991; maré-morta), 0,97 d⁻¹, foi cerca de 3x superior à taxa máxima prevista pelo modelo de Tang (1995), o seu aparecimento súbito no interior da Ria Formosa pode traduzir a sua importação e/ou concentração a partir de zonas a este da Estação Laguna ou da zona costeira adjacente. A não detecção desta espécie na Estação Barra no dia 1 Agosto 1991 nas situações de preia-mar ou enchente pode indicar que a importação ocorreu entre 28 e 31 de Julho 1991. A ocorrência de “blooms” estivais de gimnodinóides microplânctónicos, por vezes tóxicos (*Gyrodinium aureolum*, *Gymnodinium catenatum*), foi referida para diversos sistemas costeiros expostos (Holigan & Harbour, 1977; Mallin *et al.*, 1991; Blasco *et al.*, 1996; Rodriguez *et al.*, 2000; Aubry & Acri, 2004; Millie *et al.*, 2004) incluindo a plataforma continental portuguesa (Palma, 1996; Moita, 2001). A sua advecção para o interior de sistemas costeiros protegidos adjacentes foi igualmente documentada (Figueiras *et al.*, 1998a; Bennouna *et al.*, 2002). A hipótese do aumento súbito resultar da germinação de quistos de resistência bentónicos, depositados no interior da Ria Formosa, parece pouco provável dado que não foram observadas estruturas identificáveis como quistos de gimnodinóides, apesar da mistura intensa da coluna de água e da observação esporádica de quistos associados a outros grupos de dinoflagelados. Dada a eventual importação a partir do sistema costeiro adjacente, a discussão deste evento será integrada na análise da dinâmica fitoplânctónica na zona costeira adjacente à Ria Formosa (ver Secção 4.4.3.4). Independentemente da sua origem, a taxa de crescimento aparente entre os dias 8 e 14 Agosto (0,24 d⁻¹) pode ter resultado do crescimento *in situ*.

Ao contrário dos grupos referidos, *Prorocentrum triestinum* e os gimnodinóides inferiores a 10 µm apresentaram abundâncias máximas no Inverno (ver Fig. 3.27 A). A ocorrência de “blooms” de dinoflagelados de dimensões reduzidas (gimnodinóides

nanoplanctónicos e/ou *Heterocapsa*) no Outono-Inverno foi igualmente referida para vários sistemas estuarinos (Bruno *et al.*, 1983; Hannah & Boney, 1983; Karentz & Smayda, 1984; Mallin *et al.*, 1991; Mallin, 1994; Pinckney *et al.*, 1998; Millie *et al.*, 2004), onde podem representar uma importante fracção da produção primária anual (Sellner *et al.*, 1991; Litaker *et al.*, 2002b). Estes “blooms”, geralmente associados a elevadas concentrações de nutrientes, parecem dever-se à excelente adaptação destes organismos a intensidades luminosas reduzidas (ver Chan, 1980, Litaker *et al.*, 2002a) em associação com a redução da predação devido à diminuição da temperatura (Sellner *et al.*, 1991; Litaker *et al.*, 2002b).

Na Ria Formosa, a taxa de crescimento *in situ* dos gimnodinóides inferiores a 10 µm variou entre valores abaixo do nível de detecção e 1,3 d⁻¹, em conformidade com o referido para vários sistemas marinhos (Furnas, 1991; Fahenstiel *et al.*, 1995). As reduzidas abundâncias de gimnodinóides <10 µm, particularmente no período de Primavera-Verão, podem ter traduzido a provável intensificação da predação exercida por formas larvares meroplanctónicas (Chícharo, 1996) ou pela comunidade bentónica. Apesar de apresentarem dimensões próximas das criptofíceas, este grupo sofreu um impacto relativamente reduzido do micropâncton inferior a 100 µm, mas significativo em algumas das experiências de Primavera e Verão (ver Fig. 3.40; 50-73% produção.d⁻¹). A reduzida ingestão de alguns dinoflagelados nanoplanctónicos por protistas fagotróficos foi explicada com base na produção de substâncias tóxicas (Stoecker *et al.*, 1981, 1986).

4.4 Variabilidade sazonal na interface com a zona costeira adjacente

4.4.1 Dinâmica do afloramento costeiro

A distribuição do fitoplâncton na costa ibérica é fortemente condicionada pela intensidade e frequência de eventos de afloramento costeiro (Pissarra *et al.*, 1993; Moita, 2001), por vezes associados a estruturas de mesoescala características em toda a costa (Sousa & Bricaud, 1992; Peliz & Fiuza, 1999). Na costa galega, a variabilidade inter-anual da produção fitoplanctónica é claramente regulada pela variação e intensidade do afloramento costeiro (Joint *et al.*, 2002). Assim, a discussão deste fenómeno, baseada na variabilidade do transporte de Ekman, é essencial para a compreensão da dinâmica fitoplanctónica na Estação Barra, situada na interface com a zona costeira adjacente.

Nos anos de 1991-1992 os eventos de afloramento mais intensos e prolongados ocorreram na Primavera. No Verão, os ciclos de afloramento-relaxamento foram aparentemente menos intensos e mais curtos em especial em 1992 (ver Fig. 3.7). Os

eventos de afloramento na costa sudoeste nos anos 1991-1992, que podem afectar a costa algarvia de forma indirecta (Fiúza, 1983; Monteiro *et al.*, 1983; Sousa & Bricaud, 1992; Relvas, 1999), foram igualmente mais intensos e prolongados na Primavera (Março-Maio) e mais fracos e persistentes no Verão (ver Moita *et al.*, 1998). Contudo, os valores mínimos de transporte de Ekman observados neste estudo (ca. $-1500 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{km}^{-1}$) foram claramente superiores aos mínimos geralmente associados à costa oeste (-5000 a $-4000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{km}^{-1}$; Mendes, 1997, 1999; Moita, 2001) onde o sistema de afloramento é geralmente mais intenso e persistente (Fiuza, 1984; Sousa & Bricaud, 1992; Relvas, 1999).

No geral, o padrão observado, com eventos mais intensos no final do Inverno ou Primavera, não coincidiu com o geralmente associado à costa algarvia e restante costa oeste portuguesa. O padrão geralmente descrito refere eventos mais frequentes e intensos no período de Verão e eventos esporádicos e pouco intensos no Inverno (Wooster *et al.*, 1976; Fiuza *et al.*, 1982; Fiúza, 1983, 1984; Sousa & Bricaud, 1992), embora com sazonalidade menos notória no Algarve (Relvas, 1999). Porém, Mendes (1997) e Moita *et al.* (1998) referem a ocorrência de afloramento mais intenso na Primavera na costa oeste portuguesa, no período de 1990-1995, e Vargas *et al.* (2003) referem afloramento costeiro mais intenso na costa algarvia no Inverno, no período de 1993-1999. No geral, os diferentes padrões observados podem traduzir a variabilidade de longo período deste fenómeno, eventualmente associada à Oscilação do Atlântico Norte, e recentemente analisada na costa oeste portuguesa (Borges *et al.*, 2003; Mason *et al.*, 2005; Santos *et al.*, 2005).

4.4.2 Dinâmica da comunidade fitoplanctónica

A concentração de clorofila *a* (Chl *a*) na Estação Barra ($0,3-4,8 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$) apresentou uma amplitude de variação sazonal nitidamente inferior à observada na Estação Laguna (16x *versus* 100x). Dado o reduzido tempo de residência da massa de água na Estação Barra, inferior a 20 h (Neves & Martins, 1996), as populações observadas nesta zona devem reflectir basicamente a advecção do fitoplâncton a partir da zona costeira adjacente (ver Muylart & Raine, 1999), em particular nas situações de enchente e preia-mar. As concentrações de clorofila *a* obtidas enquadram-se na gama de valores geralmente referida para as barras da Ria Formosa e para a zona costeira adjacente ($0,1-8,0 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$; Assis *et al.*, 1984; Benoliel, 1984, 1985, 1989; Pisarra *et al.*, 1990; Broeckel, 1990a; Thiele-Gliesche, 1992; Pisarra *et al.* 1993; Cavaco *et al.*, 1995; Palma, 1996; Moita, 2001). Porém, em 27 Fevereiro 2005, foi observado um “bloom” de fitoplâncton na costa algarvia de dimensões notoriamente superiores às descritas previamente. Assumindo uma razão C:Chl*a* de $50 \text{ mgC} \cdot (\text{mg clorofila } a)^{-1}$ (Parsons & Takahashi, 1975), a biomassa total de fitoplâncton foi equivalente a uma concentração de clorofila *a* de $18 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$. A abundância de fitoplâncton no decorrer do presente estudo

($0,7-62,9 \times 10^6$ células.L⁻¹) foi notoriamente superior à obtida em estudos anteriores da costa portuguesa que referem abundâncias máximas entre $0,5-1,0 \times 10^6$ células.L⁻¹ (Mendes, 1997, 1999; Moita, 2001). Esta discrepância deveu-se ao elevado contributo do picofitoplâncton e nanofitoplâncton (96% abundância e 48% biomassa), grupos não avaliáveis de forma quantitativa com microscopia de inversão. Porém, tal como previamente referido, a contribuição de *taxa* mais raros foi obviamente subestimada no presente estudo.

A relação positiva e significativa ($p < 0,05$) entre a concentração de clorofila *a* e a biomassa fitoplanctónica na Estação Barra (ver Fig. 3.17) traduziu-se numa razão C:Chla de $96,4 \pm 6,4$ mg.C.(mgChla)⁻¹, similar aos valores referidos para vários ambientes costeiros expostos (8-300, ver Odate *et al.*, 1993 e referências associadas; Garrison *et al.*, 2000; Obayashi & Tanoue, 2002; Chang *et al.*, 2003b). Os valores relativamente elevados no Verão (50-140) podem ter resultado da fotoadaptação a intensidades luminosas elevadas (Sinclair, 1978; Zonneveld, 1998).

Apesar da reduzida frequência de amostragem da Estação Barra, foi observado um ciclo sazonal nítido mas variável em função da fase de maré amostrada. A variabilidade associada às situações de baixa-mar e vazante foi claramente unimodal com valores máximos de abundância, biomassa e clorofila *a* no Verão e mínimos no Inverno. Este padrão reflectiu a situação no interior da Ria Formosa, discutida na secção anterior. Porém, a variação sazonal em situação de preia-mar e enchente apresentou um padrão bimodal com máximos intensos na Primavera e no final do Verão (biomassa) ou Outono (clorofila *a*) e valores mínimos no Verão e Inverno (ver Figs. 3.15 B e 3.16 B). Estes máximos de biomassa foram claramente observados, embora com intensidade variável, em preia-mar e meia-enchente. Este facto indica que os “blooms” observados podem ter afectado uma área relativamente extensa da região costeira adjacente à Ria Formosa e não parecem ter resultado da amostragem pontual de agregados de fitoplâncton. Tal como geralmente referido para a costa algarvia (Marques, 1988; Brockel, 1990a; Moita, 2001) e para outros sistemas costeiros (Holligan & Harbour, 1977; Maddock *et al.*, 1981; Wafar *et al.*, 1983; Roden, 1984; Smetacek, 1985; Zijlstra, 1988; Fernandes & Bode, 1994; Marty *et al.*, 2002), a biomassa da comunidade fitoplanctónica associada aos “blooms” de Março 1991, Setembro 1991 e Maio 1992 foi dominada por diatomáceas.

Os “blooms” observados na Estação Barra em situação de maior influência costeira aparentemente não influenciaram a dinâmica fitoplanctónica na Estação Laguna. De facto, as biomassas elevadas observadas em Março 1991, Setembro 1991 e Maio 1992 em situação de enchente e preia-mar sofreram uma acentuada redução nas fases de baixa-mar e vazante seguintes. Assim, a biomassa importada durante estes eventos (Fig. 3.34) parece ser retida ou consumida na zona mais exterior da Ria Formosa. Uma situação análoga foi referida por Mandelli *et al.* (1970) para um sistema lagunar em

Long Island (EUA). Porém, as regiões exteriores de alguns sistemas lagunares ou estuarinos apresentam “blooms” secundários na Primavera associados ao “bloom” de Primavera na região costeira adjacente (Cadée & Hegeman, 1974; Nixon & Lee, 1981; Iriarte & Purdie, 1994; ver Facca *et al.*, 2002).

No geral, o ciclo bimodal observado em situação de máxima influência costeira, com máximos na Primavera e final de Verão-Outono, repetiu-se nos dois anos amostrados, apesar do atraso relativo dos “blooms” em 1992 (ver Fig. 3.15 B). Este ciclo sazonal bimodal reflectiu o padrão geralmente descrito para ambientes costeiros expostos de clima temperado (Harris, 1986; Cébrian & Valiela, 1999). Valores máximos de biomassa e produção fitoplanctónica foram igualmente observados na Primavera e Outono em diversas barras da Ria Formosa (Assis *et al.*, 1984; Marques, 1988; Brockel, 1990a; Falcão *et al.*, 1991) e no período de final de Inverno-Primavera na costa algarvia (Pisarra *et al.*, 1993; Cavaco *et al.*, 1995; Pelíz & Fiúza, 1999; Moita, 2001). A existência de “blooms” no final de Verão-Outono, menos intensos, foi igualmente documentada para a zona costeira portuguesa (Palma, 1996; Moita, 2001). Contudo, este padrão pode eventualmente ser alterado pela acção de eventos de afloramento costeiro. Estes eventos podem dar origem a agregados de fitoplâncton com concentrações de clorofila *a* pontual e excepcionalmente elevadas no período de Verão (1288 $\mu\text{g.L}^{-1}$, Sampayo & Cabeçadas, 1981).

No contexto do ciclo bimodal clássico, o “bloom” de Primavera representa a resposta do fitoplâncton ao aumento de I_m . Este aumento pode resultar do aumento da intensidade luminosa à superfície, associado ao início da estratificação térmica com formação da termoclina sazonal, e/ou da diminuição da turbulência na camada de mistura (ver revisão Miller, 2004). A regulação exógena da eclosão de cistos de diatomáceas pode igualmente explicar este evento (Eilertsen *et al.*, 1995). No geral, este modelo prevê a limitação do crescimento do fitoplâncton pela luz antes do início do “bloom” e pela concentração de nutrientes no final e após o mesmo (Harris, 1986). De facto, os valores de I_m estimados, de forma grosseira, para a camada de mistura na plataforma algarvia foram similares ou inferiores ao nível crítico de Riley (1957) entre Dezembro e Março-Abril (ver Fig. 3.2), facto que pode explicar a ocorrência dos “blooms” de Primavera em Março 1991 e Maio 1992. Em paralelo, os níveis de I_m estimados para a plataforma continental algarvia foram superiores ao nível geralmente considerado saturante (200-300 $\mu\text{E.m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$: Langdon, 1987; Tang, 1995), apenas pontualmente, no período de Julho-Agosto 1991. Os níveis de saturação obtidos experimentalmente para a comunidade fitoplanctónica na costa galega (78-252 $\mu\text{E.m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, Inverno-Verão: Bode & Varela, 1998b) foram excedidos a partir de Maio.

Contudo, é importante enfatizar que a ocorrência do “bloom” de Primavera não implica obrigatoriamente a estratificação prévia da coluna de água (Towsend *et al.*, 1994; van

Haren *et al.*, 1998). De facto, o “bloom” observado em 27 Fevereiro 2005 na zona costeira adjacente à Ria Formosa ($900 \mu\text{gC.L}^{-1} \cong 18 \mu\text{g Chla.L}^{-1}$) ocorreu num período em que a estratificação térmica da coluna de água foi pouco provável (15°C , ver Afonso-Dias, 1996a) e coincidiu com um período de redução significativa da velocidade do vento e da agitação marítima, e de aumento da intensidade da radiação (Barbosa, dados não publicados).

Apesar da relação de causa-efeito por vezes estabelecida entre o “bloom” de Primavera na costa portuguesa e o afloramento costeiro (Mendes, 1997, 1999), e da ocorrência de um evento de afloramento forte no início de Março 1991 na costa algarvia (ver Fig. 3.7), o “bloom” de Março 1991 pode representar apenas uma resposta à melhoria do ambiente luminoso. De facto, o efeito estimulador do afloramento na zona costeira parece particularmente provável em períodos de depleção de nutrientes, isto é de maior estratificação térmica (fim de Primavera-Verão), e não em períodos de elevada mistura em que a concentração de nutrientes é geralmente elevada (Pissarra *et al.*, 1993; Cavaco *et al.*, 1995) e a limitação pela intensidade luminosa é provável, podendo então ser agravada (ex.: Outubro a Março). A coincidência entre estabilidade moderada e introdução de nutrientes, associada por exemplo às fases de transição afloramento-relaxamento, pode maximizar a produção fitoplanctónica (Figueiras & Niell, 1987b; Tilstone *et al.*, 1999).

A ocorrência do “bloom” de Primavera na costa algarvia entre Janeiro e Maio (anos 1991, 1992, 2005; Marques, 1988; Brockel, 1990a; Mendes, 1997, 1999; Pelíz & Fiuza, 1999; Moita, 2001) pode resultar da variação inter-anual de variáveis climatológicas, directamente associadas à intensidade de mistura e à estratificação da coluna de água, dos ciclos de afloramento ou da intensidade da predação, igualmente regulada positivamente pela temperatura (Smetacek, 1985; Gaard *et al.*, 1998; Smayda, 1998; Bustillos-Guzmán *et al.*, 1995). A existência de um mecanismo indutor da estratificação da coluna de água para além da temperatura, como a ocorrência de estratificação halina, pode permitir a antecipação deste “bloom”. Este efeito parece notório na costa noroeste portuguesa, devido à descarga fluvial associada a eventos de elevada pluviosidade (Ribeiro *et al.*, 2005). De igual forma, parece também importante na região da Baía de Cadiz impactada pelo Rio Guadalquivir, devido ao aumento da pluviosidade e ao degelo na Sierra Morena (Peliz & Fiúza, 1999).

Em 1992, a extensão relativa de um regime dominado pela convergência costeira até Março-Abril, particularmente nefasto para as diatomáceas (Malone, 1971a; Nogueira & Figueiras, 2005), e a ocorrência de ventos fortes ($>8 \text{ m.s}^{-1}$) na transição Março-Abril, associados a um evento de afloramento (ver Figs. 3.5 e 3.7), podem ter atrasado o “bloom” de Primavera. Porém, a hipótese de ocorrência de um “bloom” anterior a 18 Maio 1992, não detectado devido à reduzida frequência de amostragem, não pode ser

excluída. De facto, a contribuição relativamente elevada dos dinoflagelados em 18 Maio 1992 (26% biomassa), dominados por *Dinophysis* spp., parece indicar que o “bloom” não se encontrava na sua fase inicial, caracterizada geralmente pela dominância de diatomáceas.

A diminuição da biomassa fitoplanctónica após o “bloom” de Primavera é geralmente atribuída à limitação do crescimento por nutrientes (Miller, 2004). A informação disponível para as barras da Ria Formosa (Brockel, 1990; Newton, 1995) e para a costa sul e sudoeste indica que, com excepção da zona de contacto directo com o Rio Guadiana ou durante eventos de afloramento costeiro, a concentração de nutrientes na camada de mistura no período de estratificação térmica é muito reduzida (Benoliel, 1984, 1985, 1989; Pissarra *et al.*, 1993; Cavaco *et al.*, 1995; Falcão 1996; Mendes, 1996; Moita, 2001), podendo assim limitar o fitoplâncton. No ano de 1992, por exemplo, detectou-se uma redução na concentração de nutrientes, em particular sílica, a partir de Maio 1992 numa zona na plataforma algarvia a ca. de 26 km a oeste da Estação Barra (ver Anexo I, Cravo, 1996).

A realização de bio-ensaios com manipulação da intensidade luminosa ($3 \cdot I_m$) e da concentração de macronutrientes inorgânicos (adição de $50 \mu\text{M NO}_3^-$ e $3 \mu\text{M PO}_4^{2-}$) indicou a co-limitação do crescimento líquido do fitoplâncton por nutrientes ($p < 0,01$) e luz ($p < 0,05$) na plataforma algarvia em situação de pós-*bloom* de Primavera (15 Abril 2004: 17°C , DIN ($\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$) = $1,7 \mu\text{M}$, PO_4^{2-} = $0,3 \mu\text{M}$, SiO_4^{4-} = $2,1 \mu\text{M}$, $0,7 \mu\text{gChla.L}^{-1}$, Barbosa, dados não publicados). Todavia, em Fevereiro 2005, a dissipação do “bloom” resultou provavelmente da diminuição da intensidade luminosa na camada de mistura causada por um aumento significativo da nebulosidade e da ocorrência de um forte temporal (Barbosa, dados não publicados). Durante este evento, a altura significativa e a altura máxima da onda, medidas na bóia ondógrafo do Instituto Hidrográfico situada ao largo de Faro (<http://www.hidrografico.pt>), foram superiores a 3 m e 5 m, respectivamente.

O deficiente estado fisiológico do fitoplâncton, associado à limitação por nutrientes, pode aumentar a autólise e a taxa de sedimentação, em particular das diatomáceas microplanctónicas responsáveis pelos “blooms”. Este processo, eventualmente associado à agregação, pode representar uma via de remoção do “bloom” de Primavera (ver revisão Sarthou *et al.*, 2005). A predação pode igualmente contribuir para a diminuição da biomassa fitoplanctónica no período de Primavera-Verão (Uitto *et al.*, 1997; Strom *et al.*, 2001; Sarthou *et al.*, 2005). De facto, de acordo com Cunha (1993), os máximos relativos de biomassa de metazooplâncton na plataforma algarvia em Março-Abril, Julho-Agosto e Outubro podem constituir uma resposta aos “blooms” de fitoplâncton.

Porém, de acordo com a revisão recente de Calbet & Landry (2004), o principal predador do fitoplâncton em sistemas costeiros é o microzooplâncton que consome, em média, 60% da produção fitoplanctónica diariamente. De facto, o microzooplâncton, dominado por protistas fagotróficos, removeu 45% da produção fitoplanctónica diária em experiências de diluição (Landry & Hassett, 1982) efectuadas em situação de “bloom” de Primavera na plataforma algarvia (30 Março 2001: 15,5°C, 4,6 µg Chl a .L $^{-1}$; Barbosa, dados não publicados). Atendendo a que o impacto do microzooplâncton sobre o fitoplâncton parece relacionar-se positiva e significativamente com a temperatura em vários sistemas marinhos (Burkill *et al.*, 1993a, 1995; Verity *et al.*, 2002a,b), este grupo pode representar um importante processo de remoção do fitoplâncton na costa algarvia. A predação pelo microzooplâncton constitui o principal mecanismo de remoção da produção fitoplanctónica durante “blooms” associados a eventos de afloramento de Verão na costa noroeste da Península Ibérica (Fileman & Burkill, 2001; Olli *et al.*, 2001; Bode *et al.*, 2003). No presente estudo, os ciliados apresentaram abundâncias máximas em Março 1991 e máximos relativos em Outubro 1991 (ver Fig. 3.9 B), coincidentes ou posteriores aos “blooms” de Março 1991 e Setembro 1991. Todavia, dado que os ciliados são geralmente considerados predadores de nanoplâncton, esta associação pode não reflectir uma relação predador-presa (ver Brussard *et al.*, 1995; Tamigneaux *et al.*, 1997; ver Capítulo V).

Apesar da ocorrência de diversos ciclos de afloramento-relaxamento no período de Primavera-Verão, as biomassas fitoplanctónicas após o “bloom” de Primavera foram relativamente reduzidas sendo o segundo “bloom” de fitoplâncton observado apenas em Setembro de 1991 e Outubro de 1992. Contudo, a origem destes eventos pode ter sido distinta. A análise de dados históricos e contemporâneos da plataforma sul e sudoeste indica que no mês de Setembro ainda se regista uma nítida estratificação térmica da coluna de água, a qual entra em regressão a partir de Novembro (ver Relvas, 1999; Afonso-Dias, 1996a; Mendes, 1997; Moita, 2001). De facto, a diferença entre a temperatura da água e do ar, indicadora geral do período de mistura convectiva da coluna de água, foi notoriamente superior entre Outubro e Março (ver Fig. 3.4). A distribuição da temperatura superficial da água um dia após a amostragem de Setembro 1991 evidenciou uma nítida situação de afloramento costeiro em toda a plataforma algarvia, com alguns filamentos a atingir a isobatómica dos 2000 m (Fig. 3.8). De facto, a temperatura da água na Estação Barra, em situação de preia-mar (16°C), foi claramente inferior à temperatura média de uma estação de referência da NODC (*National Oceanographic Data Center*), situada ao largo da costa algarvia, no mês de Setembro (22,5°C, Relvas, 1999).

Assim, o afloramento de águas sub-superficiais, do ramo subtropical da Água Central Oriental do Atlântico Norte (ver Mendes, 1997), frias e ricas em nutrientes novos, pode ter contribuído para a ocorrência do “bloom” de fitoplâncton em Setembro 1991. Em

consequência, as concentrações de nutrientes na plataforma continental algarvia em Setembro 1991 exibiram um aumento notório (Cravo, 1996; ver Anexo I). Na costa oeste portuguesa, na costa oeste algarvia (Pisarra *et al.*, 1993; Cavaco *et al.*, 1995; Mendes, 1997; Moita, 2001), na costa galega (Bode *et al.*, 1996; Bode & Varela, 1998b; Joint *et al.*, 2001a,b; Varela *et al.*, 2001; Rodriguez *et al.*, 2003) e em outros sistemas de afloramento costeiro (Malone, 1971; Furnas & Mitchell, 1986; Ishizaka *et al.*, 1986; Newer & Cowles, 1994; Mitchell-Innes *et al.*, 1999), estes eventos são responsáveis por “blooms” de diatomáceas no Verão, por vezes mais intensos que os observados na Primavera, alterando assim o ciclo bimodal clássico. A ocorrência de “blooms” de fitoplâncton no início de Outono associados a eventos de afloramento e não ao ciclo sazonal de estratificação-destratificação foi igualmente referida para a zona costeira galega (Varela *et al.*, 2001).

A aparente ausência de resposta da comunidade fitoplanctónica aos outros eventos de afloramento na Primavera-Verão pode ter resultado da rápida resposta dos seus predadores (ver Figueiras *et al.*, 2002) e/ou da sua reduzida duração ou intensidade (ver Fig. 3.7). Em particular nos períodos de maior estratificação térmica, a intensidade do afloramento pode não ter sido suficiente para erodir a picnoclina. A última hipótese parece suportada pela variação semanal da concentração de nutrientes na plataforma continental algarvia no período de Maio 1991 a Setembro 1991, que exibiu máximos notórios, a nível de todos os nutrientes, apenas em Setembro 1991 (Cravo, 1996; ver Anexo I). Porém, dado que a resposta do fitoplâncton a eventos de afloramento apresenta uma forte variabilidade de curto período (Brown & Field, 1986; Barbosa *et al.*, 2001; Pitcher *et al.*, 1991; Joint *et al.*, 2001a,b) e pode incluir um forte declínio inicial ou um aumento já na fase de relaxamento/estratificação ou mesmo de convergência (Barlow, 1982; Brown & Field, 1986; Mitchell-Innes & Walker, 1991; Pitcher *et al.*, 1991; Joint *et al.*, 2001b; Campillo-Campbell & Gordo, 2004), a resposta pode não ter sido detectada devido à reduzida frequência de amostragem.

A diferença relativamente reduzida entre a temperatura do ar e da água em Outubro 1992 (Fig. 3.4) parece indicar que o “bloom” de Outubro 1992, dominado por diatomáceas, aproximou-se mais do modelo clássico. No geral, este representa a resposta de uma comunidade fitoplanctónica limitada pelo ambiente nutricional à erosão da termoclina sazonal e consequente injeção de nutrientes na camada eufótica (ver Miller, 2004). A ocorrência de “blooms” de fitoplâncton no Outono (Outubro-Novembro) foi previamente observada na zona costeira adjacente à Ria Formosa (Marques, 1988; Broeckel, 1990a) e em diversas costas expostas do Atlântico noroeste e Mediterrâneo (Holligan & Harbour, 1977; Maddock *et al.*, 1981). Tal como na maior parte dos sistemas temperados (Cebrián & Valiela, 1999), este “bloom” foi menos intenso que o de Primavera.

4.4.3 Dinâmica de grupos específicos de fitoplâncton

A variabilidade sazonal da estrutura dimensional da comunidade fitoplanctónica foi claramente distinta no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) e na zona costeira adjacente (Estação Barra). Na última zona, a contribuição relativa dos grupos de menores dimensões, picofitoplâncton e nanofitoplâncton, para a biomassa de fitoplâncton foi menos variável e geralmente superior a 60% no período de Outono-Inverno (ver Fig. 3.32). Os períodos de Primavera e Verão apresentaram uma variabilidade acentuada em associação com a ocorrência dos "blooms" de diatomáceas, em Março 1991 e Setembro 1991. Durante este período, a contribuição relativa do microfitoplâncton variou entre 17% e 90% e foi superior a 80% durante os "blooms". As contribuições do microfitoplâncton (4-90%) e picofitoplâncton (0,6-32%) para a biomassa fitoplanctónica na Estação Barra, em situação de maior influência costeira, foram próximas das referidas para o microfitoplâncton (15-75%, Bode *et al.*, 1994) e picofitoplâncton (0,5-57%, Rodriguez *et al.*, 2003) na costa galega. Estas alterações foram essencialmente provocadas pela elevada amplitude de variação sazonal do microfitoplâncton, em particular das diatomáceas. A menor amplitude de variação das classes dimensionais inferiores, picofitoplâncton e nanofitoplâncton, pode traduzir o maior acoplamento entre o crescimento e a remoção, dominada pela predação exercida por protistas fagotróficos (Riegman *et al.*, 1993; Kamiyama, 1994; Strom *et al.*, 2001; Verity *et al.*, 2002a).

A dominância de classes dimensionais superiores, geralmente diatomáceas, durante os "blooms" de fitoplâncton na Primavera e/ou Outono e classes dimensionais inferiores, geralmente flagelados e picofitoplâncton, no restante período, em particular no Verão, é também referida para diversos ambientes costeiros expostos (Malone & Chervin, 1979; Maita & Odate, 1988; Kuparinen, 1987; Nielsen & Richardson, 1989; Haigh *et al.*, 1992; Odate *et al.*, 1993; Bustillos-Guzmán *et al.*, 1995; Tamigneaux *et al.*, 1995; Mousseau *et al.*, 1996; Tamigneaux *et al.*, 1999; Agawin *et al.*, 1998; Rodriguez *et al.*, 2000; Lohrenz *et al.*, 2002; Marty *et al.*, 2002; Ansotegui *et al.*, 2003), incluindo a costa galega (Bode *et al.*, 1994; Varela *et al.*, 2001). A dominância da comunidade fitoplanctónica no período de Outono-Inverno por classes dimensionais inferiores foi igualmente referida para diversos sistemas costeiros expostos (Levasseur *et al.*, 1984; Furnas & Mitchell, 1986; Joint *et al.*, 1986; Harris *et al.*, 1987; Riegman *et al.*, 1993; Verity *et al.*, 1993b; Rodriguez *et al.*, 2000; Marty *et al.*, 2002), incluindo a costa galega (Bode & Varela, 1998b; Varela *et al.*, 2001; Figueiras *et al.*, 2002; Rodriguez *et al.*, 2003). No caso da costa portuguesa, Mendes (1996) e Moita (2001) referem igualmente uma contribuição máxima de cocolitoforídeos, incluídos neste estudo no grupo dos flagelados plastídicos, no período de Inverno. Tal como no presente estudo, o aumento relativo do microfitoplâncton no Verão, em associação com eventos de afloramento costeiro, foi observado em outros sistemas de afloramento costeiro (Malone, 1971a; Furnas &

Mitchell, 1986; McMurray *et al.*, 1993) e especificamente na costa galega (Bode *et al.*, 1994).

4.4.3.1 Picofitoplâncton

A abundância de *Synechococcus* na Estação Barra, em situação de máxima influência costeira, apresentou um ciclo bimodal com máximos no Outono e máximos relativos na Primavera. Este padrão foi distinto do geralmente associado a sistemas costeiros expostos de clima temperado que apresentam abundâncias ou biomassas máximas no final da Primavera-Verão, mínimas no Inverno e uma relação geralmente significativa e positiva entre a abundância de cianobactérias e a temperatura (El Hagg & Fogg, 1986; Joint *et al.*, 1986; Jochem, 1988; Karlson & Nilsson, 1991; Kuosa, 1991; Odate *et al.*, 1993; Andersson *et al.*, 1994; Ferrier-Pagès & Rassoulzadegan, 1994; Tamigneaux *et al.*, 1995; Modigh *et al.*, 1996; Agawin *et al.*, 1998; Chiang *et al.*, 2002; Marty *et al.*, 2002; Ansotegui *et al.*, 2003; Chang *et al.*, 2003a; Rodriguez *et al.*, 2003; Tsai *et al.*, 2005). De facto, a temperatura é considerada um importante factor regulador do crescimento de *Synechococcus* em ambientes costeiros expostos (Kuosaa, 1991; Andersson *et al.*, 1994; Agawin *et al.*, 1998). Porém, apesar de menos numerosos, alguns estudos referem abundâncias (Larsson & Hagstrom, 1982; Waterbury *et al.*, 1986; Shapiro & Haugen, 1988; Mousseau *et al.*, 1996; Putland, 2000; Rodriguez *et al.*, 2000; Agawin *et al.*, 2003; Cermeno *et al.*, 2003; Chang *et al.*, 2003a) e taxas de crescimento máximas no período de Outono-Inverno (Ferrier-Pagès & Rassoulzadegan, 1994; Goericke, 1998; Chang *et al.*, 2003a).

No presente estudo, a ocorrência de abundâncias relativamente reduzidas no final de Outono-início de Inverno pode ter resultado da limitação do crescimento pelos valores relativamente reduzidos de temperatura e/ou intensidade luminosa (Campbell & Carpenter, 1986; Waterbury *et al.*, 1986; Kuosa, 1991; Modigh *et al.*, 1996; Agawin *et al.*, 1998). O aumento notório da abundância de *Synechococcus* em Fevereiro 1992, que antecedeu o aumento dos restantes grupos, em particular das diatomáceas, pode reflectir a menor intensidade luminosa de saturação das cianobactérias (Timmermans *et al.*, 2005) relativamente às diatomáceas (Sarhou *et al.*, 2005).

No Verão, as abundâncias de *Synechococcus* relativamente inferiores podem reflectir a limitação do crescimento pela reduzida concentração de nutrientes geralmente existente na zona costeira algarvia no período de maior estratificação (Pisarra *et al.*, 1993; Cavaco *et al.*, 1995; Moita, 2001). De facto, a intensificação da variabilidade quinzenal na Estação Laguna no período de Julho-Setembro 1991, com máximos acentuados de abundância em maré-viva (ver Fig. 3.19 A), pode reflectir o aumento da concentração de nutrientes causado pela maior turbulência nesta situação (Roden, 1994; Sin *et al.*, 1999). Apesar de geralmente considerado um grupo particularmente

bem adaptado a condições de oligotrofia (Raven 1986; Timmermans *et al.*, 2005), a limitação do crescimento de *Synechococcus* pelo ambiente nutricional foi comprovada experimentalmente (Agawin *et al.*, 2000b) e sugerida para vários sistemas costeiros expostos (Nakamura *et al.*, 1993; Ferrier-Pagès & Rassoulzadegan, 1994; Rodriguez *et al.*, 2000; Brown *et al.*, 2002; Agawin *et al.*, 2003). De acordo com Waterbury *et al.* (1986) e Agawin *et al.* (2003), a sua ocorrência pode explicar abundâncias relativamente reduzidas no Verão e máximas no Outono, em associação com a erosão sazonal da termoclina.

A resposta de *Synechococcus* ao evento de afloramento costeiro observado no início de Setembro 1991 parece ter ocorrido após a resposta das diatomáceas. De facto, as diatomáceas apresentaram abundâncias máximas em 12 Setembro 1991 enquanto as cianobactérias parecem ter apresentado máximos absolutos entre 20 e 25 de Setembro (ver setas Fig. 3.19). Joint *et al.* (2001b), Shalapyonok *et al.* (2001) e Sherr *et al.* (2005) referem igualmente a resposta posterior do picofitoplâncton a eventos de afloramento costeiro. Este desfasamento pode resultar do maior potencial de crescimento das diatomáceas perante as elevadas concentrações de nutrientes associadas à fase inicial do ciclo de afloramento-relaxamento (Furnas, 1990; Crosbie & Furnas, 2001). No caso de *Synechococcus*, a toxicidade associada ao aumento da concentração de compostos metálicos nas águas afloradas (ex.: cádmio) foi recentemente sugerida por Sherr *et al.* (2005).

Para além da regulação do crescimento, o ciclo sazonal bimodal das cianobactérias integrou igualmente o efeito dos processos de remoção da biomassa como por exemplo a lise viral, a mortalidade natural e a predação exercida por protistas fagotróficos (ver revisão Veldhuis *et al.*, 2005). No presente estudo, e ao contrário dos resultados observados no interior da laguna, a percentagem de nanoflagelados applastídicos com conteúdos vacuolares contendo *Synechococcus* foi elevada e particularmente alta em Julho 1991. No geral, a coincidência entre abundâncias elevadas de *Synechococcus* e abundâncias reduzidas de nanoflagelados applastídicos e entre as fases de declínio de *Synechococcus* e as fases de acentuado crescimento líquido dos nanoflagelados applastídicos (Fig. 3.21) evidenciou a importância dos flagelados applastídicos na predação de *Synechococcus*, em especial na transição Primavera-Verão 1991 e na Primavera 1992. Assim, o aparente atraso relativo na resposta de *Synechococcus* ao evento de afloramento em Setembro 1991 pode ter reflectido o efeito da predação pelos nanoflagelados applastídicos.

Ao contrário do referido para o interior da Ria Formosa, o picofitoplâncton eucariótico representou apenas uma fracção reduzida do picofitoplâncton na Estação Barra. A variabilidade sazonal deste grupo na zona exterior foi menos ampla que a das cianobactérias e pareceu reflectir basicamente a dinâmica no interior da Ria. Os

estudos do picofitoplâncton eucariótico em ambientes costeiros expostos, em número notoriamente reduzido, indicam ciclos sazonais sem padrão definido (Ferrier-Pagès & Rassoulzadegan, 1994) e abundâncias ou biomassas máximas na Primavera (Thronsen, 1978; Rodriguez *et al.*, 2003), Verão (Hallegraeff, 1981; Odate, 1989; Tamigneaux *et al.*, 1995; Campbell *et al.*, 1998; Ansotegui *et al.*, 2003; Not *et al.*, 2004) e na transição Verão-Outono (Kuosa, 1991).

As abundâncias máximas de picofitoplâncton eucariótico no Verão são geralmente relacionadas com a elevada capacidade competitiva deste grupo perante concentrações reduzidas de nutrientes e com a resposta à elevação da temperatura e I_m (Tamigneaux *et al.*, 1995). Porém, no Verão, em situação de maior limitação de nutrientes, as cianobactérias podem apresentar uma vantagem competitiva relativamente aos piceucariotas devido à sua dimensão inferior, à capacidade de utilizar as ficobiliproteínas como reservas de azoto e à predação mais intensa sobre o picofitoplâncton eucariótico (Hall & Vincent, 1990; Tamigneaux *et al.*, 1995). Esta diferença reflecte-se geralmente na dominância relativa das cianobactérias e na ocorrência de abundâncias máximas de picofitoplâncton eucariótico imediatamente antes das abundâncias máximas de *Synechococcus* (Tamigneaux *et al.*, 1995; Mousseau *et al.*, 1996; Jordana *et al.*, 2001; Rodriguez *et al.*, 2003), tal como observado neste estudo. Ao contrário das cianobactérias, o picofitoplâncton eucariótico aparentemente não utilizou eficientemente o período de início de Outono e início de Primavera. Esta diferença pode traduzir o facto dos piceucariotas apresentarem intensidades luminosas de saturação superiores a *Synechococcus* (ver Veldhuis *et al.*, 2005).

4.4.3.2 Flagelados plastídicos

A abundância de flagelados plastídicos, dominados por células inferiores a 5 μm , apresentou uma variabilidade sazonal extremamente reduzida (ca. 7x, ver Fig. 3.22 B), tal como em outros sistemas costeiros expostos (Hallegraeff, 1981; Harris *et al.*, 1987; Haigh *et al.*, 1992; Brussard *et al.*, 1995; Bustillos-Guzmán, 1995; Bode & Varela, 1998b; Figueiras *et al.*, 2002; Rodriguez *et al.*, 2003), e abundâncias máximas no Verão e Primavera. A ocorrência de valores máximos de abundância ou biomassa de flagelados plastídicos ou de nanofitoplâncton na Primavera-Verão foi igualmente referida para outros sistemas costeiros expostos (Ibanez & Rassoulzadegan, 1977; Hallegraeff, 1981; Andersen & Sorensen, 1986; Haigh *et al.*, 1992; Verity *et al.*, 1999; Druzhkov & Druzhkova, 2000; Rodriguez *et al.*, 2000; Marty *et al.*, 2002) incluindo a costa galega (Figueiras *et al.*, 2002). Este facto pode reflectir a resposta do crescimento dos flagelados plastídicos ao aumento da temperatura e da intensidade luminosa (Andersson *et al.*, 1994; Tamigneaux *et al.*, 1995) ou resultar de uma vantagem competitiva em ambientes estratificados (Tamigneaux *et al.*, 1995; Tremblay *et al.*, 1997; Ansotegui *et al.*, 2003).

Devido às suas dimensões reduzidas e mobilidade, os flagelados plastídicos podem explorar com relativo sucesso ambientes com recursos (luz e nutrientes) reduzidos (Hallegraeff, 1981; Levasseur *et al.*, 1984; Nômann & Kaasik, 1992; Riegmann *et al.*, 1993) e adaptar-se assim a um largo espectro de condições ambientais (Inverno-Verão), facto que pode também explicar a dominância deste grupo no período de Outono-Inverno. Todavia, no interior da Ria Formosa, esta situação foi claramente causada pela maior intensidade de predação sobre as diatomáceas.

Dentro do grupo dos nanoflagelados plastídicos, estas características aplicam-se especialmente às criptofíceas, grupo adaptado a reduzidas intensidades luminosas (Klaveness, 1988), com velocidade de deslocamento relativamente elevada devido à sua dimensão superior (Sommer, 1988) e com elementos mixotróficos (Lewitus *et al.*, 1991). Na Estação Barra, as criptofíceas apresentaram uma reduzida variabilidade sazonal, com abundâncias máximas na Primavera (ver Fig.3.23 B). A ocorrência de densidades ou biomassas máximas de criptofíceas em diversos sistemas costeiros expostos é geralmente observada na Primavera e/ou Verão (Thronsen, 1969; Ibanez & Rassoulzadegan, 1977; Kuparinen, 1987; Jochem, 1990; Haigh *et al.*, 1992; Brussard *et al.*, 1995; Han & Furuya, 2000; Marty *et al.*, 2002; Rodriguez *et al.*, 2003; Varela *et al.*, 2005). Ao contrário do observado no interior da Ria Formosa, as criptofíceas constituíram o grupo dominante de flagelados plastídicos apenas numa ocasião (Junho 1991) e representaram, em média, 13% da biomassa fitoplanctónica (ver Fig. 3.32). De facto, apesar de geralmente consideradas um grupo estável e persistente em diversos sistemas costeiros expostos, o seu contributo é geralmente reduzido, inferior a 26% da biomassa de fitoplâncton (Hood *et al.*, 1992; Gustillos-Guzmán *et al.*, 1995; Joint *et al.*, 2001c; Rodriguez *et al.*, 2003).

O reduzido período de dominância das criptofíceas, flagelados com dimensões superiores a 5 µm, relativamente aos restantes flagelados, dominados por células inferiores a 5 µm, pode ter resultado de um diferencial de crescimento entre os dois grupos ou do maior impacto dos processos de remoção sobre as criptofíceas. Dado que as criptofíceas são consideradas um grupo com potencial de crescimento relativamente reduzido (ver Secção 4.3.2.3), a sua ingestão selectiva pelo microzooplâncton (Blackbourn, 1974; Burkill *et al.*, 1987; McManus & Ederington-Cantrell, 1992; ver Tamigneaux *et al.*, 1995) e a sua ingestão por uma maior diversidade de predadores, incluindo metazoários holoplanctónicos (Klaveness, 1988; Sterner, 1989; Jonsson & Tiselius, 1990), podem explicar seu contributo reduzido relativamente aos restantes nanoflagelados plas-tídicos, de dimensões inferiores.

A relativa estabilidade dos flagelados plastídicos na zona costeira adjacente à Ria resultou certamente de um acoplamento íntimo entre os processos de crescimento e

remoção. O microzooplâncton, dominado por protistas fagotróficos, é geralmente considerado o principal predador destes fitoplanctontes, facto igualmente observado no interior da Ria Formosa. A taxa de predação do microzooplâncton é frequentemente idêntica à taxa de crescimento dos flagelados plastídicos ou do nanofitoplâncton, impedindo assim a ocorrência de “blooms” intensos na maior parte do ciclo anual (Paranjape, 1990; Riegmann *et al.*, 1993; Kamiyama, 1994; Brussard *et al.*, 1995; Gallegos *et al.*, 1996; Strom & Strom, 1996; Granéli & Turner, 2002; Katechakis *et al.*, 2002; Strom *et al.*, 2001).

Ao contrário das associações positivas entre ciliados e flagelados plastídicos ou nanofitoplâncton referidas para diversos ambientes costeiros expostos (Ibanez & Rassoulzadegan, 1977; Admiraal & Venekamp, 1986; Haigh *et al.*, 1992; Bernard & Rassoulzadegan, 1994; Kamiyama, 1994; Verity *et al.*, 1999; Rodriguez *et al.*, 2000; Strom *et al.*, 2001; ver Druzhkov & Druzhkova, 2000), neste estudo não se registou uma relação significativa entre os dois grupos. Porém, densidades relativamente elevadas de flagelados plastídicos (Agosto-Setembro 1991; Dezembro 1991-Janeiro 1992) coincidiram com abundâncias de ciliados relativamente reduzidas e fases de acentuada diminuição da abundância de ciliados coincidiram com fases de aumento da concentração dos flagelados plastídicos (ver Fig. 3.25 B). Assim, a diminuição da densidade de ciliados nestes períodos pode ter permitido o aumento da abundância de flagelados plastídicos. No caso específico das criptofíceas, a diminuição observada no final da Primavera pode igualmente reflectir o seu consumo directo por metazooplanctontes, mais abundantes no Verão (Cunha, 1993), ou pelo ciliado *Mesodinium rubrum* que atingiu densidades relativamente elevadas entre Junho e Agosto 1991 (ver Fig. 3.25 A). Este ciliado parece ter exercido um papel regulador importante no interior da Ria Formosa (ver Secção 4.3.2.3).

Ao contrário das diatomáceas, os flagelados plastídicos aparentemente não responderam de forma tão intensa ao evento de afloramento costeiro em Setembro 1991. Este facto é igualmente referido para outros sistemas sujeitos a afloramento costeiro (Malone, 1971a; Furnas & Mitchell, 1986; Bode *et al.*, 1994). Segundo Malone (1971a), apesar do crescimento do nanofitoplâncton poder ser superior ao do microfítoplâncton, a ausência de resposta pode representar a acção da predação por protistas fagotróficos e larvas de metazoários ou a exportação para a região oceânica por advecção horizontal das camadas superiores, associada ao transporte de Ekman para o largo.

4.4.3.3 Diatomáceas

Ao contrário do picofitoplâncton e flagelados plastídicos, a abundância e biomassa das diatomáceas na Estação Barra, em situação de máxima influência costeira,

apresentaram uma variação sazonal ampla (ca. 1000 x) e um ciclo sazonal bimodal com máximos de biomassa na Primavera (Março 1991, Maio 1992) e no final de Verão-Outono (Setembro 1991, Outubro 1992; ver Figs. 3.15 B e 3.28 B). De facto, as diatomáceas são geralmente responsáveis pelos “blooms” de fitoplâncton na generalidade dos sistemas costeiros temperados expostos (Maddock *et al.*, 1981; Harris *et al.*, 1987; McMurray *et al.*, 1993; Bustillos-Guzmán *et al.*, 1995; Bode & Varela, 1998b; Rodriguez *et al.*, 2000; Shineda *et al.*, 2001; Varela *et al.*, 2001; Figueiras *et al.*, 2002). Durante estes “blooms” as diatomáceas representaram entre 70% (Maio 1992) e 82% (Março 1991) da biomassa fitoplanctónica, valores similares aos apresentados por Figueiras *et al.* (2002) para “blooms” de diatomáceas na costa da Galiza.

A dominância das diatomáceas durante eventos de destabilização da coluna de água, associados ao ciclo sazonal de estratificação da coluna de água (Março 1991, Maio 1992, Outubro 1992) ou a eventos de afloramento costeiro (Setembro 1991), resultou provavelmente do seu elevado potencial de crescimento (Furuya *et al.*, 1986; Furnas, 1990), elevada velocidade máxima de utilização de nutrientes (Malone, 1971a) e/ou o maior tempo de resposta dos seus predadores (Riegman *et al.*, 1993; Brussard *et al.*, 1995; Gallegos *et al.*, 1996). No caso dos “blooms” associados a eventos de afloramento, a advecção vertical de diatomáceas existentes na massa de água aflorada, que sedimentaram em períodos de relaxamento-estratificação anteriores, pode igualmente explicar o sucesso deste grupo (Malone, 1971a).

No período de Outono-Inverno, que antecedeu os “blooms” de Primavera, a concentração relativamente reduzida de diatomáceas resultou provavelmente da limitação do crescimento pela reduzida intensidade luminosa (ver Miller, 2004). De facto, os valores de I_m previstos para a plataforma continental algarvia (ver Fig. 3.2) foram inferiores ao valor crítico de Riley (1957) e à intensidade de saturação referida para as diatomáceas (200-300 $\mu\text{Em}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; Langdon, 1987; Tang, 1995). No período de Inverno de 1991/1992 e em anos seguintes (Barbosa, dados não publicados), as espécies de diatomáceas dominantes foram *Chaetoceros* spp. e formas ticopelágicas (pinuladas não identificadas, *Diploneis*, *Pleurosigma*/*Gyrosigma*, *Paralia sulcata*). As formas ticopelágicas, indicadoras da mistura vertical da coluna de água e contacto com o ambiente sedimentar, foram igualmente referidas em situação idêntica em zonas costeiras do Atlântico Nordeste (Maddock *et al.*, 1981; Figueiras *et al.*, 2002) incluindo a plataforma continental portuguesa (Palma, 1996; Moita, 2001).

Neste estudo, as diatomáceas dominantes em situação de “bloom” associam-se aos estádios I ou II da sucessão de Margalef e incluíram estratégias r (*Chaetoceros*, *Thalassiosira*, *Leptocylindrus danicus*) e K (*Guinardia delicatula*, *Guinardia striata*). Com excepção de *G. striata* considerada uma espécie tipo S (*acquisitive*), as restantes são classificadas como tipo C-R (C: invasora/competidora; R: ruderal) no sistema de

classificação de Reynolds (ver Nogueira *et al.*, 2000 e Nogueira & Figueiras, 2005). No geral, estas espécies são frequentes em ambientes costeiros temperados durante “blooms” de Primavera e eventos de afloramento costeiro (Kilham & Kilham, 1980; Smayda, 1980; Furnas & Mitchell, 1986). Estas espécies foram observadas com frequência durante “blooms” de Primavera e Outono ou “blooms” associados a eventos de afloramento costeiro na costa portuguesa (Assis *et al.*, 1984; Marques, 1988; Brockel, 1990a; Mendes, 1997; Moita, 2001). *Guinardia striata*, em particular, foi referida como dominante ou co-dominante durante “blooms” de Primavera e eventos de afloramento no Verão na costa portuguesa (Mendes, 1997; Moita, 2001). *Guinardia striata* e *Guinardia delicatula* representaram 46% e 22% da biomassa total de fitoplâncton durante o “bloom” intenso observado em 27 Fevereiro 2005 (ca. 900 µgC.L⁻¹, Barbosa, dados não publicados).

A informação relativa ao ambiente nutricional na plataforma continental algarvia (Pissarra *et al.*, 1993; Cavaco *et al.*, 1995; ver Apêndice 2 em Newton, 1995; ver Anexo I; Cravo, 1996; Moita, 2001) indica que a reduzida abundância de diatomáceas entre os “blooms” de Primavera e final de Verão-Outono pode ter resultado da limitação do crescimento pela reduzida concentração de nutrientes, em particular sílica ou azoto. A limitação do crescimento das diatomáceas por sílica e/ou azoto no período de Verão foi igualmente referida para outros ambientes costeiros expostos de clima temperado (Mousseau *et al.*, 1996; Tamigneaux *et al.*, 1999; Townsend & Thomas, 2002). As perdas por sedimentação e/ou floculação, eventualmente agravadas pela limitação de nutrientes, podem igualmente explicar densidades reduzidas de diatomáceas entre “blooms” (ver revisão Sarthou *et al.*, 2005). A existência de concentrações elevadas de esteróis biomarcadores de diatomáceas no sedimento junto às barras da Ria Formosa na Primavera (Mudge *et al.*, 1999) pode constituir um argumento a favor desta via de remoção das diatomáceas após o “bloom” de Primavera.

Contudo, a intensificação da predação das diatomáceas por protistas fagotróficos (Paranjape, 1990; Strom & Strom, 1996; Strom *et al.*, 2001) ou metazoários (Malone, 1977b; Revelante & Gilmartin, 1992; Tamigneaux *et al.*, 1995; Mura *et al.*, 1996; Tamigneaux *et al.*, 1999; Han & Furuya, 2000; Rodriguez *et al.*, 2000) pode igualmente explicar a redução da abundância de diatomáceas entre os “blooms” de Primavera e final de Verão-Outono. De facto, as abundâncias máximas de copépodes no Outono e Primavera (A. Marques, dados não publicados) e os máximos relativos de biomassa de metazooplâncton em Março-Abril, Julho-Agosto e Outubro (Cunha, 1993), podem explicar esta redução.

A contribuição das diatomáceas para a abundância total de microfitoplâncton variou entre 50-77% no período de mistura (Novembro-Fevereiro) e 96-99% durante as situações de “bloom”. Estes valores aproximam-se dos valores médios referidos por Bode

et al. (1994) para a plataforma galega (35%, 50% e 85%, para situações de Inverno, estratificação e “bloom”, respectivamente). Contudo, mesmo no período entre os “blooms” (Abril-Agosto 1991), as diatomáceas representaram entre 50 a 94% da abundância total de microfitoplâncton na Estação Barra e os dinoflagelados foram claramente um componente menos relevante.

4.4.3.4 Dinoflagelados

Na Estação Barra, em situação de maior influência costeira, os dinoflagelados apresentaram um ciclo sazonal bimodal a nível da biomassa com máximos na Primavera (Maio 1992) e no Outono (Novembro 1991) que reflectiram o comportamento dos dinoflagelados microplanctónicos. Este padrão é distinto do classicamente referido para sistemas costeiros temperados onde os dinoflagelados apresentam abundâncias máximas e geralmente dominam a comunidade microfitoplanctónica no Verão (Revelante & Gilmartin, 1976; Holligan & Harbour, 1977; Roden 1984; Smetacek, 1985; Haigh *et al.*, 1992; Bustillos-Guzmán *et al.*, 1995; Rodriguez *et al.*, 2000). Para além das vantagens referidas anteriormente (ver Secção 4.3.2.5), neste período, a maior estratificação da coluna de água e a depleção de nutrientes favorecem os dinoflagelados, com capacidade de deslocamento entre a nutriclina e os níveis superficiais iluminados (Figueiras & Niell, 1987b; Figueiras & Pazos, 1991; Bode *et al.*, 1994; Mendes, 1997; Moita, 2001).

Apesar de não detectado directamente na Estação Barra, a ocorrência de um intenso “bloom” de dinoflagelados gimnodinóides microplanctónicos no interior da Ria Formosa (527×10^3 células.L⁻¹, Agosto 1991) foi associada à sua hipotética importação a partir da zona costeira adjacente (ver Secção 4.3.2.5). No período que antecedeu o “bloom”, a distribuição superficial da temperatura da água na costa algarvia indicou a acção da contra-corrente costeira (quente) junto à costa e a ocorrência de uma língua de água fria, associada ao centro de afloramento do Cabo S. Vicente, ao longo da vertente algarvia (ver Fig. 5.1 em Relvas, 1999; Relvas & Barton, 2005). Estas espécies associam-se frequentemente a correntes costeiras, zonas frontais ou frentes de afloramento costeiro (Smayda & Reynolds, 2001). Dado que a ocorrência de eventos de afloramento costeiro fracos ou moderados e breves em períodos de estratificação térmica, como os observados entre Julho e Agosto 1991, favorece os dinoflagelados na costa oeste portuguesa (Mendes, 1997; Moita *et al.*, 1998; Palma *et al.*, 1998; Moita & Silva, 2000) e que estes são mais abundantes na periferia de frentes de afloramento, em particular no Verão (Palma, 1996; Moita *et al.*, 1998), o seu crescimento e/ou acumulação nas zonas frontais referidas (contra-corrente costeira ou língua de água fria, Relvas, 1999) e o transporte posterior em direcção à Ria Formosa podem eventualmente explicar este evento. Independentemente da sua origem, a não detecção desta espécie na Estação Barra no dia 1 Agosto 1991, nas situações de preia-mar ou

enchente, pode ter sido causada pela sua advecção para o largo (em associação com a frente de afloramento) ou para este (em associação com a contra-corrente costeira) devido ao curto evento de afloramento gerado na costa algarvia no início de Agosto 1991 (Relvas, 1999; Fig. 3.7).

No geral, o contributo relativamente reduzido de dinoflagelados na Estação Barra, no período de Verão, pode resultar da amostragem de uma massa de água mais costeira e misturada, que desfavorece os dinoflagelados em detrimento das diatomáceas (ver Jones & Gowen, 1990). Contudo, na costa algarvia, com em outros ambientes costeiros submetidos a afloramento, a sucessão entre ciclos de afloramento-relaxamento e estratificação no período de Primavera-Outono impede geralmente a dominância de dinoflagelados e promove uma comunidade microfítotoplanctónica onde diatomáceas e dinoflagelados co-dominam, mesmo no período de Verão (Figueiras & Pazos, 1991; Bode *et al.*, 1994; Mendes, 1996; Nogueira *et al.*, 2000; Moita, 2001; Nogueira & Figueiras, 2005). Nestes sistemas, a abundância ou biomassa de dinoflagelados é geralmente superior em períodos de relaxamento, estratificação e, em particular, em períodos de convergência costeira (ver Moita, 2001; Nogueira & Figueiras, 2005).

De facto, a abundância de dinoflagelados na Estação Barra relacionou-se positiva e significativamente com o transporte de Ekman médio nos quatro dias que antecederam as colheitas. A abundância máxima registada em Junho 1991 (190×10^3 células.L⁻¹) ocorreu após um forte evento de convergência costeira enquanto as abundâncias relativamente elevadas em Novembro-Dezembro 1991 e mesmo em Maio 1992, foram antecedidas por um regime favorável à convergência costeira (ver Figs. 3.7 e 3.26). A convergência costeira elimina passivamente as diatomáceas e gera um nicho ecológico adequado a espécies com elevada mobilidade, como os dinoflagelados, com capacidade para minimizar os efeitos do afundamento da massa de água (Malone, 1971a; Figueiras *et al.*, 1996; Nogueira *et al.*, 2000).

A contribuição relativa dos dinoflagelados para a abundância total de microfítoplâncton foi igualmente superior no período de Outono-Inverno (ver Fig. 3.32), dominado por transportes de Ekman positivos, direccionados para a costa. O aumento da contribuição relativa dos dinoflagelados no período de Outono e/ou Inverno, dominado por convergência, foi igualmente referido para a costa galega (Bode *et al.*, 2004; Nogueira *et al.*, 2000; Nogueira & Figueiras, 2005; Varela *et al.*, 2005) e costa sudoeste portuguesa (Mendes, 1996; Palma, 1996; ver Moita, 2001).

Em Novembro 1991, por exemplo, a biomassa de dinoflagelados foi relativamente elevada ($33 \mu\text{gC.L}^{-1}$), apenas excedida em Maio 1992 (ver Fig. 3.26 B), e coincidiu com a contribuição máxima dos dinoflagelados para a biomassa fitoplanctónica (61%). Este evento foi dominado por microdinoflagelados gimnodinóides e *Ceratium limulus*.

Apesar de detectada na costa oeste portuguesa (Moita & Vilarinho, 1999) e no Mediterrâneo (Bode & Varela, 1998c; Polat *et al.*, 2000; Gómez & Gorski, 2003), *Ceratium limulus* é considerada uma espécie oceânica de águas sub-tropicais (Steidinger, 1997). De facto, não foi detectada em estudos recentes na costa portuguesa (Palma, 1996; Mendes, 1997, 1999; Moita, 2001), na costa Atlântica de Espanha (Bode & Varela, 1998c; Varela *et al.*, 1998) ou no Atlântico Nordeste (Dodge, 1993). Assim, a sua presença em Novembro 1991 na costa algarvia evidenciou não apenas o favorecimento de uma espécie com elevada mobilidade (Figueiras *et al.*, 1996), mas provavelmente a advecção de uma massa de água mais oceânica para a zona costeira, causada pela situação de convergência costeira que antecedeu a amostragem. Apesar de aparentemente menos provável, a hipótese de advecção de *Ceratium limulus* a partir do Mediterrâneo não pode ser excluída.

Tal como *Ceratium limulus*, outras espécies de dinoflagelados, diatomáceas (Fernández & Bode, 1994; Mendes, 1997) e cocolitoforídeos (Cachão *et al.*, 2000; Mendes, 1997; Moita, 2001) sub-tropicais e oceânicas foram igualmente detectadas no Inverno nas costas oeste portuguesa e espanhola e no Outono-Inverno na costa sul (Moita, 2001), em situação de convergência costeira. A ocorrência de fases designadas oceânicas durante o período de convergência costeira foi igualmente observada em outros sistemas de afloramento costeiro (Malone, 1971a).

5. Síntese final

Este estudo avaliou a estrutura, abundância e biomassa da comunidade de fitoplâncton no interior do sector oeste da Ria Formosa e numa região exterior, localizada na interface com a zona costeira adjacente. No interior da Ria Formosa, o programa de amostragem regular (descritivo) foi conjugado com uma estratégia experimental. A remoção dos predadores por filtração diferencial e a utilização de câmaras de difusão incubadas *in situ* possibilitou a análise do crescimento de grupos específicos de fitoplâncton e da predação exercida pelo microzooplâncton, numericamente dominado por protistas fagotróficos.

Durante a maior parte do ciclo anual, as condições ambientais no interior da Ria Formosa suportaram uma comunidade fitoplanctónica significativamente mais abundante que a observada na região exterior. Porém, a abundância de dinoflagelados plastídicos e *Synechococcus* foram significativamente superiores na zona exterior da Ria. A composição da comunidade a nível de classes dimensionais não foi muito distinta nos dois locais e, em média, o picofitoplâncton representou 82% da abundância de fitoplâncton nas duas estações. Porém, enquanto o nanofitoplâncton representou

51% da biomassa no interior da Ria Formosa, na Estação Barra os contributos do nano- e microfitoplâncton para a biomassa foram similares (36-41%).

As principais diferenças entre as duas estações registaram-se a nível da composição específica de cada classe dimensional. No interior da Ria Formosa o picofitoplâncton foi dominado por formas eucariotas e na zona exterior pela cianobactéria crocóide *Synechococcus*. No interior da Ria Formosa esta diferença reflectiu claramente um diferencial a nível da taxa de crescimento dos dois grupos. O nanofitoplâncton foi dominado por criptofíceas no interior da Ria Formosa e o contributo relativo de flagelados inferiores a 5 µm e dinoflagelados gimnodinóides foi superior na zona exterior. Em relação ao microfitoplâncton, o interior da Ria Formosa apresentou uma dominância de diatomáceas nanoplanctónicas coloniais (*Chaetoceros* spp., *Thalassiosira* spp.), consideradas formas oportunistas tipo r, enquanto a região exterior apresentou um contributo superior de diatomáceas com dimensões celulares superiores a 20 µm (*Guinardia striata*, *Guinardia delicatula*, *Dactyliosolen*). A variabilidade espacial referida reflectiu provavelmente diferenças a nível da concentração de macronutrientes inorgânicos e da sua variabilidade temporal nos dois ambientes, bem como a existência de uma densa comunidade de predadores bentónicos no interior da Ria Formosa.

Em situação de máxima influência costeira, a biomassa de fitoplâncton **na interface com a zona costeira adjacente** à Ria Formosa exibiu um ciclo anual bimodal com valores máximos na Primavera e no final do Verão-Outono. Este padrão, característico de sistemas costeiros temperados, provavelmente consequência da melhoria do ambiente luminoso induzida pelo início da estratificação térmica na Primavera e da melhoria do ambiente nutricional induzida pela erosão da termoclina sazonal no Outono. Porém, o “bloom” observado em Setembro 1991 associou-se a um evento de afloramento costeiro na costa algarvia. Estes “blooms” foram responsáveis pela importação anual líquida de biomassa fitoplanctónica da região costeira para o interior da Ria Formosa. Durante os “blooms” a comunidade fitoplanctónica foi dominada pelas diatomáceas cêntricas *Guinardia striata*, *Leptocylindrus danicus* e *Guinardia delicatula*. Porém, na maior parte do ciclo anual, o fitoplâncton foi constituído por formas picoplanctónicas e nanoplanctónicas cuja dimensão e/ou mobilidade permitem a exploração de ambientes com recursos (luz, nutrientes) reduzidos. A variabilidade sazonal de *Synechococcus* evidenciou a importância da predação exercida pelos nanoflagelados aplastídicos, em particular no período de Verão. O contributo dos dinoflagelados foi relativamente reduzido, mesmo no período de Verão entre os “blooms” de diatomáceas. Todavia, a sua importância aumentou no Outono, durante períodos dominados por convergência costeira, provavelmente devido à sua capacidade de minimizar o efeito do afundamento da massa de água.

O comportamento do fitoplâncton **no interior da Ria Formosa** foi claramente distinto e aparentemente mais controlado por processos de remoção da biomassa. A abundância, biomassa e produção do fitoplâncton exibiram um ciclo uni-modal com valores máximos no Verão e relações significativas com a temperatura (T) e a intensidade da radiação PAR na camada de mistura (I_m). A concentração máxima de clorofila *a* detectada neste estudo ($19 \mu\text{g.L}^{-1}$), superior aos valores geralmente referidos para a Ria Formosa, ocorreu numa situação que provavelmente permitiu uma maior estabilidade relativa da coluna de água. De facto, este evento ocorreu em situação de maré-morta, foi antecedido por um período de cerca de 5 dias com velocidades médias diárias do vento extremamente reduzidas (inferiores a 2 m.s^{-1}) e coincidiu com valores de I_m superiores a $310 \mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e com a temperatura máxima registada neste estudo (30°C). A variação sazonal da biomassa, concentração de clorofila *a* (Chl *a*) e produção fitoplanctónica traduziu, em parte, a variabilidade sazonal da taxa de crescimento *in situ*. A taxa de crescimento exibiu valores máximos no período entre o final da Primavera e o Verão e períodos de duplicação entre 9 h e 44 h. A utilização das variáveis compostas $\log(I_m * T)$ e $\log(\text{Chl } a * I_m)$, baseadas em variáveis de fácil aquisição, explicou 71% e 96% da variação observada na taxa de crescimento e na produção particulada do fitoplâncton, respectivamente.

A taxa de crescimento do fitoplâncton, em particular das diatomáceas, foi aparentemente controlada por I_m para valores inferiores a ca. $250 \mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e pela temperatura para valores de I_m superiores. No período de Verão, a diminuição da taxa de crescimento relativamente à taxa máxima de crescimento prevista para a temperatura *in situ* parece ter reflectido a limitação do crescimento pela disponibilidade de macronutrientes inorgânicos. Porém, no caso das diatomáceas, a observação de taxas de crescimento similares às taxas máximas previstas para este grupo no período de Primavera-Verão indicou claramente que a limitação do crescimento neste período do ciclo anual não parece provável. Este resultado pode reflectir a existência de pulsos de produção de nutrientes, por exemplo acoplados à ressuspensão semi-diurna do sedimento, e o seu armazenamento intra-celular pelas diatomáceas.

A importância dos processos de remoção da biomassa fitoplanctónica foi superior nos períodos de início de Primavera e final de Verão-Outono. Apesar da densa comunidade de moluscos bivalves, o microzooplâncton inferior a $100 \mu\text{m}$, dominado por protistas fagotróficos, representou o principal mecanismo de remoção do fitoplâncton no interior da Ria Formosa e removeu 44% da produção fitoplanctónica média por dia. Os impactos médios estimados para a advecção tidal e para a predação exercida pelos metazoários planctónicos e comunidade bentónica foram inferiores. Porém, no início da Primavera, a remoção da biomassa fitoplanctónica por advecção tidal e pela predação bentónica podem ter contribuído para o atraso relativo do “bloom” de fitoplâncton. O aumento da taxa de crescimento do fitoplâncton e a diminuição da taxa de predação exercida pelo

microzooplâncton, provavelmente associada à dominância da comunidade fitoplanctónica por diatomáceas coloniais, podem explicar a ocorrência do “bloom” no Verão. O declínio da biomassa fitoplanctónica no final de Verão-Outono pareceu essencialmente controlado por processos de remoção da biomassa e não pela limitação por recursos.

A comunidade fitoplanctónica exibiu uma sucessão distinta da geralmente associada a ambientes similares, com dominância de formas picoplanctónicas (picofitoplâncton eucariótico) e microplanctónicas (diatomáceas) no período de Verão e dominância de nanoflagelados plastídicos na Primavera e Outono-Inverno. A variabilidade sazonal das diatomáceas foi particularmente ampla enquanto o picofitoplâncton eucariótico e, em especial os nanoflagelados plastídicos, exibiram uma variabilidade sazonal inferior associada ao forte impacto da predação exercida pelo microzooplâncton. Na maior parte das experiências, a remoção de 80 a 95% da produção diária de picofitoplâncton eucariótico e de 52 a 110% da produção diária de flagelados plastídicos pelo microzooplâncton inferior a 100 µm dificilmente permite a ocorrência de “blooms” prolongados destes grupos na Ria Formosa. No caso das criptofíceas, que representaram 34% da biomassa de fitoplâncton no interior da Ria Formosa, a predação exercida pelos ciliados, em particular pelos tintinídeos na Primavera e pela espécie mixotrófica obrigatória *Mesodinium rubrum* no Verão, foi responsável pela notória redução deste grupo no final da Primavera-Verão. A cianobactéria *Synechococcus* relacionou-se negativa e significativamente com a temperatura e exibiu um ciclo sazonal claramente distinto do observado na maior parte dos sistemas costeiros. O comportamento deste grupo traduziu essencialmente a sua importação passiva a partir da zona costeira adjacente e a acção do microzooplâncton não foi significativa no interior da Ria Formosa. A ocorrência frequente de taxas de crescimento *in situ* nulas colocou a hipótese do crescimento deste grupo no interior da Ria Formosa se encontrar inibido por um composto ao qual *Synechococcus* seja mais sensível que os restantes fitoplanctontes, como por exemplo o cobre.

As diatomáceas apresentaram densidades máximas no interior da Ria Formosa no Verão, um período geralmente associado a concentrações mínimas de nutrientes. A reduzida importância das diatomáceas no período de Primavera e Outono-Inverno não se deveu ao crescimento mais rápido dos fitoplanctontes de menores dimensões mas à maior intensidade da predação sobre as diatomáceas. Em sistemas costeiros misturados com elevada densidade de moluscos bivalves, este padrão pode constituir uma regra e não uma excepção. Pelo contrário, no período de Verão, as diatomáceas apresentaram taxas de crescimento significativamente superiores aos flagelados plastídicos e este diferencial de crescimento, associado à predação intensa do picofitoplâncton e nanofitoplâncton, explicaram a ocorrência do “bloom” no Verão. A comunidade de diatomáceas na Primavera-Verão foi dominada por espécies com

elevadas taxas de crescimento *in situ*. Porém, no Outono-Inverno, a dominância de espécies pinuladas não coloniais, com reduzida taxa de crescimento no ambiente pelágico, traduziu a sua importação a partir do sedimento onde provavelmente exibiram taxas de crescimento superiores. *Skeletonema costatum* apresentou uma boa aclimação térmica ao longo do ciclo anual e as elevadas taxas de crescimento *in situ* face à reduzida contribuição desta espécie indicaram a sua predação selectiva por metazoários planctónicos ou bentónicos. No geral, o período de dominância das diatomáceas não se deveu apenas à predação mais intensa dos fitoplanctontes inferiores a 20 µm mas também ao crescimento mais rápido das diatomáceas. Ao contrário do padrão observado em diversos sistemas costeiros, o microfitoplâncton foi mais intensamente controlado pela predação que as classes dimensionais inferiores. Dado que a predação exercida pelo microzooplâncton inferior a 100 µm sobre as diatomáceas foi relativamente reduzida, a predação exercida pelos metazoários, especialmente, pelos bentónicos, parece representar o principal mecanismo de remoção deste grupo.

No geral, este estudo analisou a estrutura, abundância e biomassa da comunidade fitoplanctónica no interior da Ria Formosa e na interface com a zona costeira adjacente. O comportamento sazonal do fitoplâncton nos dois locais foi claramente distinto e, na zona exterior, observou-se uma dinâmica sazonal característica de ambientes costeiros expostos, aparentemente associada à disponibilidade de recursos. No interior da Ria Formosa, a análise quantitativa do crescimento *in situ* de grupos específicos de fitoplâncton e da sua predação pelo microzooplâncton permitiu identificar variáveis que regulam o crescimento e a biomassa de diversos grupos de fitoplanctontes e avaliar a sua importância relativa no controlo da composição e dinâmica sazonal do fitoplâncton. Ao contrário do padrão geralmente referido para os sistemas costeiros expostos e protegidos, as diatomáceas foram menos limitadas pelos recursos e mais intensamente reguladas pela predação. Apesar de fortemente controlados pela predação exercida pelo microzooplâncton, o picofitoplâncton e o nanofitoplâncton exibiram taxas de crescimento *in situ* que evidenciam uma limitação mais intensa, em particular no Verão.

A informação obtida alarga o conhecimento do fitoplâncton na área de estudo, particularmente deficitário no caso das classes dimensionais inferiores e da zona costeira adjacente à Ria Formosa. A avaliação dos mecanismos reguladores dos diferentes grupos funcionais de fitoplâncton no interior da Ria Formosa contribui para um conhecimento mais sólido e aprofundado do funcionamento deste sistema lagunar e pode ser especialmente útil para prever o seu comportamento face a alterações ambientais naturais ou induzidas pela acção antrópica.

CAPÍTULO IV

**Dinâmica sazonal do bacterioplâncton heterotrófico
no interior da Ria Formosa e na interface com
a zona costeira adjacente**

1. Introdução

O bacterioplâncton heterotrófico representa uma fracção importante da biomassa (Cho & Azam, 1990) e da respiração no ambiente pelágico (Cole & Pace, 1995; del Giorgio *et al.*, 1997) e é o principal consumidor do carbono orgânico dissolvido (DOC), o maior reservatório de carbono orgânico dos sistemas aquáticos, comparável ao conteúdo de CO₂ na atmosfera (Fuhrman, 1992; Hedges, 1992). O material orgânico dissolvido consumido pelas bactérias é respirado e mineralizado ou transformado em carbono orgânico particulado (POC) e canalizado para outros níveis tróficos através da sua ingestão por protistas fagotróficos (Azam *et al.*, 1983; del Giorgio & Cole, 1998). Esta transformação (DOC→POC), mediada quase exclusivamente pela bactérias heterotróficas, é a única forma de evitar a perda da matéria orgânica dissolvida para o biota. Para além da utilização de matéria orgânica dissolvida, as bactérias podem igualmente metabolizar matéria orgânica particulada (Chróst, 1990; Smith *et al.*, 1992) e competir com o fitoplâncton pela utilização de nutrientes inorgânicos (Caron *et al.*, 1988). Assim, as bactérias heterotróficas são importantes mediadoras dos processos biológicos de auto-purificação de massas de água naturais (Rheinheimer, 1994) e dos fluxos biogénicos verticais e horizontais de DOC e POC no sistema aquático (Legendre & Le Fèvre, 1995).

A biomassa e a produção do bacterioplâncton heterotrófico são controladas por processos de remoção da biomassa (Pace, 1988) e por variáveis reguladoras do crescimento. No primeiro grupo, destacam-se a predação exercida pelos protistas fagotróficos, em particular por nanoflagelados aplastídicos e nanociliados (Sherr *et al.*, 1989a; Sanders *et al.*, 1992; Solic & Krustolovic, 1994; González, 1999), e a lise viral (ver Fuhrman, 2000). O impacto da predação é geralmente superior em ambientes costeiros expostos pelo que outras formas de remoção, tais como a predação por filtradores bentónicos ou a lise viral, são provavelmente importantes em ambientes estuarinos (ver revisão Strom, 2000) ou nas zonas mais produtivas destes ambientes (Boissonneault-Cellineri *et al.*, 2001; Iriarte *et al.*, 2003). De uma forma geral, o impacto da predação parece superior (Pedrós-Alió *et al.*, 2000; Almeida *et al.*, 2001b; Choi *et al.*, 2003) mas, em alguns sistemas, o impacto dos vírus pode ser similar (Fuhrman & Noble, 1995) e, em situações ocasionais, superior ao impacto dos protistas fagotróficos (Weinbauer & Peduzzi, 1995b; Guixa-Boixereu *et al.*, 1999).

Relativamente à regulação directa do crescimento, a concentração e biodisponibilidade de substratos orgânicos (Ducklow & Carlsson, 1992; Conan *et al.*, 1999; Shiah *et al.*, 1999; Caron *et al.*, 2000) e a temperatura (White *et al.*, 1991; Autio, 1998; Zweifel, 1999; ver Pomeroy & Wiebe, 2001) são as variáveis mais frequentemente referidas

como limitantes para o crescimento do bacterioplâncton heterotrófico em diversos sistemas costeiros. A acção da temperatura parece menos relevante em sistemas costeiros menos eutrofizados (Wright & Coffin, 1984a; White *et al.*, 1991; ver Goosen *et al.*, 1997; Shiah *et al.*, 1999) e especialmente importante em ambientes estuarinos onde a limitação pelo substrato é pouco provável ou de curta duração (Hoch & Kirchman, 1993; Griffith *et al.*, 1994; Shiah & Ducklow, 1994a,b, 1995a; Revilla *et al.*, 2000; Schultz Jr. *et al.*, 2003; McManus *et al.*, 2004; Staroscik & Smith, 2004). Apesar de documentada em sistemas estuarinos (Shiah & Ducklow, 1994a), a limitação do crescimento bacteriano pela disponibilidade de nutrientes inorgânicos (N, P) parece ser mais frequente em sistemas mais oligotróficos (Zweifel *et al.*, 1993; Thingstad *et al.*, 1999; Caron *et al.*, 2000; Torrétón *et al.*, 2000; ver Williams, 2002).

O acoplamento entre o bacterioplâncton heterotrófico e o fitoplâncton, observado em diversos sistemas marinhos (Bird & Kalff, 1984; Cole *et al.*, 1988; White *et al.*, 1991) incluindo sistemas costeiros expostos (Fuhrman *et al.*, 1980; Lancelot & Billen, 1984; Kormas *et al.*, 1998; Poremba *et al.*, 1999) e protegidos (Ruble *et al.*, 1984; Admiraal *et al.*, 1985; Coffin & Sharp, 1987; Kirchman & Hosch, 1988; Malone *et al.*, 1991; Abreu *et al.*, 1992; Chin-Leo & Benner, 1992; Hoch & Kirchman, 1993; ver Goosen *et al.*, 1997; Sanudo-Wilhelmy & Taylor, 1999; Caroppo, 2002; Murrell, 2003), foi geralmente utilizado para demonstrar que a exsudação de DOC pelo fitoplâncton constitui a principal fonte de substrato orgânico para o bacterioplâncton. Recentemente, foi também demonstrada a importância relativa de processos de produção associados de forma indirecta ao fitoplâncton, através da lise viral ou da predação exercida por protistas fagotróficos e metazoários (Gobler *et al.*, 1997; Strom *et al.*, 1997; Barbosa *et al.*, 2001; ver Nagata, 2000).

Porém, a existência de fontes de matéria orgânica alóctones ao sistema pelágico, provenientes da comunidade bentónica, do sedimento ou de fontes terrestres pode justificar a relação fraca ou não significativa geralmente observada entre o fitoplâncton e o bacterioplâncton heterotrófico em diversos ambientes costeiros (Ducklow & Kirchman, 1983; Wright & Coffin, 1984a; Wright *et al.*, 1987; Kirchman *et al.*, 1989; Painchaud & Therriault, 1989; Findlay *et al.*, 1991; Chin-Leo & Benner, 1991; Malone *et al.*, 1991; Ducklow & Shiah, 1993; Hoppe *et al.*, 1996; Goosen *et al.*, 1997; Sosa-Ávalos *et al.*, 1997; Goosen *et al.*, 1999; Almeida *et al.*, 2002; Otero *et al.*, 2000; Iriarte *et al.*, 2003; Sousa *et al.*, 2003; Schultz Jr. *et al.*, 2003; Gocke *et al.*, 2004; Almeida *et al.*, 2005). No geral, a existência de fontes alóctones de matéria orgânica permite uma maior independência entre a produção primária autóctone e a produção secundária de bactérias e metazoários planctónicos e bentónicos o que pode constituir uma óbvia vantagem em termos de estabilidade e sustentabilidade de ecossistemas onde a biomassa e actividade dos produtores primários se encontre em risco (Werner & Hollibaugh, 1993; Findlay *et al.*, 1998).

A Ria Formosa é um sistema lagunar pouco profundo e misturado, com um contacto íntimo entre a coluna de água e o sedimento (Falcão, 1996; Machás *et al.*, 2003) e impactado por descargas de efluentes urbanos não tratados eficientemente até meados dos anos 90 (ver Baptista, 1993). Actualmente, de acordo com Santos *et al.* (2004), cerca de 78% do carbono alóctono importado a partir do efluente da Estação de Tratamento de Águas Residuais para o sector oeste da Ria Formosa (Verão 2002: 7 ton C-DOC.ano⁻¹ e 12 ton C-POC.ano⁻¹) é retido no sistema e contribui para a elevada produção de moluscos bivalves que atinge produções anuais neste sector superiores a ca. 40 ton C.ano⁻¹. Neste contexto, o papel das bactérias heterotróficas, o único grupo com capacidade para utilizar e alterar de forma significativa DOC e POC (Chróst, 1990), como elo trófico entre o DOC alóctone e a produção de bivalves é sem dúvida importante.

Para além do fitoplâncton (ver Capítulo III), a Ria Formosa apresenta diversas comunidades bentónicas de produtores primários que incluem as macroalgas *Ulva* e *Enteromorpha* e povoamentos de *Spartina maritima* na região supratidal, *Zostera noltii* na zona intertidal e *Cymodocea nodosa* na zona subtidal. As estimativas da produção primária destes povoamentos bentónicos e do microfitobentos indicam que estas comunidades podem representar os principais produtores primários na Ria Formosa (Peralta, 2000; Sprung *et al.*, 2001; Santos *et al.*, 2004). Porém, ao contrário do fitoplâncton, a maior parte da produção líquida das comunidades de macrófitas marinhas não é directamente consumida mas é canalizada para o sistema sob a forma de material detritico, particulado e dissolvido (Mann, 1988). De uma forma geral, a produção de DOC por exsudação é considerada reduzida mas é incrementada de forma notória durante as fases iniciais de decomposição ou senescência das macrófitas (Valiela *et al.*, 1985; Mann, 1988; ver Ziegler & Benner, 1999). Embora o material particulado seja utilizado de forma menos eficiente, em particular o associado a plantas vasculares (Buchsbbaum *et al.*, 1991; Findlay *et al.*, 1992), a matéria orgânica dissolvida é convertida em biomassa bacteriana de forma eficiente (Wright & Coffin, 1984a; Benner *et al.*, 1986; Findlay *et al.*, 1986; Moran & Hodson, 1989; Findlay *et al.*, 1992; Moriarty *et al.*, 1986). Assim, a transferência da produção primária das comunidades de macrófitas para os metazoários processa-se obrigatoriamente através de uma via detritica onde o papel das bactérias heterotróficas e seus predadores é crucial (Chin-Leo & Benner, 1991; Morales-Zamorano *et al.*, 1991; Alvarez-Borrego, 1994; Kreeger & Newell, 1996; Bano *et al.*, 1997).

Em sistemas pouco profundos, como a Ria Formosa, a acção das correntes de maré, vento e bioturvação promovem o contacto entre o sedimento e a coluna de água e facilitam a ressuspensão ou advecção de materiais associados ao sedimento, incluindo nutrientes inorgânicos, microrganismos e matéria orgânica dissolvida e particulada

(Wainright, 1987, 1990; Troussellier *et al.*, 1993; Hopkinson *et al.*, 1998; Ziegler & Benner, 1999). Assim, para além de processar uma fracção importante da produção fitoplanctónica (ver Cole *et al.*, 1988) e dos substratos alóctones ao sistema (Sanderberg *et al.*, 2004), o bacterioplâncton heterotrófico em ambientes estuarinos ou lagunares utiliza e transforma uma fracção importante da produção primária das comunidades bentónicas facto que se reflecte frequentemente na sua assinatura isotópica (Coffin *et al.*, 1989, 1990; Hopkinson *et al.*, 1998). Devido à sua elevada produtividade, os sistemas estuarinos e lagunares são por vezes fontes de matéria orgânica, dissolvida ou particulada, para a zona costeira adjacente (Dame *et al.*, 1986; Hopkinson, 1988; Cunha *et al.*, 2001). Em alguns sistemas (Taylor & Allanson, 1995), incluindo a Ria Formosa no Verão (Santos *et al.*, 2004), o carbono é maioritariamente exportado sob a forma dissolvida.

Face à sua capacidade de utilizar substratos orgânicos dissolvidos e particulados, lábeis e recalcitrantes, de diferentes origens, autóctones ou alóctones no sistema, o bacterioplâncton heterotrófico funciona como um elo trófico entre os sub-sistemas pelágico e bentónico na Ria Formosa e como um elo entre os sistemas terrestre, lagunar e costeiro. Dado que uma fracção importante do carbono provavelmente circula através do bacterioplâncton heterotrófico, o conhecimento dos factores que controlam o seu crescimento e distribuição é essencial para a compreensão dos ciclos biogeoquímicos na Ria Formosa e na zona costeira adjacente e para a previsão da evolução destes sistemas face a perturbações (ver McManus *et al.*, 2004).

A informação disponível sobre o bacterioplâncton heterotrófico na zona costeira adjacente à Ria Formosa restringe-se a uma campanha oceanográfica que analisou a distribuição espacial a nível da abundância (Rheinheimer & Schmaljohan, 1983), biomassa e produtividade (Gocke *et al.*, 1983), e ao estudo de Baptista (1993) que investigou a variabilidade semanal da abundância do bacterioplâncton ao longo de um ciclo anual, numa região na plataforma algarvia a ca. de 26 km a oeste de Faro. Na Ria Formosa, a informação disponível limita-se à avaliação da variabilidade espacial e sazonal da abundância e biomassa efectuada por Barbosa (1991) e, no âmbito de estudos da qualidade sanitária, efectuada por Baptista (1993) e Dionísio (1996). Apesar da variabilidade inter-anual (ver Dionísio, 1996), a abundância total de bactérias no interior do sector oeste da Ria Formosa exhibe valores máximos no final da Primavera (Barbosa, 1991; Baptista, 1993; Dionísio, 1996). Segundo Barbosa (1991), a redução acentuada da abundância e do volume celular médio do bacterioplâncton heterotrófico no Verão, período com temperaturas elevadas e disponibilidade de substratos orgânicos provavelmente superior, pode reflectir a intensificação da predação neste período na Ria Formosa.

Neste contexto, o presente capítulo pretende analisar a dinâmica sazonal do bacterioplâncton heterotrófico no sector oeste da Ria Formosa, com ênfase nos processos de crescimento e predação pelo protistoplâncton fagotrófico. Os objectivos específicos deste capítulo são:

- (1) Avaliar a variabilidade tidal e sazonal da abundância, volume celular e biomassa do bacterioplâncton heterotrófico no interior do sector oeste da Ria Formosa e numa região exterior, representativa do sistema costeiro adjacente;
- (2) Estimar os fluxos de biomassa bacteriana entre a zona costeira adjacente e a sub-bacia oeste da Ria Formosa;
- (3) Analisar a variabilidade sazonal da taxa de crescimento *in situ* do bacterioplâncton heterotrófico e da produção bacteriana no interior da Ria Formosa;
- (4) Analisar a variabilidade sazonal das taxas e impacte da predação exercida pelos protistas fagotróficos, grupo dominante da fracção de microzooplâncton inferior a 100 μm , sobre o bacterioplâncton no interior da Ria Formosa;
- (5) Investigar a relação entre as comunidades de fitoplâncton e bacterioplâncton heterotrófico na Ria Formosa;
- (6) Identificar e discutir o impacto de variáveis reguladoras da dinâmica sazonal do bacterioplâncton heterotrófico no sector oeste da Ria Formosa e na zona costeira adjacente.

2. Material e métodos

O estudo da dinâmica sazonal do bacterioplâncton heterotrófico no sector oeste da Ria Formosa decorreu entre Março 1991 e Janeiro 1993 e baseou-se em duas estratégias distintas: (A) estudo de campo com amostragem regular de duas estações contrastantes do sistema lagunar para avaliar a variabilidade tidal e sazonal da abundância, volume celular médio e biomassa do bacterioplâncton; (B) estudo experimental efectuado na estação interior do sistema, para avaliar a variabilidade sazonal das taxas de crescimento e predação exercida pelo microzooplâncton inferior a 100 μm , grupo dominado por protistas fagotróficos (ver Thiele-Gliesche, 1992). A abordagem metodológica utilizada foi apresentada e analisada de forma crítica no Capítulo II.

No decorrer deste estudo, a designação bacterioplâncton é utilizada de forma abrangente, e inclui representantes dos grupos Bacteria (Bacterioplâncton, *sensu stricto*) e Archaea (Archaeoplâncton). Apesar da composição específica da comunidade de bacterioplâncton apresentar uma dinâmica espacial e temporal intensas, recentemente revelada (Pinhassi & Hagstrom, 2000; Hagstrom *et al.*, 2000), neste estudo o bacterioplâncton é encarado como uma unidade funcional homogénea.

3. Resultados

3.1 Programa de amostragem regular

3.1.1 Caracterização geral do ambiente

3.1.1.1 Variáveis físicas e climatológicas

A variação sazonal de diversas variáveis climatológicas, medidas na Estação Meteorológica do Aeroporto de Faro, e de variáveis físicas avaliadas nas Estações Laguna e Barra no período de Março 1991 a Janeiro 1993 foi descrita no Capítulo III (temperatura e salinidade: ver Fig. 3.1; intensidade da radiação PAR na camada de mistura: ver Fig. 3.2; pluviosidade: ver Fig. 3.3; velocidade média diária do vento: ver Fig. 3.5; transporte de Ekman médio diário na costa algarvia: ver Fig. 3.7). A temperatura da água na Estação Laguna e na Estação Barra variou entre 9,8-30,0 °C e 12,8-23,1 °C, respectivamente, com valores máximos no Verão e mínimos no Inverno.

3.1.1.2 Protistoplâncton fagotrófico

A abundância de nanoflagelados applastídicos na Estação Laguna, entre Março 1991 e Julho 1992, variou entre $0,8 \times 10^6$ e $9,1 \times 10^6$ células.L⁻¹ e apresentou valores máximos e uma elevada variabilidade temporal na Primavera, em particular entre Maio e Junho, e valores mínimos no Verão (Fig. 4.1 A). No período entre Março 1991 e Março 1992, a abundância de nanociliados variou entre níveis inferiores ao limite de detecção e 58×10^3 células.L⁻¹ e apresentou valores inferiores no Inverno e valores máximos entre o final da Primavera e Setembro.

A Estação Barra apresentou abundâncias medianas de nanoflagelados applastídicos e nanociliados significativamente inferiores à Estação Laguna ($p < 0,00001$). Em situação de vazante, que integrou a análise de amostras obtidas em baixa-mar e meia-vazante, a abundância de nanoflagelados applastídicos apresentou uma amplitude de variação relativamente reduzida ($0,6-3,7 \times 10^6$ células.L⁻¹), e valores máximos na Primavera enquanto a abundância de nanociliados ($0,7-12,2 \times 10^3$ células.L⁻¹) atingiu valores máximos na transição Primavera-Verão 1991. Em situação de enchente, que integrou a análise de amostras obtidas em preia-mar e meia-enchente, a abundância de nanoflagelados applastídicos variou entre $0,5 \times 10^6$ e $4,4 \times 10^6$ células.L⁻¹ e apresentou valores máximos na Primavera 1992 e em Julho e Setembro 1992. A abundância de ciliados variou entre níveis inferiores ao limite de detecção e $17,4 \times 10^3$ células.L⁻¹ e atingiu valores máximos em Março 1991 e Outubro 1991 e valores relativamente reduzidos no Verão e Inverno (Fig. 4.1 B).

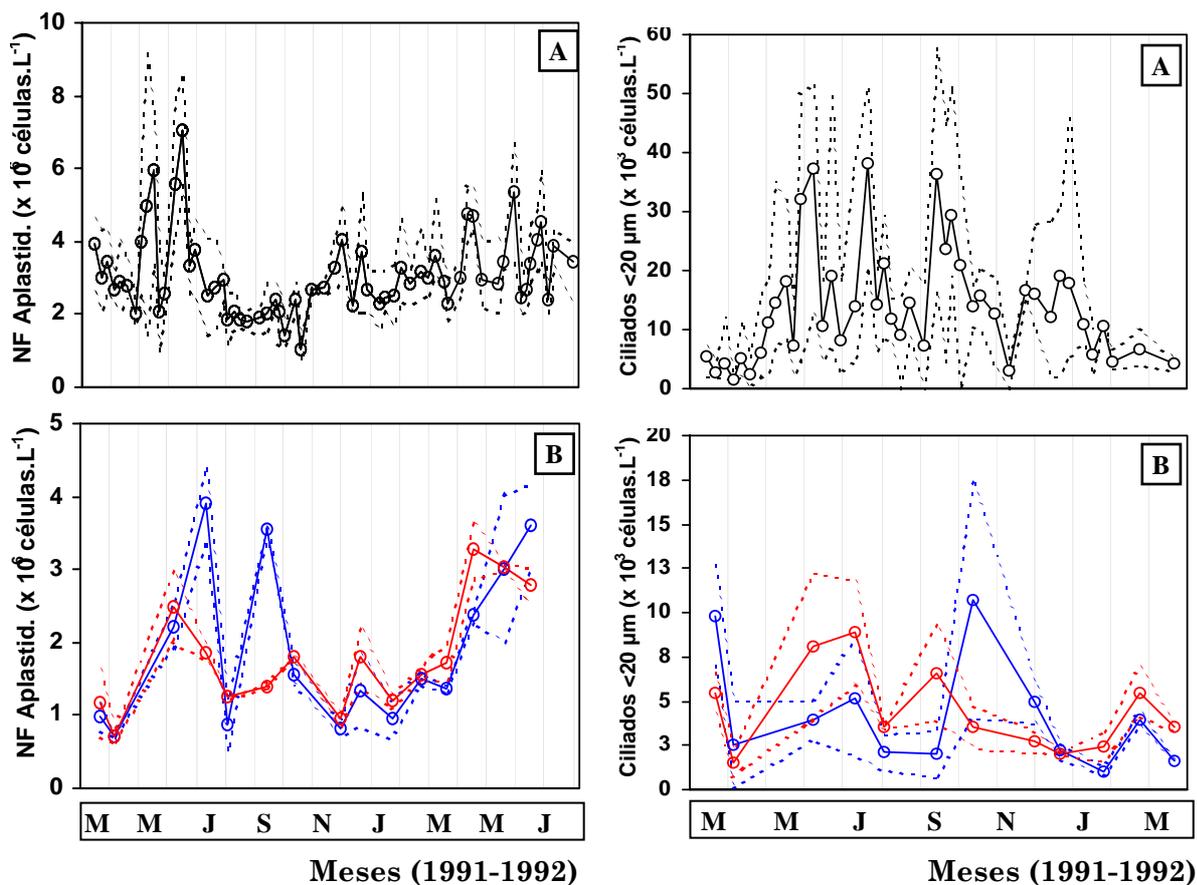


Figura 4.1 - Variação da concentração de nanoflagelados applastídicos (NF Aplast., $\times 10^6$ células.L⁻¹, coluna esquerda) e nanociliados ($\times 10^3$ células.L⁻¹, coluna direita) numa região interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março de 1991 a Março/Julho de 1992. Estação Laguna: valor médio (n=4) e gama de variação ao longo de ciclos semi-diurnos de maré (○;---); Estação Barra: valor médio (n=2) e gama de variação ao longo das fases de enchente (○; ----) e vazante (○; -.-.-).

3.1.2 Abundância e biomassa do bacterioplâncton heterotrófico

3.1.2.1 Variabilidade espacial

No período compreendido entre Março de 1991 e Julho de 1992, a Estação Laguna apresentou valores médios de abundância, biomassa e volume celular médio do bacterioplâncton heterotrófico de $4,5 \times 10^9 \pm 0,2 \times 10^9$ células.L⁻¹, $96,1 \pm 4,4$ μ gC.L⁻¹ e $0,089 \pm 0,001$ μ m³.célula⁻¹, respectivamente. A Estação Barra apresentou valores médios de abundância, biomassa e volume celular médio do bacterioplâncton heterotrófico de $1,4 \times 10^6 \pm 0,2 \times 10^9$ células.L⁻¹, $27,9 \pm 2,4$ μ gC.L⁻¹ e $0,081 \pm 0,002$ μ m³.célula⁻¹, respectivamente (ver Tabela IV.1). Os valores medianos da abundância, biomassa de bacterioplâncton heterotrófico ($p < 0,0000001$) e do volume celular médio ($p < 0,001$) foram significativamente superiores na Estação Laguna ($p < 0,01$). A razão entre a biomassa bacteriana e a biomassa do fitoplâncton (ver Capítulo III) apresentou valores

médios de $1,12 \pm 0,06$ e $0,67 \pm 0,14$ nas Estações Laguna e Barra, respectivamente, e foi significativamente superior na Estação Laguna ($p < 0,00001$).

Tabela IV.1 - Valores médios ($\pm 1SE$), mínimos, máximos e medianos da abundância total (TBN, $\times 10^9$ células.L⁻¹), biomassa (BB, $\mu\text{gC.L}^{-1}$), volume celular médio (VCM, $\mu\text{m}^3.\text{célula}^{-1}$) e conteúdo celular em carbono médio (CC_M, $\text{fgC}.\text{célula}^{-1}$) do bacterioplâncton heterotrófico e da razão entre a biomassa bacteriana e a biomassa fitoplanctónica (BB/BF) no interior do sector oeste da Ria Formosa (Estação Laguna, n=108) e numa zona em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, n=30), no período de Março 1991 a Julho 1992. asterisco: indica estação com valores medianos significativamente superiores, (*) $p < 0,01$, (**) $p < 0,00001$ e (***) $p < 0,0000001$.

Variável	Estação	Min-Max	Média $\pm 1SE$	Mediana	<i>p</i>
Abundância	Laguna	1,25 - 10,68	$4,45 \pm 0,22$	4,06	***
	Barra	0,41 - 3,59	$1,35 \pm 0,12$	1,26	
Biomassa	Laguna	26,8 - 219,5	$96,1 \pm 4,4$	87,7	***
	Barra	6,9 - 61,8	$27,9 \pm 2,4$	27,1	
VCM	Laguna	0,056 - 0,145	$0,089 \pm 0,001$	0,091	*
	Barra	0,061 - 0,103	$0,081 \pm 0,002$	0,082	
CC _M	Laguna	15,9 - 31,1	$22,1 \pm 0,2$	22,4	*
	Barra	16,9 - 24,4	$20,6 \pm 0,4$	20,8	
BB/BF	Laguna	0,12 - 3,10	$1,12 \pm 0,06$	1,00	**
	Barra	0,06 - 4,21	$0,67 \pm 0,14$	0,49	

3.1.2.2 Variabilidade tidal

No período de Março 1991 a Julho 1992, os coeficientes médios de variação semi-diurna (CV_{s-d}) da abundância e biomassa de bacterioplâncton heterotrófico foram cerca de 2x superiores na Estação Barra e variaram entre ca. 22% e 44% (ver Tab. IV.2). O volume celular médio apresentou uma variação semi-diurna notoriamente inferior, entre 7 e 12% (ver Tab. IV.2). Apesar de algumas ocasiões apresentarem uma variabilidade semi-diurna notória (ver valores máximos de CV_{s-d} na Tab. IV.2), em particular durante períodos onde a diferença entre as duas estações foi intensa, os valores médios do coeficiente de variação semi-diurna na Estação Laguna, CV_{s-d} , foram inferiores aos valores medianos do coeficiente de variação sazonal, CV_{saz} , para as variáveis bacteriológicas avaliadas. Assim, a nível global, a variabilidade sazonal no interior da Ria Formosa foi mais intensa que a variabilidade tidal. Porém, na Estação Barra, a variabilidade tidal e sazonal foram similares (ver Tab. IV.2).

Tabela IV.2 - Valores médio ($\pm 1SE$), mínimo e máximo (entre parêntesis) dos coeficientes de variação semi-diurna (CV_{s-d}) e sazonal (CV_{saz}) da abundância, volume celular médio e biomassa de bacterioplâncton heterotrófico no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra). Legenda - BB: biomassa bacteriana; TBN: abundância total de bactérias; VCM: volume celular médio.

Variável	Estação	CV_{s-d} (%)	CV_{saz} (%)
TBN	Laguna	21,8 \pm 2,8 (0,4 - 79,3)	47,6 \pm 0,9 (46,8 - 48,5)
	Barra	43,7 \pm 5,0 (12,3 - 68,5)	38,1 \pm 1,6 (36,4 - 39,7)
VCM	Laguna	7,3 \pm 0,9 (0,1 - 27,1)	14,9 \pm 0,2 (14,7 - 15,8)
	Barra	11,5 \pm 1,8 (1,7 - 20,8)	13,2 \pm 0,4 (12,5 - 13,6)
BB	Laguna	21,6 \pm 2,7 (0,1 - 76,9)	44,7 \pm 1,7 (43,0 - 46,4)
	Barra	47,6 \pm 5,3 (15,5 - 74,9)	38,4 \pm 4,5 (33,9 - 42,9)

Relativamente à variabilidade tidal semi-diurna, a abundância e biomassa de bacterioplâncton heterotrófico foram significativamente superiores em situação de baixa-mar relativamente a preia-mar na Estação Laguna ($p < 0,01$) e na Estação Barra ($p < 0,0001$). O volume celular e o conteúdo celular em carbono não foram significativamente distintos nas duas situações de maré avaliadas ($p > 0,05$). Na Estação Barra, a razão entre a biomassa bacteriana e a biomassa fitoplanctónica foi significativamente superior em situação de baixa-mar ($p < 0,01$). Na Estação Laguna, amostrada com maior frequência, as relações entre a amplitude de maré e as variáveis bacteriológicas não foram significativas ($p > 0,05$).

3.1.2.3 Variabilidade sazonal

No período de Março 1991 a Julho 1992, a abundância e biomassa de bacterioplâncton heterotrófico na Estação Laguna apresentaram um padrão de variação claramente sazonal com valores máximos no período de Verão e valores mínimos no Inverno (Fig. 4.2). Porém, registou-se uma elevada variabilidade inter-semanal entre meados de Julho e Agosto 1991, em particular em situação de baixa-mar. Este padrão uni-modal foi observado em baixa-mar e preia-mar embora com menor amplitude em situação de preia-mar. Os valores observados em 1992 foram geralmente inferiores aos observados em períodos homólogos do ano de 1991.

A abundância e biomassa do bacterioplâncton heterotrófico na Estação Laguna relacionaram-se positiva e significativamente com a temperatura, concentração de

clorofila *a*, biomassa fitoplânctónica e abundância de picofitoplâncton ($p < 0,0000001$). Ao contrário das relações positivas referidas, a abundância de nanoflagelados applastídicos relacionou-se negativa e significativamente com a abundância ($p < 0,01$) e biomassa bacterianas ($p < 0,05$). De facto, os períodos de abundâncias mínimas e máximas deste grupo de protistas fagotróficos coincidiram com abundâncias máximas e mínimas de bactérias heterotróficas, respectivamente (ver Fig. 4.3 B).

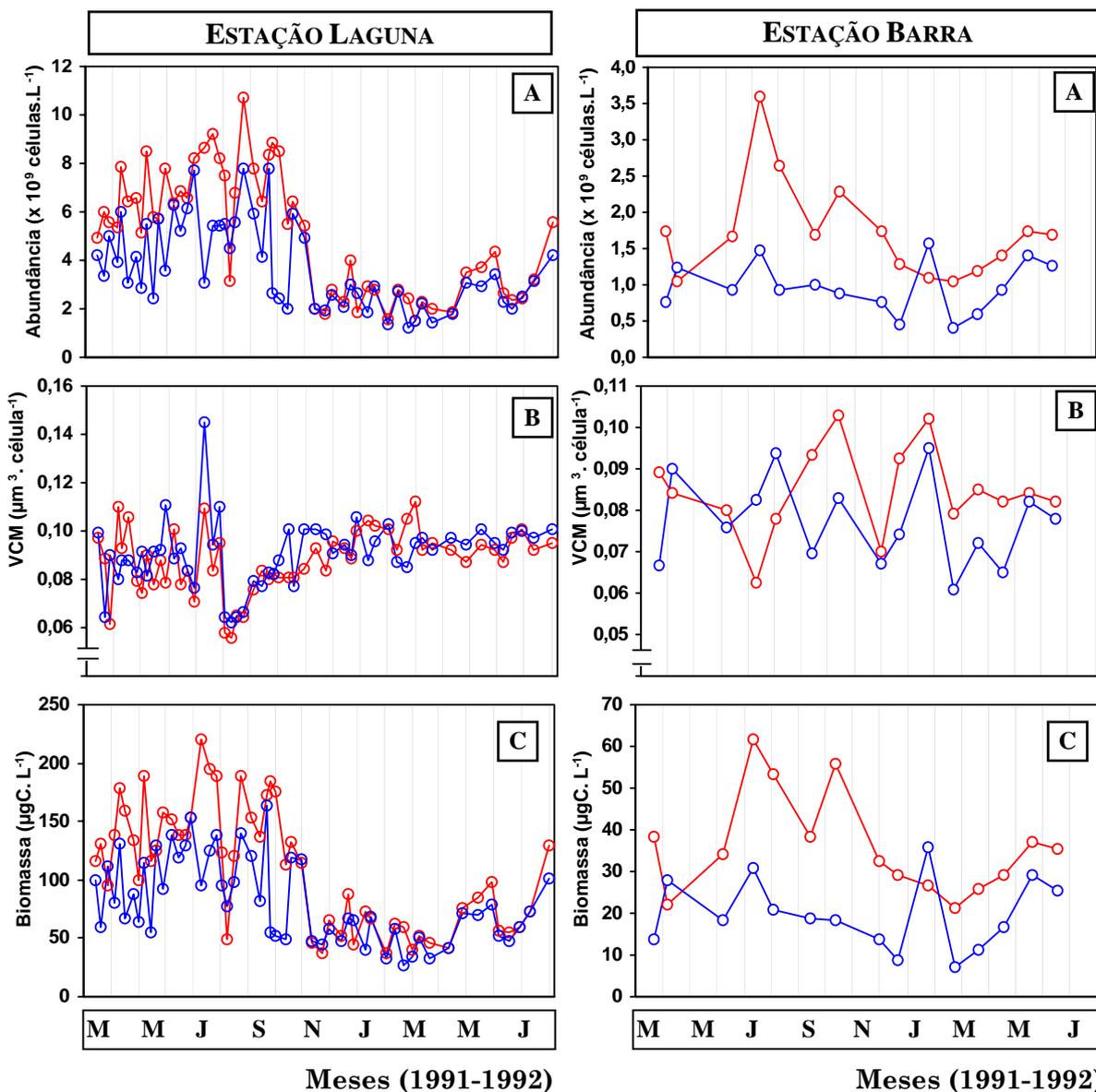


Figura 4.2 - Variação da abundância (A), volume celular médio (B) e biomassa (C) do bacterioplâncton heterotrófico no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, coluna esquerda) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, coluna direita) no período de Março de 1991 a Julho de 1992, em baixa-mar (—●—) e preia-mar (—●—).

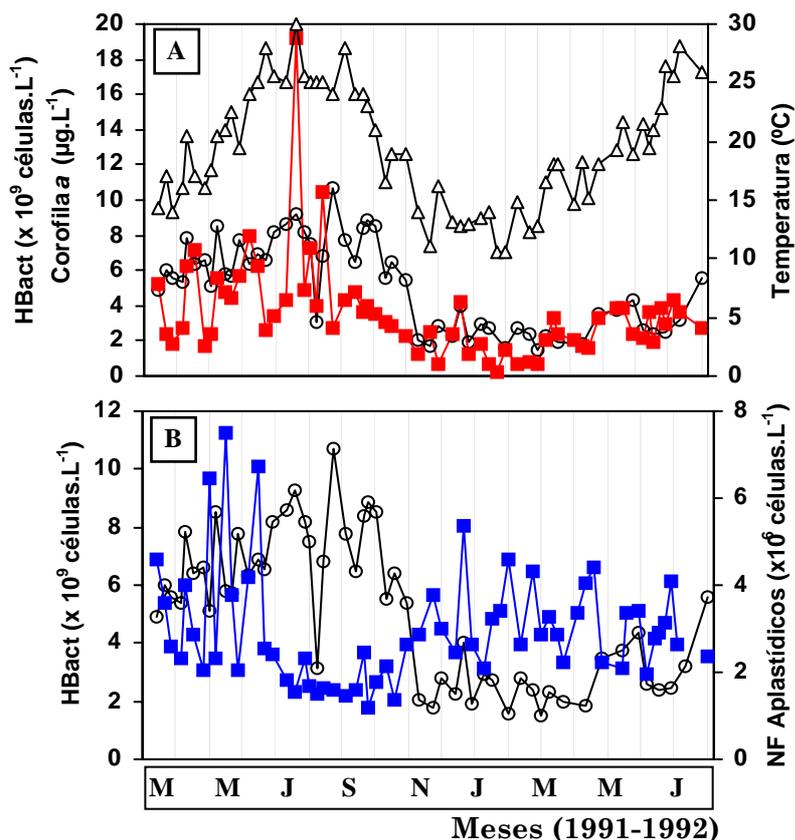


Figura 4.3 - (A) Variação da abundância de bacterioplâncton heterotrófico (HBact, ○), temperatura (△), concentração de clorofila *a* (■) e (B) da abundância de nanoflagelados aplanctídeos (NF Aplanctídeos, ■) no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), em situação de baixa-mar, no período de Março de 1991 a Julho de 1992.

O volume celular médio do bacterioplâncton na Estação Laguna apresentou uma variabilidade sazonal pouco pronunciada (ca. 3x), com um declínio acentuado em Agosto e Setembro 1991 e um aumento posterior até Março 1992 (Fig. 4.2 B). O volume celular médio do bacterioplâncton correlacionou-se negativa e significativamente com a abundância total de bactérias, temperatura, concentração de clorofila *a*, biomassa fitoplanctónica ($p < 0,01$) e positiva e significativamente com a abundância de nanoflagelados aplanctídeos ($p < 0,001$).

Na Estação Laguna, a variação da razão entre a biomassa bacteriana (BB) e a biomassa fitoplanctónica (BF; ver Capítulo III, Fig. 3.16 A) entre Março 1991 e Julho 1992 foi dominada pela variabilidade do fitoplâncton. De facto, a amplitude de variação sazonal da biomassa fitoplanctónica (ca. 100 x) foi notoriamente superior à variação da biomassa bacteriana (ca. 8 x). Assim, a razão BB/BF foi mínima (0,12) no período de Verão e máxima (3,10) no Outono (ver Fig. 4.4 A) e relacionou-se negativa e significativamente com a temperatura, concentração de clorofila *a* ($p < 0,0001$), intensidade da radiação PAR na camada de mistura ($p < 0,00001$) e com a biomassa

fitoplanctónica ($p < 0,0000001$). No período entre Dezembro 1991 e Fevereiro 1992, a biomassa bacteriana excedeu a biomassa fitoplanctónica ($BB/BF > 1$) em 83% das amostras.

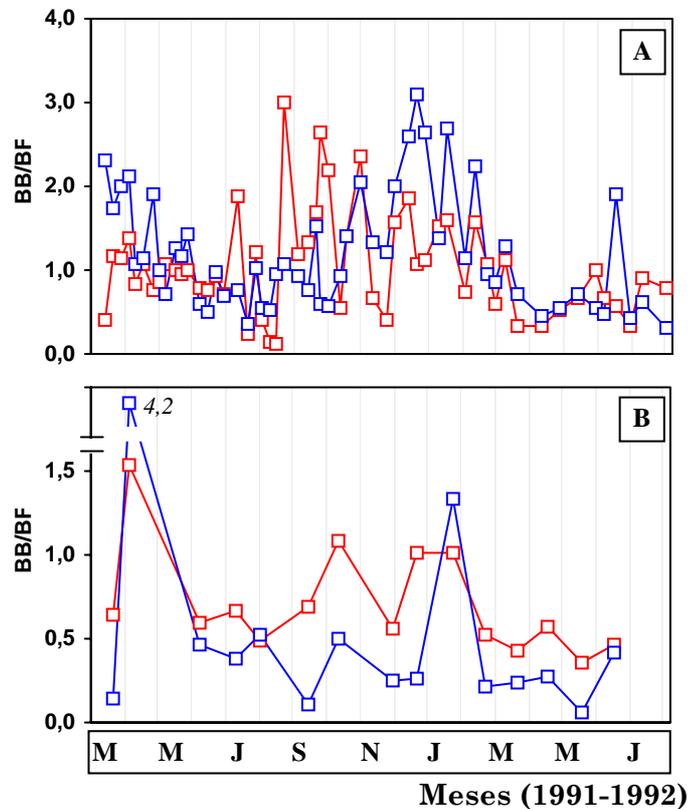


Figura 4.4 - Variação da razão entre a biomassa bacteriana (BB, em $\mu\text{gC.L}^{-1}$) e a biomassa fitoplanctónica (BF, em $\mu\text{gC.L}^{-1}$), BB/BF, no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com o sistema costeiro adjacente (Estação Barra, B), no período de Março de 1991 a Julho de 1992, em situação de baixa-mar (■) e preia-mar (□).

A variação sazonal da abundância e biomassa de bacterioplâncton heterotrófico na Estação Barra apresentou padrões distintos nas situações de baixa-mar e preia-mar. Em baixa-mar, a abundância e biomassa do bacterioplâncton exibiram valores máximos no Verão e valores mínimos no Inverno. A situação de preia-mar apresentou uma amplitude de variação notoriamente inferior e uma variação sazonal menos definida. Porém, com excepção de Janeiro 1992, no período de Outono-Inverno a abundância e biomassa bacterianas foram menores, inferiores a $0,8 \times 10^9$ células.L⁻¹ e $14,0 \mu\text{gC.L}^{-1}$, respectivamente (Fig. 4.2). No período de Novembro 1991 a Março 1992 as diferenças entre a abundância e biomassa de bacterioplâncton heterotrófico nas Estações Laguna e Barra foram claramente inferiores. Tal como na Estação Laguna, o volume celular médio do bacterioplâncton na Estação Barra apresentou uma variabili-

dade sazonal pouco pronunciada (Fig. 4.2 B) e correlacionou-se negativa e significativamente com a biomassa fitoplanctónica ($p < 0,05$). A abundância do bacterioplâncton heterotrófico na Estação Barra correlacionou-se positiva e significativamente com a concentração de clorofila a e com a biomassa fitoplanctónica ($p < 0,05$). Quando considerada apenas a situação de maior influência costeira, preia-mar, nenhuma das relações referidas foi significativa ($p > 0,05$). Porém, em situação de baixa-mar, a abundância e biomassa de bacterioplâncton heterotrófico correlacionaram-se positiva e significativamente com a temperatura ($p < 0,05$) e com a biomassa fitoplanctónica ($p < 0,01$).

Na Estação Barra a variabilidade da razão BB/BF foi mais ampla, em particular na situação de preia-mar (ca. 70 x), e não apresentou um padrão sazonal claro. O valor mínimo (0,06) foi observado em Maio 1992, durante o mais intenso “bloom” de fitoplâncton detectado nesta estação ($448 \mu\text{gC.L}^{-1}$; ver Capítulo III, Fig. 3.16 B), e o valor máximo (4,21) ocorreu em Abril 1991, numa situação de pós-*bloom* de Primavera (Março 1991) caracterizada por biomassas mínimas de fitoplâncton ($6 \mu\text{gC.L}^{-1}$; ver Capítulo III, Fig. 3.16 B). A razão BB/BF foi significativamente inferior na Estação Barra ($p < 0,00001$) e a biomassa bacteriana só excedeu a biomassa fitoplanctónica (BB/BF > 1) em 27% das ocasiões analisadas.

3.1.3 Estabelecimento de modelos de previsão

As variáveis ambientais analisadas neste estudo foram utilizadas como variáveis independentes ou preditores da abundância e biomassa do bacterioplâncton heterotrófico nas Estações Laguna e Barra através do estabelecimento de modelos de regressão simples ou múltipla, linear ou curvilínea. Os modelos de previsão com maior capacidade preditiva, baseados na concentração de clorofila a (Chl a) e na abundância de nanoflagelados applastídicos (NFA), explicaram entre 49 e 52% da variação total da biomassa e abundância de bacterioplâncton heterotrófico, respectivamente (ver Tab. IV.3). Todos os coeficientes do modelo foram significativamente diferentes de zero e a contribuição da variável independente $\log(\text{Chl } a + 1)$ foi significativamente superior à contribuição da variável independente $\log(\text{NFA} + 1)$ (ver coeficientes beta e respectivos erros-padrão na Tab. IV.3).

A aplicação de modelos de regressão múltipla baseados na concentração de clorofila a (Chl a) e na temperatura da água (T), variáveis de mais fácil quantificação, explicou entre 48 e 50% da variação total da biomassa e abundância de bacterioplâncton heterotrófico na Estação Laguna, respectivamente. A contribuição da variável independente $\log(\text{Chl } a + 1)$ foi significativamente superior à contribuição da variável

independente $\log(T+1)$ (ver coeficientes beta e respectivos erros-padrão na Tab. IV.3). De facto, a utilização de um modelo de regressão linear simples com $\log(\text{Chl } a + 1)$ como variável independente explicou 47% e 48% da variação da biomassa e abundância bacterianas. A utilização da variável $\log(\text{temperatura} + 1)$ explicou apenas 34% e 37% da variação da biomassa e abundância do bacterioplâncton heterotrófico na Estação Laguna (ver Tab. IV.4).

Tabela IV.3 - Modelos de regressão múltipla, tipo $y = b_0 + b_1.X_1 + b_2.X_2$, para previsão da abundância (TBN, em células.mL⁻¹) e biomassa (BB, em µgC.L⁻¹) do bacterioplâncton heterotrófico na Estação Laguna. Legenda - Chl a : concentração de clorofila a (em µg.L⁻¹); NFA: abundância de nanoflagelados applastídicos (em células.mL⁻¹); R²_a: coeficiente de determinação ajustado; SE: erro padrão; T: temperatura (em °C); β: coeficientes parciais de regressão estandardizados.

Variável dependente (y)	Variável independente (X _n)	β ± 1 SE _β	b _n ± 1SE _{bn}	p
log (TBN+1)	log (Chl a + 1)	0,699±0,067	0,713±0,069	<0,0000001
	log (NFA + 1)	-0,201±0,067	-0,255±0,086	<0,01
b ₀ : 7,070±0,297 <0,0000001				
<i>sumário</i> : R ² _a =0,515; n=108; SE _y =0,163; p<0,0000001.				
log (BB+1)	log (Chl a + 1)	0,689±0,069	0,647±0,065	<0,0000001
	log (NFA + 1)	-0,171±0,069	-0,200±0,081	<0,05
b ₀ : 2,262±0,280 <0,0000001				
<i>sumário</i> : R ² _a =0,489; n=108; SE _y =0,154; p<0,0000001.				
log (TBN+1)	log (Chl a + 1)	0,528±0,096	0,538±0,098	<0,0000001
	log (T + 1)	0,237±0,096	0,541±0,220	<0,05
b ₀ : 5,586±0,250				
<i>sumário</i> : R ² _a =0,502; n=108; SE _y =0,165; p<0,0000001.				
log (BB+1)	log (Chl a + 1)	0,534±0,098	0,502±0,092	<0,0000001
	log (T + 1)	0,214±0,098	0,450±0,206	<0,05
b ₀ : 1,072±0,235 <0,0000001				
<i>sumário</i> : R ² _a =0,483; n=108; SE _y =0,155; p<0,0000001.				

Tabela IV.4 - Modelos de regressão linear simples, tipo $y=a+b.X$, para previsão da abundância (TBN, em células.mL⁻¹) e biomassa (em µgC.L⁻¹) de bacterioplâncton heterotrófico no interior da Ria Formosa (Estação Laguna).
 Legenda - R²_a: coeficiente de determinação ajustado; SE: erro padrão; Chl *a*: concentração de clorofila *a* (µg. L⁻¹); T: temperatura (°C).

V. dependente (y)	V. indep. (X)	a ± 1SE _a	b ± 1SE _b
log (TBN +1)	log (Chl <i>a</i> + 1)	6,193 ± 0,043	0,709 ± 0,071
<i>sumário</i> : R ² _a =0,479; n=108; SE _y =0,169; p<0,0000001.			
log (TBN +1)	log (T + 1)	4,782 ± 0,229	1,391 ± 0,176
<i>sumário</i> : R ² _a =0,366; n=108; SE _y =0,186; p<0,0000001.			
log (BB+1)	log (Chl <i>a</i> + 1)	1,577 ± 0,040	0,644 ± 0,066
<i>sumário</i> : R ² _a =0,465; n=108; SE _y =0,157; p<0,0000001.			
log (BB+1)	log (T + 1)	0,323 ± 0,214	1,242 ± 0,164
<i>sumário</i> : R ² _a =0,344; n=108; SE _y =0,174; p<0,0000001.			

3.1.4 Fluxos de biomassa bacteriana entre a Ria Formosa e a zona costeira

Os fluxos de biomassa bacteriana nas fases de enchente e vazante foram calculados com base no somatório dos volumes de enchente e de vazante (ca. 68x10⁶ m³) das principais barras do sector oeste da Ria Formosa, a Barra de Faro-Olhão, localização da Estação Barra, e a Barra da Armona (ver Capítulo II, Fig. 2.1 e Secção 2.1.1). Na maior parte das ocasiões amostradas (10:12), a biomassa bacteriana no fluxo de vazante foi superior à observada no fluxo de enchente (Fig. 4.5). Este diferencial foi superior no período de Primavera-Verão e inferior no Outono-Inverno e conduziu à exportação de bacterioplâncton heterotrófico do sistema lagunar para a zona costeira adjacente durante a maior parte do ciclo anual. Em média (n=12), o sector oeste da Ria Formosa exportou para a zona costeira adjacente, através das duas barras referidas, 1210 kgC de biomassa bacteriana por ciclo de maré semi-diurno, ou seja, 2420 kgC.dia⁻¹, equivalentes a 0,88 MkgC.ano⁻¹.

Este padrão é oposto ao descrito para os fluxos de biomassa fitoplanctónica dado que, a nível anual, o sector oeste da Ria Formosa importou da zona costeira adjacente 519 kgC de biomassa fitoplanctónica por ciclo tidal semi-diurno médio, equivalentes a 0,37 MkgC.ano⁻¹ (ver Capítulo III, Fig. 3.34).

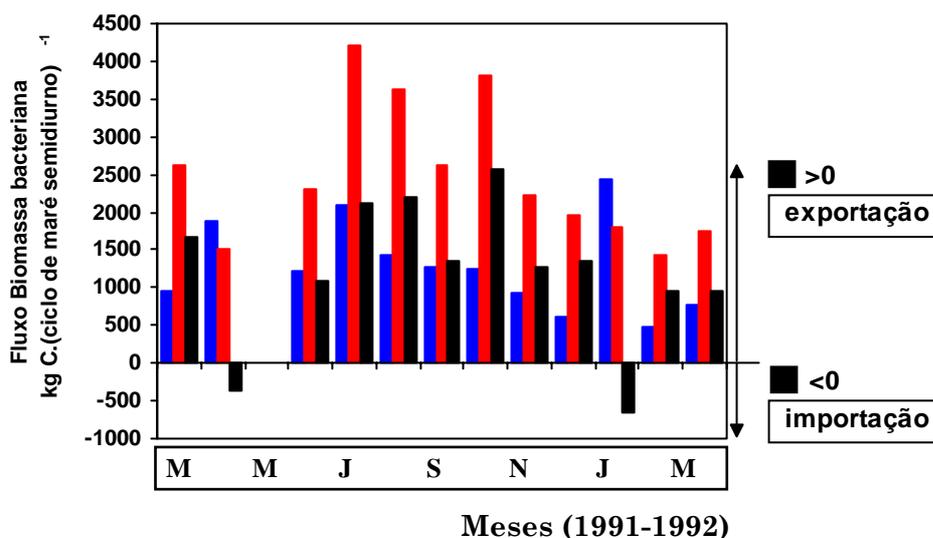


Figura 4.5 - Variação dos fluxos de biomassa do bacterioplâncton heterotrófico entre o sector oeste da Ria Formosa e a zona costeira adjacente através das Barras de Faro-Olhão e da Armona, no período de Março 1991 a Março 1992. ■: fluxo total na fase de enchente (E); ■: fluxo total na fase de vazante (V); ■: diferencial entre os fluxos de vazante e enchente ($\Delta V-E$). Valores de $\Delta V-E$ superiores a zero indicam exportação de biomassa bacteriana para a zona costeira adjacente e valores inferiores a zero indicam importação a partir da zona costeira adjacente para o sector oeste da Ria Formosa.

3.2 *Estudo experimental*

3.2.1 *Caracterização geral no início das experiências*

A variabilidade sazonal das taxas de crescimento do bacterioplâncton heterotrófico e das taxas de predação exercida por planctontes inferiores a 100 μm foi avaliada no decurso de sete experiências realizadas entre Julho 1991 e Janeiro 1993, a cerca de 50 m da Estação Laguna. No início de cada experiência, a temperatura variou entre 11,7 °C e 25,8 °C, registados nas experiências de Julho 1991 e Janeiro 1993, e a concentração de clorofila *a* apresentou valores máximos nas experiências de Verão (3,9-9,2 $\mu\text{g.L}^{-1}$) e valores mínimos nas experiências de Inverno (0,7-0,9 $\mu\text{g.L}^{-1}$). A caracterização do ambiente luminoso, da composição da comunidade fitoplanctónica e da produção fitoplanctónica particulada no decurso destas experiências foi efectuada no Capítulo III (ver Tab. III.8, Fig. 3.35 e Fig. 3.41 A). A abundância de nanoflagelados applastídicos e de nanociliados variou entre 2,2-4,9 $\times 10^6$ e 3,9-45,9 $\times 10^3$ células.L⁻¹, respectivamente (ver Tab. IV.5). Os nanoflagelados applastídicos apresentaram abundâncias relativamente reduzidas nas experiências efectuadas no Verão e em Janeiro 1993 e abundâncias máximas em Fevereiro 1992 e Abril 1992. Os nanociliados apresentaram densidades mínimas em Janeiro 1993 e máximas em Junho e Setembro 1992 (ver Tab. IV.5).

Tabela IV.5 - Caracterização geral das condições no início das experiências de crescimento e predação efectuadas na Ria Formosa, junto à Estação Laguna. Legenda - BB: biomassa do bacterioplâncton heterotrófico ($\mu\text{gC.L}^{-1}$); Chl α : concentração de clorofila α ($\mu\text{g.L}^{-1}$); NCIL: abundância de nanociliados ($\times 10^3$ células. L^{-1}); NFA: abundância de nanoflagelados applastídicos ($\times 10^6$ células. L^{-1}); Sal: salinidade; TBN: abundância total de bacterioplâncton heterotrófico ($\times 10^9$ células. L^{-1}); Temp: temperatura da água ($^{\circ}\text{C}$); VCM: volume bacteriano médio ($\mu\text{m}^3.\text{célula}^{-1}$).

Data	TBN	BB	VCM	Temp	NFA	NCIL	Chl α
03 Julho 91	7,9	185,3	0,097	25,8	2,5	9,9	9,2
27 Novembro 91	1,8	42,7	0,103	15,0	4,0	6,0	1,6
25 Fevereiro 92	1,5	39,2	0,112	12,8	4,9	9,3	0,9
09 Abril 92	1,9	45,5	0,105	15,9	4,8	9,9	1,7
09 Junho 92	2,6	57,8	0,087	19,5	2,2	28,9	3,0
16 Setembro 92	4,0	85,2	0,081	25,1	2,4	45,9	3,9
18 Janeiro 93	2,3	51,6	0,092	11,7	2,4	3,9	0,7

A abundância e biomassa do bacterioplâncton heterotrófico variaram entre $1,5\text{-}7,9 \times 10^9$ células. L^{-1} e $39,2\text{-}185,3$ $\mu\text{gC.L}^{-1}$, respectivamente, e foram superiores nas experiências efectuadas no Verão e inferiores no Inverno. O volume celular médio variou entre 0,081 e 0,112 $\mu\text{m}^3.\text{célula}^{-1}$ e foi superior nas experiências efectuadas entre Novembro 1991 e Abril 1992. No geral, a variação sazonal ao longo do período experimental (Julho 1991-Janeiro 1993) foi similar à descrita para o período de Março 1991 a Julho 1992, no âmbito do programa de amostragem regular.

3.2.2 Taxa de crescimento do bacterioplâncton heterotrófico

A evolução da abundância do bacterioplâncton heterotrófico na situação experimental sem predação ($<0,8$ μm), apresentou uma fase de crescimento exponencial de duração variável (ca. 20-100 h). Esta fase foi superior a 30 h apenas nas experiências efectuadas no Inverno (Fevereiro 1992 e Janeiro 1993). A fase de aumento exponencial da abundância foi seguida, na generalidade das experiências, por uma fase de relativa estabilidade. Porém, na experiência efectuada em Julho 1991, onde a abundância de bactérias atingiu um valor máximo de $14,1 \times 10^9$ células. L^{-1} , registou-se um notório declínio após o período de crescimento exponencial (ver Fig. 4.6). As estimativas da taxa de crescimento do bacterioplâncton basearam-se nas primeiras 20 a 44 h de cada experiência, coincidentes com a fase de aumento exponencial da abundância.

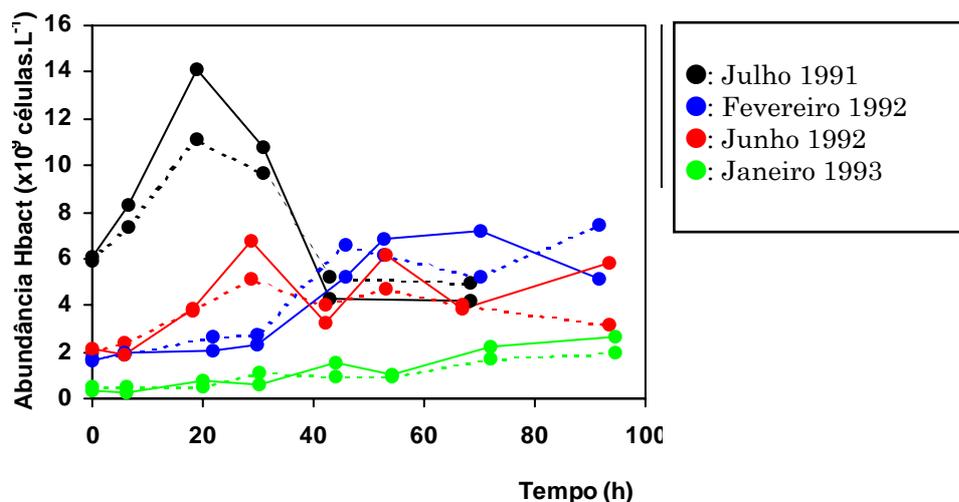


Figura 4.6 - Variação da abundância total de bacterioplâncton na situação experimental sem predação (<math><0,8 \mu\text{m}</math>) em diversas experiências efectuadas com câmaras de difusão ($n=2$) incubadas *in situ* no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993.

A comunidade de bacterioplâncton heterotrófico apresentou taxas de crescimento e períodos de duplicação celular (DT) entre $0,015\text{-}0,039 \text{ h}^{-1}$ e $17,8\text{-}46,2 \text{ h}$ ($n=7$), com valores médios de $0,030\pm 0,004 \text{ h}^{-1}$ e $26,2\pm 4,0 \text{ h}$, respectivamente (ver Fig. 4.7). Relativamente à variabilidade sazonal, a taxa de crescimento apresentou valores significativamente superiores no período de Primavera-Verão ($0,033\text{-}0,039 \text{ h}^{-1}$, $0,037\pm 0,014 \text{ h}^{-1}$, DT <math><21 \text{ h}</math>) e valores inferiores no Outono-Inverno ($0,015\text{-}0,025 \text{ h}^{-1}$, $0,020\pm 0,003 \text{ h}^{-1}$, DT >math>> 28 \text{ h}</math>; $p<0,05$ ver Fig. 4.7).

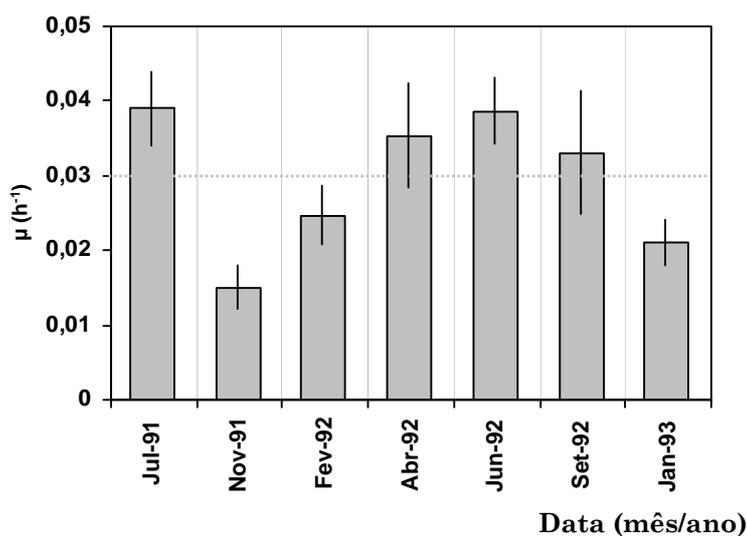


Figura 4.7 - Variação da taxa de crescimento *in situ* ($\mu\pm 1\text{SE}$, em h^{-1}) do bacterioplâncton heterotrófico no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993. A linha horizontal descontinua assinala a taxa de crescimento média.

As relações entre a taxa de crescimento do bacterioplâncton heterotrófico e a concentração de clorofila *a*, biomassa fitoplanctónica, temperatura, produção primária particulada e intensidade da radiação PAR na camada de mistura, I_m , foram positivas e significativas ($p < 0,05$). A relação entre a taxa de crescimento e a abundância ou biomassa bacterianas no início da experiência não foram significativas ($p > 0,05$). Apesar das relações lineares significativas referidas, os modelos mais ajustados no caso das relações entre a taxa de crescimento e a biomassa ou produção fitoplanctónica particulada não foram necessariamente modelos lineares mas sim logarítmicos (ver Fig. 4.8).

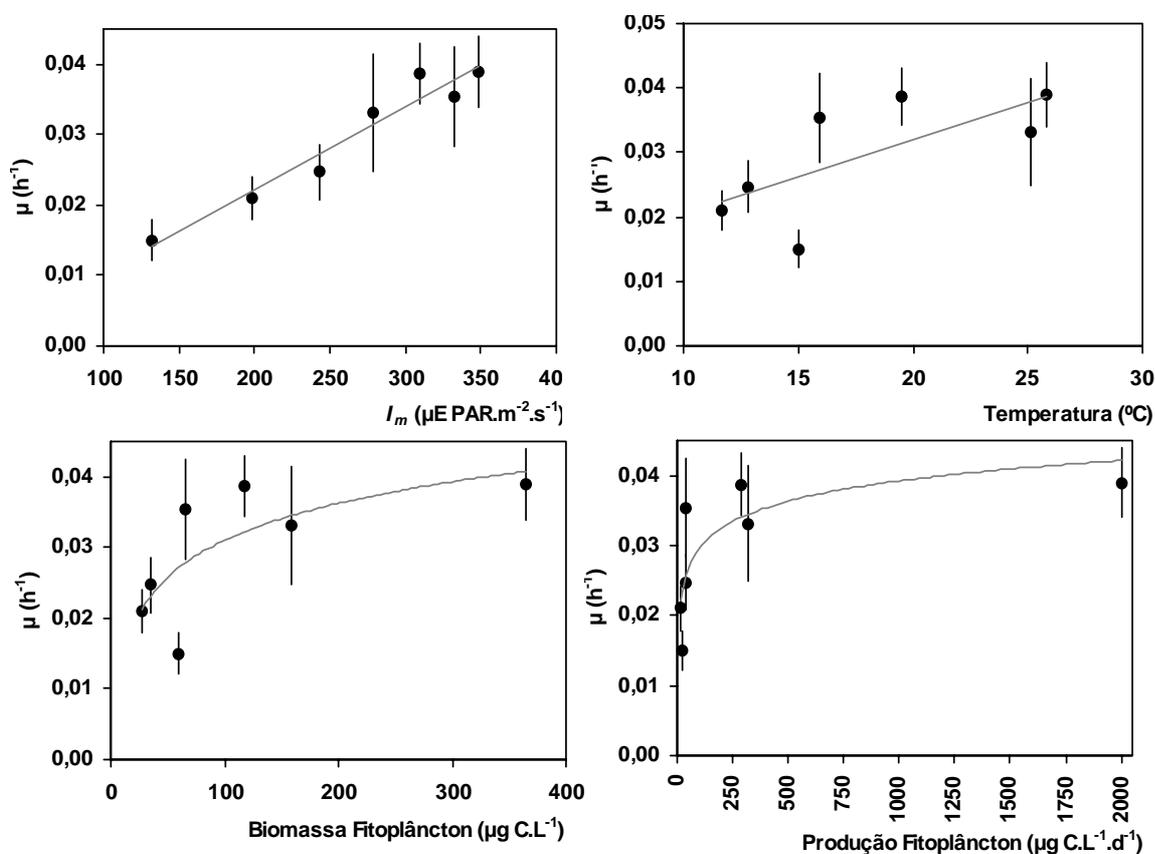


Figura 4.8 - Relação entre a taxa de crescimento *in situ* do bacterioplâncton heterotrófico ($\mu \pm 1SE$, em h^{-1}) e a temperatura, intensidade média da radiação PAR na camada de mistura, I_m , biomassa fitoplanctónica e produção fitoplanctónica particulada no início das experiências na Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993. As linhas ou curvas a cinzento representam os modelos que permitem o melhor ajuste entre as variáveis.

As variáveis ambientais analisadas neste estudo foram utilizadas como variáveis independentes ou preditores da taxa de crescimento (μ) do bacterioplâncton heterotrófico através do estabelecimento de modelos de regressão simples ou múltipla, linear ou curvilínea. O modelo com maior capacidade preditiva, um modelo linear

simples baseado na utilização de I_m , explicou 91% da variação da taxa de crescimento. A utilização da produção fitoplanctónica particulada explicou 55% da variação da taxa de crescimento do bacterioplâncton heterotrófico (ver Tab. IV.6).

Tabela IV.6 - Modelos de regressão linear simples, tipo $y=a+b.X$, para previsão da taxa de crescimento do bacterioplâncton heterotrófico (μ , em h^{-1}) no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) com $y=\log(\mu+1)$. Legenda - I_m : intensidade média da radiação PAR na camada de mistura ($\mu E PAR.m^{-2}.s^{-1}$); PP: produção fitoplanctónica particulada ($\mu gC.L^{-1}.d^{-1}$); R^2_a : coeficiente de determinação ajustado; SE: erro padrão.

V. indep. (X)	$a \pm 1SE_a$	$b \pm 1SE_b$
$\log(I_m + 1)$	$0,0256 \pm 0,0034$	$-0,0487 \pm 0,0082$
<i>sumário: $R^2_a=0,901$; $n=7$; $SE_y=0,001$; $p<0,001$.</i>		
$\log(PP + 1)$	$0,0044 \pm 0,0030$	$0,0041 \pm 0,0014$
<i>sumário: $R^2_a=0,551$; $n=7$; $SE_y=0,003$; $p<0,05$.</i>		

3.2.3 Produção do bacterioplâncton heterotrófico e demanda bacteriana de carbono

A produção do bacterioplâncton heterotrófico variou entre 18,5 e 287,2 $\mu gC.L^{-1}.d^{-1}$, com um valor médio de $89,1 \pm 35,0 \mu gC.L^{-1}.d^{-1}$ ($n=7$) e apresentou valores superiores no período de final da Primavera-Verão ($>90 \mu gC.L^{-1}.d^{-1}$) e inferiores no Outono-Inverno ($<34 \mu gC.L^{-1}.d^{-1}$; ver Fig. 4.9 A). A razão entre a produção bacteriana (PB) e a produção fitoplanctónica particulada (PP, ver Capítulo III, Fig. 3.41 A), PB/PP, apresentou um valor médio de $0,87 \pm 0,26$ com valores mínimos (0,14-0,32) entre o final da Primavera e o Verão, valores intermédios (0,87-0,90) em Novembro 1991 e Fevereiro 1992 e valores máximos (1,55-1,97) em Abril 1992 e Janeiro 1993.

A relação entre a produção bacteriana e a intensidade da radiação PAR na camada de mistura, a temperatura, a concentração de clorofila a , a biomassa fitoplanctónica e a taxa de crescimento do bacterioplâncton heterotrófico foi positiva e significativa ($n=7$, $p<0,05$). A relação entre a produção bacteriana e a biomassa bacteriana e produção fitoplanctónica particulada foi igualmente positiva mas estatisticamente mais forte ($p<0,01$).

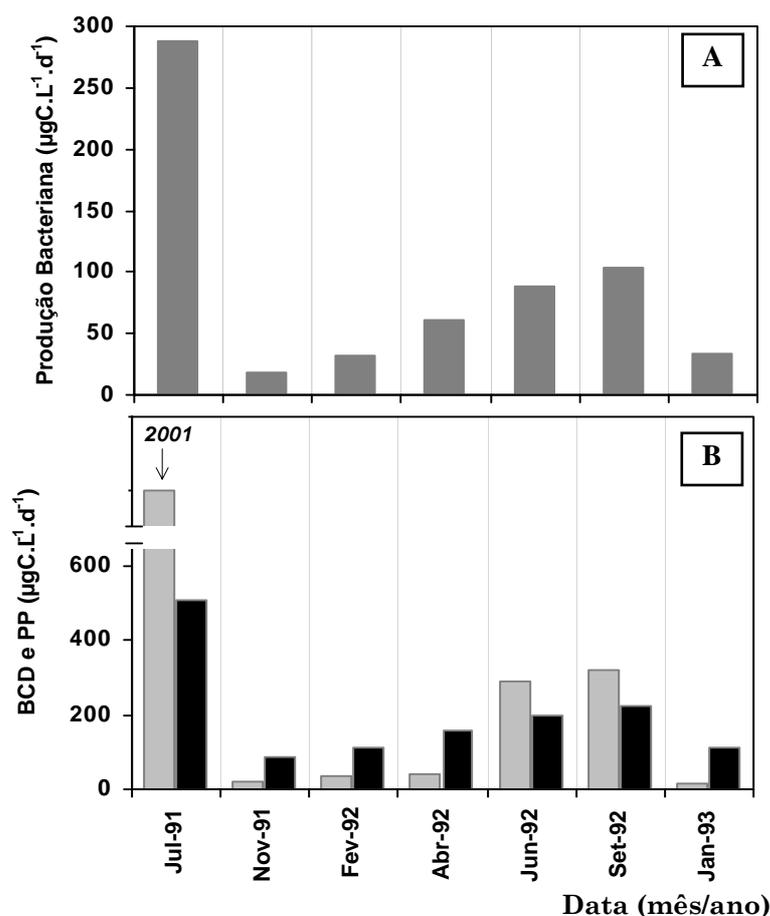


Figura 4.9 - (A) Variação da produção do bacterioplâncton heterotrófico ($\mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$) e (B) da produção fitoplanctônica particulada (\blacksquare , $\mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$) e da demanda bacteriana de carbono (\blacksquare , $\mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$) no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993.

O modelo de previsão da produção bacteriana (PB, em $\mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$) com maior capacidade preditiva, baseado na utilização da biomassa bacteriana (BB, em $\mu\text{gC.L}^{-1}$) e I_m (em $\mu\text{E}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), explicou 98% da variação observada (ver Tab. IV.7). Todos os coeficientes do modelo foram significativamente diferentes de zero e a contribuição da variável independente $\log(\text{BB}+1)$ foi superior, mas não significativamente distinta, da contribuição da variável $\log(I_m+1)$. A utilização da produção fitoplanctônica particulada, biomassa bacteriana, temperatura e I_m em modelos de regressão linear simples explicou 88%, 78%, 68% e 62% da variação da produção bacteriana, respectivamente (ver Tab. IV.7).

A demanda bacteriana de carbono foi calculada com base na produção bacteriana e na eficiência de crescimento das bactérias (BGE) estimada com base na aplicação do modelo empírico de del Giorgio & Cole (1998). Os valores de BGE previstos por este modelo apresentaram um valor médio de $0,38 \pm 0,05$ e variaram entre 0,21 e 0,57

registados em Novembro 1991 e Julho 1992, respectivamente. A demanda bacteriana de carbono apresentou um valor médio de $199,6 \pm 54,3 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$ e apresentou valores inferiores nas experiências de Outono-Inverno ($88-115 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$) e superiores no período de Verão ($223-506 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$; ver Fig. 4.9 B). A razão entre a demanda bacteriana de carbono (BCD) e a produção fitoplanctónica particulada (PP, ver Capítulo III, Fig. 3.41 A), BCD/PP, apresentou um valor médio de $2,79 \pm 0,89$ com valores inferiores (0,25-0,69) entre o final da Primavera e Verão e valores superiores (3,1-6,6) nas restantes experiências (ver Fig. 4.9 B).

Tabela IV.7 - Modelos de regressão múltipla (I) e simples (II) para previsão da produção bacteriana (PB, em $\mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$) no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), com $y = \log(\text{PB} + 1)$. Legenda - BB: biomassa bacteriana ($\mu\text{gC.L}^{-1}$); I_m : intensidade média da radiação PAR na camada de mistura ($\mu\text{E PAR.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); PP: produção fitoplanctónica particulada ($\mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$); R^2_a : coeficiente de determinação ajustado; SE: erro padrão; T: temperatura ($^{\circ}\text{C}$); β : coeficientes parciais de regressão estandardizados.

(I) Modelo tipo: $y = b_0 + b_1.X_1 + b_2.X_2 + b_3.X_3$			
X_n	$\beta \pm 1 \text{ SE}_\beta$	$b_n \pm 1 \text{ SE}_{b_n}$	p
$\log(\text{BB} + 1)$	$0,645 \pm 0,066$	$1,076 \pm 0,110$	<0,001
$\log(I_m + 1)$	$0,490 \pm 0,065$	$1,287 \pm 0,173$	<0,01
		$b_0: -3,235 \pm 0,354$	<0,001
<i>sumário: $R^2_a=0,981$; $n=7$; $\text{SE}_y=0,053$; $p<0,001$.</i>			
(II) Modelo tipo: $y = a + b.X$			
X	$a \pm 1 \text{ SE}_a$	$b \pm 1 \text{ SE}_b$	p
$\log(\text{PP} + 1)$	$0,823 \pm 0,155$	$0,485 \pm 0,073$	<0,001
<i>sumário: $R^2_a=0,878$; $n=7$; $\text{SE}_y=0,136$.</i>			
$\log(\text{BB} + 1)$	$-0,915 \pm 0,584$	$1,505 \pm 0,322$	<0,01
<i>sumário: $R^2_a=0,776$; $n=7$; $\text{SE}_y=0,185$.</i>			
$\log(\text{T} + 1)$	$-1,491 \pm 0,896$	$2,605 \pm 0,707$	<0,05
<i>sumário: $R^2_a=0,677$; $n=7$; $\text{SE}_y=0,222$.</i>			
$\log(I_m + 1)$	$-3,429 \pm 1,585$	$2,175 \pm 0,659$	<0,05
<i>sumário: $R^2_a=0,623$; $n=7$; $\text{SE}_y=0,240$; $p<0,05$.</i>			

3.2.4 Taxa de predação do bacterioplâncton heterotrófico e impacto da predação

A taxa de predação exercida por protistas fagotróficos inferiores a 10 μm sobre o bacterioplâncton heterotrófico variou entre 0,006 e 0,024 h^{-1} e apresentou um valor médio de $0,014 \pm 0,002 \text{ h}^{-1}$. A taxa de predação exercida pelos planctontes inferiores a 100 μm variou entre 0,006 e 0,033 h^{-1} e apresentou um valor médio de $0,019 \pm 0,004 \text{ h}^{-1}$. A predação exercida por planctontes inferiores a 100 μm foi dominada pela acção dos flagelados applastídicos e removeu entre 42,2 e 90,1%, em média $68,0 \pm 6,0\%$, da produção bacteriana por dia (ver Fig. 4.10).

A taxa de predação exercida por protistas fagotróficos inferiores a 10 μm , dominados por nanoflagelados applastídicos, foi máxima nas experiências efectuadas no Verão (0,020-0,24 h^{-1}) e mínima no Outono-Inverno (0,006-0,012 h^{-1}). As relações entre a taxa de predação exercida por este grupo e a abundância bacteriana, biomassa bacteriana, I_m ($p < 0,05$), temperatura, biomassa fitoplanctónica, taxa de crescimento do bacterioplâncton ($p < 0,01$) e produção fitoplanctónica particulada ($p < 0,001$) foram igualmente positivas e significativas.

A taxa de predação exercida por planctontes com dimensões inferiores a 100 μm sobre o bacterioplâncton heterotrófico foi superior na Primavera-Verão (0,018-0,033 h^{-1}) e inferior a 0,014 h^{-1} nas restantes experiências (ver. Fig. 4.10 A). As relações entre a taxa de predação exercida por planctontes inferiores a 100 μm e a temperatura, abundância bacteriana, biomassa bacteriana, biomassa fitoplanctónica ($p < 0,05$), I_m , produção fitoplanctónica particulada ($p < 0,01$) e a taxa de crescimento do bacterioplâncton ($p < 0,001$) foram positivas e significativas. O impacto da predação exercida pelo plâncton inferior a 100 μm sobre a produção do bacteriana ($68 \pm 6\%$ produção. d^{-1}) foi mínimo (42,3% produção. d^{-1}) em Novembro 1991 e máximo em Julho 1991 (90,1% produção. d^{-1}). A remoção foi superior a 61% da produção bacteriana por dia em seis das sete experiências efectuadas.

O contributo dos planctontes com dimensões entre 10 μm e 100 μm , numericamente dominados por ciliados, para a taxa de predação exercida pela fracção $< 100 \mu\text{m}$ variou entre zero (Novembro 1991 e Setembro 1992) e um máximo de 56,1%, registado em Junho 1992. De facto, nesta situação experimental, a predação exercida por planctontes superiores a 10 μm foi similar à predação exercida pelos nanoflagelados applastídicos (ver Fig. 4.10 B). Os planctontes com dimensões entre 10 μm e 100 μm e os nanoflagelados applastídicos inferiores a 10 μm removeram, em média, ca. 15 e 55% da produção bacteriana por dia.

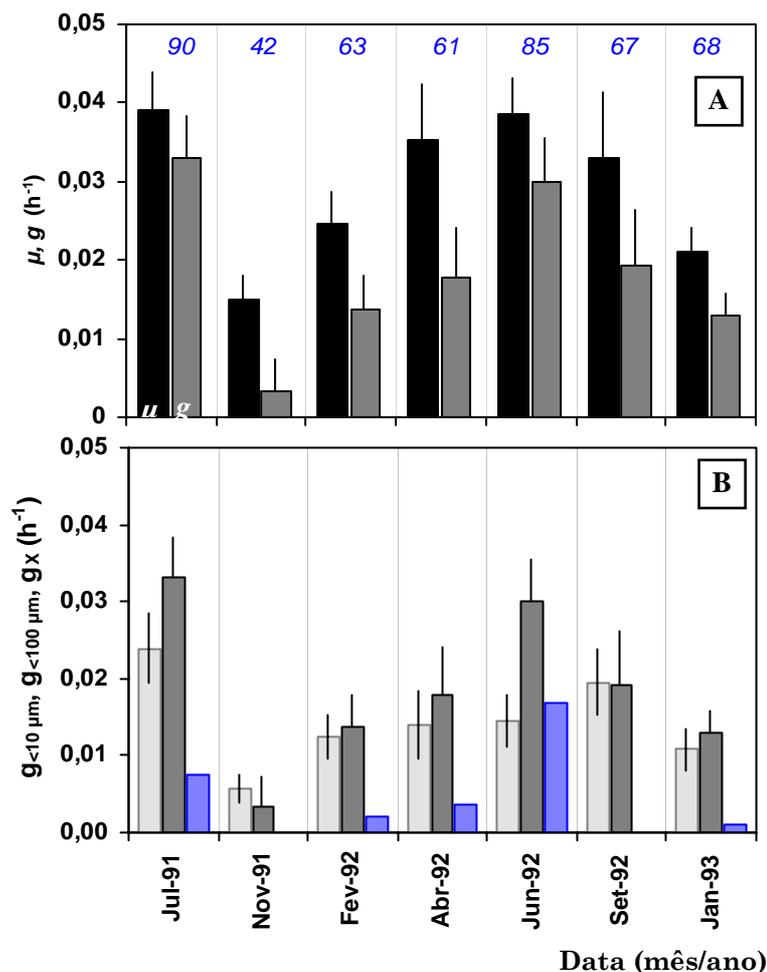


Figura 4.10 - (A) Variação da taxa de crescimento do bacterioplâncton heterotrófico (μ , ■) e da taxa de predação exercida por planctontes inferiores a 100 μm ($g_{<100 \mu\text{m}}$, ■). Os valores a azul representam a percentagem da produção bacteriana predada diariamente por planctontes inferiores a 100 μm (%PB.d⁻¹). **(B)** Variação das taxas de predação exercidas por planctontes inferiores a 100 μm ($g_{<100 \mu\text{m}}$, ■), por protistas inferiores a 10 μm , dominados por nanoflagelados applastídicos ($g_{<10 \mu\text{m}}$, ■), e por planctontes com dimensões entre 10 μm e 100 μm , dominados numericamente por nanociliados ($g_{10-100 \mu\text{m}}$, ■), no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993.

Para além da redução significativa da abundância de bactérias relativamente ao tratamento experimental sem predação (<0,8 μm), os protistas inferiores a 10 μm e os planctontes inferiores a 100 μm apresentaram igualmente um efeito notório a nível do volume celular médio do bacterioplâncton heterotrófico. O volume celular médio das bactérias foi significativamente superior na fracção <0,8 μm relativamente às fracções <10 μm e <100 μm nas experiências de Julho 1991, Novembro 1991, Junho 1992, Setembro 1991 (0-43 h, $p < 0,05$), Janeiro 1993 ($p < 0,01$) e Fevereiro 1992 ($p < 0,001$). Este efeito foi mais intenso nas experiências efectuadas no Inverno. A diferença entre o volume celular médio nas situações com e sem predação intensificou-se durante as fases de aumento da abundância de nanoflagelados applastídicos (ver Fig. 4.11). Na fase

de declínio da abundância destes protistas fagotróficos, geralmente observada entre 30 e 50 h após o início de cada experiência, o volume celular médio das bactérias estabilizou ou, em alguns casos, aumentou (Setembro 1992, ver seta Fig. 4.11).

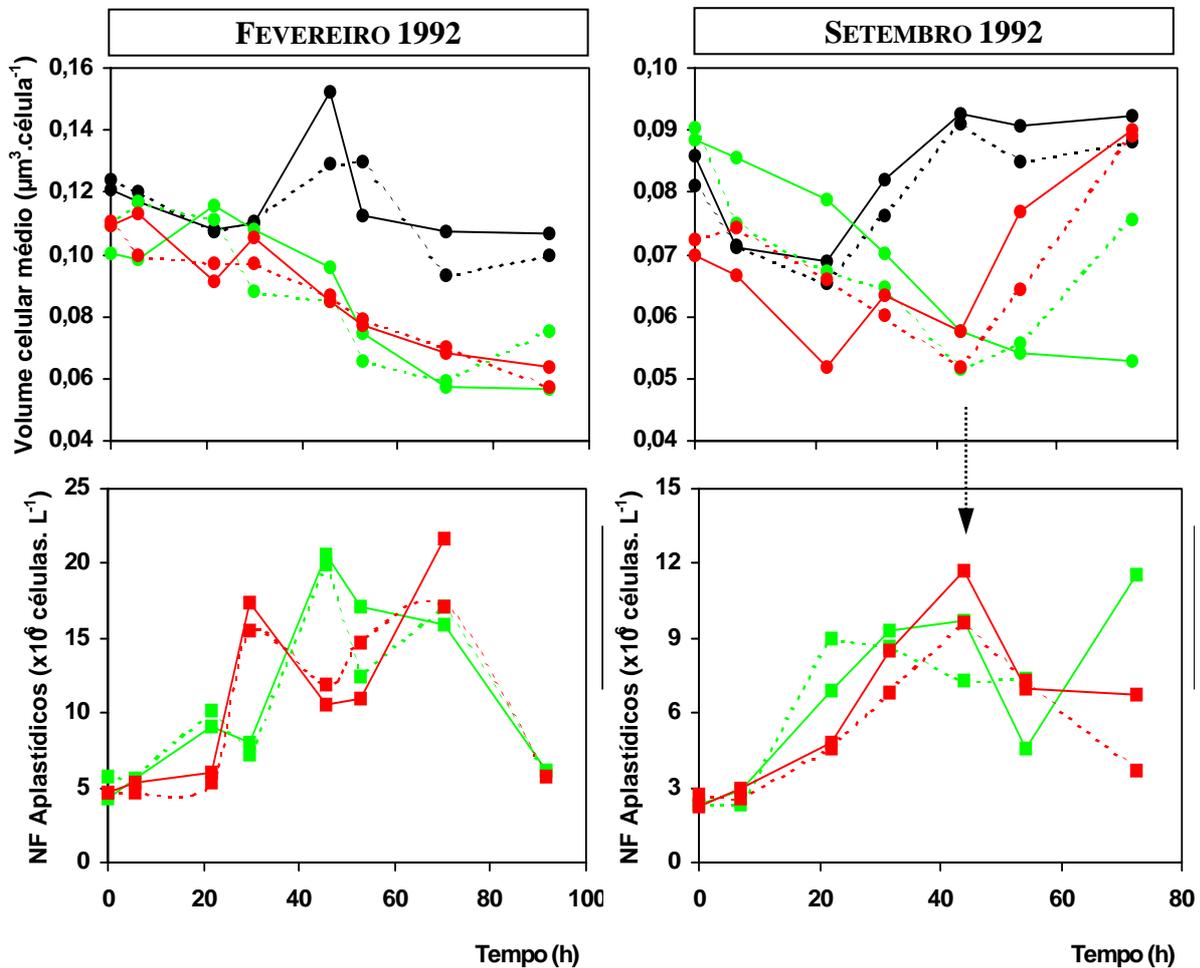


Figura 4.11 - Variação do volume bacteriano médio ($\mu\text{m}^3.\text{célula}^{-1}$; círculos, painel superior) e da abundância de nanoflagelados applastídicos (NF Aplastídicos, $\times 10^6 \text{ células.L}^{-1}$; quadrados, painel inferior) em replicados de diferentes tratamentos experimentais (●: $<0,8 \mu\text{m}$; ●, ■: $<10 \mu\text{m}$; ●, ■: $<100 \mu\text{m}$) incubados em câmaras de difusão, *in situ*, no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) em Fevereiro 1992 (coluna esquerda) e Setembro 1992 (coluna direita).

4. Discussão

4.1 Variabilidade espacial

As Estações Laguna e Barra, localizadas no interior da bacia oeste do sistema lagunar Ria Formosa e na interface com a zona costeira adjacente, respectivamente, apresentaram valores de abundância e biomassa de bacterioplâncton significativamente

distintos, cerca de três vezes superiores no interior da laguna com valores médios de $4,5 \times 10^9 \pm 0,2 \times 10^9$ células.L⁻¹ ($1-11 \times 10^9$) e $96,1 \pm 4,4$ µgC.L⁻¹ (27-220) *versus* $1,4 \times 10^9 \pm 0,1 \times 10^9$ células.L⁻¹ ($0,4-3,6 \times 10^9$) e $27,9 \pm 2,4$ µgC.L⁻¹ (7-62). Os valores obtidos na Estação Laguna enquadram-se nas abundâncias totais de bacterioplâncton heterotrófico referidas por Barbosa (1991) e Dionísio (1996) para estações no interior do sector oeste da Ria Formosa. Porém, são inferiores aos valores referidos por Barbosa (1991), Baptista (1993) e Dionísio (1996) para estações a este da Estação Laguna, na zona impactada pelas descargas de efluentes da cidade de Faro, onde foram detectadas abundâncias máximas superiores a 18×10^9 células.L⁻¹ (Barbosa, 1991; Dionísio, 1996). Os valores obtidos na Estação Barra são similares aos referidos para a costa portuguesa (Rheinheimer & Schmaljohann, 1983; Baptista, 1993), espanhola (Prieto *et al.*, 1999; Barbosa *et al.*, 2001; Valencia *et al.*, 2003) e para outros ambientes costeiros expostos (ver Rheinheimer, 1994, ver revisão Ducklow, 2000). Estes valores incluem células em diferentes estádios de actividade e viabilidade (Gocke *et al.*, 1983; Gasol *et al.*, 1999; Smith & del Giorgio, 2003) mas a sobreestimativa da fracção de células activas foi provavelmente superior na Estação Barra (del Giorgio & Scarborough, 1995).

Os valores médios da abundância e biomassa de bacterioplâncton heterotrófico são da mesma ordem de grandeza dos valores geralmente referidos para outros sistemas lagunares e estuarinos (Kirchman *et al.*, 1984; Painchaud & Therriault, 1989; Wright & Coffin, 1983; Rublee *et al.*, 1984; Admiraal *et al.*, 1985; Coffin & Sharp, 1987; Paul *et al.*, 1988; Chin-Leo & Benner, 1991; Findlay *et al.*, 1991; Morales-Zamorano *et al.*, 1991; Hoch & Kirchman, 1993; Hoppe *et al.*, 1996; Coffin & Connolly, 1997; Goosen *et al.*, 1999; Murrell *et al.*, 1999; Ziegler & Benner, 1999; Revilla *et al.*, 2000; Bossinneault-Cellineri *et al.*, 2001; Caroppo, 2002; Murrell, 2003; Schultz *et al.*, 2003; McManus *et al.*, 2004; Staroscik & Smith, 2004) incluindo sistemas costeiros protegidos portugueses (Almeida & Alcântara, 1992; Almeida *et al.*, 2002, 2005; Bordalo & Vieira, 2005). Porém, em alguns sistemas costeiros protegidos tropicais (Torretón *et al.*, 1989; Gocke *et al.*, 2004) e temperados, a abundância e biomassa podem atingir valores superiores ($>12 \times 10^9$ células.L⁻¹ e 300 µgC.L⁻¹; Palumbo & Ferguson, 1978; Wilson & Stevenson 1980; Bent & Goulder, 1981; Rublee *et al.*, 1983; Galvão & Fritz, 1991; Abreu *et al.*, 1992; MacMillin *et al.*, 1992; Bordalo & Caieiro, 1993; Shiah & Ducklow, 1994b, 1995a; Goosen *et al.*, 1997; Hoppe *et al.*, 1998; Cunha *et al.*, 2000; Revilla *et al.*, 2000; Boissonneault-Cellineri *et al.*, 2001; Iriarte *et al.*, 2003).

A ocorrência de valores de abundância ou produção de bactérias heterotróficas superiores nas zonas interiores de sistemas costeiros protegidos, igualmente referida em outros estuários, relaciona-se geralmente com a maior disponibilidade de matéria orgânica autóctone ou alóctone e com a redução das perdas por advecção horizontal nestes locais (Palumbo & Ferguson, 1978; Wilson & Stevenson 1980; Albright, 1983a;

Kirchman *et al.*, 1984; Admiraal *et al.*, 1985; Painchaud & Therriault, 1989; Chrzanowski & Zingmark, 1989; MacMillin *et al.*, 1992; Painchaud *et al.*, 1995, 1996; Revilla *et al.*, 2000; Murrell, 2003; Almeida *et al.*, 2005; Bordalo & Vieira, 2005). Em alguns estuários, estas características ocorrem em zonas intermédias, por vezes associadas ao máximo de turbidez (Wright & Coffin, 1983, Palumbo *et al.*, 1984; Paul *et al.*, 1988; Relexans *et al.*, 1988; Bordalo & Caieiro, 1993; Shiah & Ducklow, 1993, 1994b; Goosen *et al.*, 1997 Cunha *et al.*, 2000). Porém, em outros sistemas estuarinos, a ocorrência de abundâncias máximas no baixo-estuário devido à elevação da produção fitoplanctónica ou à intensificação da remoção do bacterioplâncton no alto-estuário foi referida por Coffin & Sharp (1987) e Schultz *et al.* (2003), respectivamente.

O interior da Ria Formosa apresenta densidades de fitoplâncton (ver Capítulo III), de macrófitas marinhas e de bivalves, produtores directos ou indirectos de matéria orgânica dissolvida, significativamente superiores aos registados na zona exterior da laguna. Para além deste facto, a matéria orgânica alóctone, introduzida através de descargas de efluentes domésticos parcialmente tratados, é bastante diluída nas zonas mais exteriores pelo que o seu efeito é superior no interior da laguna (Mudge *et al.*, 1999; Santos *et al.*, 2004; Mudge & Duce, 2005). A reduzida profundidade da Ria Formosa, associada à permanente mistura da coluna de água, provavelmente facilita a ressuspensão ou advecção de material orgânico do sedimento ou dos sapais, incluindo POC, DOC (Morales-Zamorano *et al.*, 1991; Hopkinson *et al.*, 1998) e bactérias (Wright & Coffin, 1983; Troussellier *et al.*, 1993; Gocke *et al.*, 2004), processos que podem contribuir para a variabilidade espacial entre as zonas interior e exterior da laguna.

De facto, a informação disponível para a Ria Formosa indica que a concentração de matéria orgânica é superior no interior do sector oeste da laguna relativamente às barras do sistema. Este padrão foi observado a nível da concentração de carbono orgânico dissolvido (DOC: 138-150 μM C-DOC *versus* 85-108 μM C-DOC, Santos *et al.*, 2004), da concentração de azoto orgânico dissolvido (DON: 9,7-33,0 μM N-DON *versus* 11,9-32,4 μM N-DON, Falcão, 1996), da concentração de fósforo orgânico dissolvido DOP (0,1-7,3 μM P-DOP *versus* 0,1-2,0 μM P-DOP; Falcão, 1996) e do consumo biológico de oxigénio após 7 dias (BOD_7), indicador da concentração total de matéria orgânica lábil (0,84-4,18 *versus* 0,65-1,89 $\text{mgO}_2\cdot\text{L}^{-1}$, Barbosa, 1989) Assim, apesar do interior da laguna apresentar uma concentração significativamente superior de nanoflagelados aplastídicos, principais predadores do bacterioplâncton, as diferenças a nível do ambiente nutricional certamente explicaram a ocorrência de abundâncias e biomassas bacterianas ca. 3x superiores na Estação Laguna relativamente à Estação Barra.

O biovolume celular médio do bacterioplâncton heterotrófico nas Estações Laguna e Barra apresentou valores entre 0,056-0,145 $\mu\text{m}^3\cdot\text{célula}^{-1}$ (0,089 \pm 0,001) e 0,061-0,103

$\mu\text{m}^3.\text{célula}^{-1}$ ($0,081\pm 0,002$), respectivamente. Valores similares são geralmente referidos para diversos sistemas costeiros, expostos e protegidos ($0,060$ - $0,19 \mu\text{m}^3.\text{célula}^{-1}$: Fuhrman, 1981; Cammen & Walker, 1982; Palumbo *et al.*, 1984; Turley & Lochte, 1986; Albright & McRae, 1987; Coffin & Sharp 1987; Bjornsen *et al.*, 1989; Torretón *et al.*, 1989; Galvão, 1990; Findlay *et al.*, 1991; MacMillin *et al.*, 1992; Soto *et al.*, 1993; Solic & Krstulovic, 1994; Schultz *et al.*, 2003; Valencia *et al.*, 2003). Contudo, em alguns sistemas costeiros, os biovolumes bacterianos médios são notoriamente inferiores ($0,020$ - $0,073 \mu\text{m}^3.\text{célula}^{-1}$: Zimmermann, 1977; Chrzanowski & Zingmark, 1989; Hoch & Kirchman, 1993; Artigas, 1998; Barbosa *et al.*, 2001; Gocke *et al.*, 2004).

O volume celular médio no interior da laguna foi significativamente superior ao registado na Estação Barra. Efectivamente, sistemas aquáticos (naturais ou experimentalmente controlados) mais favoráveis ao crescimento bacteriano, com valores de temperatura ou concentração de nutrientes elevados, apresentam geralmente bactérias com volumes celulares superiores (Wright & Coffin, 1983; Albright & McRae, 1987; Wainright, 1987; Bjornsen *et al.*, 1989; Autio, 1990; Wainright, 1990; MacMillin *et al.*, 1992; Berman *et al.*, 1994; Rheinheimer, 1994; Shiah & Ducklow, 1995b; Autio, 1998; Bird & Kalff, 1999). Porém, o consumo selectivo de bactérias de maiores dimensões pelos protistas fagotróficos, referido em diversos estudos (Andersson *et al.*, 1986; González, 1996) e demonstrado experimentalmente no interior da Ria Formosa (ver Fig. 4.11), pode ter aproximado os volumes bacterianos médios no interior e exterior deste sistema lagunar. Em alguns casos, o volume bacteriano parece não variar ao longo de gradientes de eutrofização (Chrzanowski & Zingmark, 1989).

A razão entre a biomassa bacteriana e a biomassa fitoplanctónica foi significativamente superior na Estação Laguna e variou entre $0,12$ - $3,10$ ($1,12\pm 0,06$) e $0,06$ - $4,21$ ($0,67\pm 0,14$) no interior e exterior da Ria Formosa, respectivamente. De uma forma geral, esta razão varia entre $0,10$ a $0,40$ (Cole *et al.*, 1988 e Ducklow & Carlson, 1992). Este valor pode aumentar em ambientes oligotróficos (Gasol *et al.*, 1997; Barbosa *et al.*, 2001) e igualmente em sistemas estuarinos com fontes de carbono orgânico não planctónicas (Coffin & Sharp, 1987; Wright *et al.*, 1987; Kirchman *et al.*, 1989; Painchaud & Therriault, 1989; Jonas & Tuttle, 1990; Morales-Zamorano *et al.*, 1991; Abreu *et al.*, 1992). No presente estudo, a relação entre o logaritmo da concentração de clorofila *a* ($\log \text{Chl } a$) e o logaritmo da abundância total de bacterioplâncton ($\log \text{TBN}$) na Estação Laguna apresentou um declive não significativamente distinto do modelo proposto por Cole *et al.* (1988) mas uma ordenada na origem significativamente superior (ver Fig. 4.12). Assim, para determinado nível de concentração de clorofila *a*, a abundância de bacterioplâncton foi significativamente superior à prevista por este modelo o que pode indicar a importância de fontes de matéria orgânica dissolvida para além do fitoplâncton. Apesar de não se ter registado uma relação significativa entre a

concentração de clorofila a e a abundância de bactérias na Estação Barra, em situação de preia-mar, as abundâncias obtidas aproximaram-se mais das previstas pelo modelo de Cole *et al.* (1988). Em situação de baixa-mar, a Estação Barra situou-se numa posição intermédia (ver Fig. 4.12) mas a ordenada na origem deste modelo foi significativamente inferior ($p < 0,0001$) à do modelo aplicável ao interior da Ria Formosa. Assim, e ao contrário do sugerido por Murrell (2003), a ocorrência de ordenadas na origem superiores às referidas por Cole *et al.* (1998) não parece dever-se à sub-representação de sistemas quentes, sub-tropicais, neste modelo.

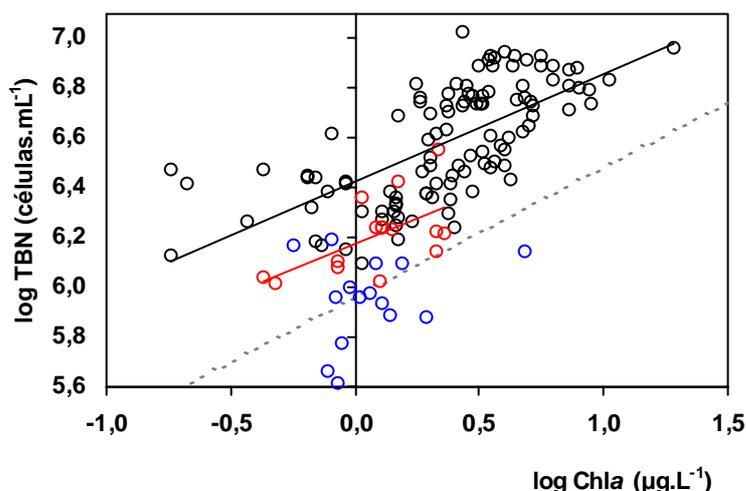


Figura 4.12 - Relação entre o logaritmo da concentração de clorofila a ($\log \text{Chl } a$) e o logaritmo da abundância total de bacterioplâncton heterotrófico ($\log \text{TBN}$) no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, \circ) e numa zona em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra) em situação de baixa-mar (\circ) e preia-mar (\circ) no período de Março 1991 a Julho 1992. Linha a tracejado representa o modelo empírico de Cole *et al.* (1988). Linha a negro representa o modelo ajustado para o interior da Ria Formosa: $\log \text{TBN} = (0,433 \pm 0,046) * \log \text{Chl } a + (6,427 \pm 0,024)$, $n=108$, $R^2_a=0,447$, $SE_y=0,17$, $p < 0,0000001$; declive funcional: 0,64. Linha a vermelho representa o modelo ajustado para a Estação Barra em situação de baixa-mar: $\log \text{TBN} = (0,407 \pm 0,154) * \log \text{Chl } a + (6,175 \pm 0,036)$, $n=15$, $R^2_a=0,299$, $SE_y=0,13$, $p < 0,05$; declive funcional: 0,95.

A taxa de crescimento e a produção bacterianas no interior da Ria Formosa, avaliadas *in situ* durante experiências efectuadas após a remoção dos predadores, apresentaram valores entre 0,36-0,94 d^{-1} e 19-287 $\mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$ e valores médios de $0,72 \pm 0,01 \text{ d}^{-1}$ e $89 \pm 35 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$ ($n=7$), respectivamente. As taxas de crescimento obtidas são semelhantes aos valores referidos para diversos sistemas estuarinos e lagunares, geralmente entre 0,3 e 1,7 d^{-1} e com valores médios de 0,5 a 1,2 d^{-1} (Ducklow, 1982; Rublee *et al.*, 1983, 1984; Admiraal *et al.*, 1985; Laanbroeck & Verplanke, 1986; McManus & Fuhrman, 1988; Galvão, 1990; Jonas & Tuttle, 1990; Chin-Leo & Benner, 1991; MacMillin *et al.*, 1992; Marrasé *et al.*, 1992; Ducklow & Shiah, 1993; Hoch & Kirchman, 1993; Goosen *et al.*, 1997; Sanudo-Wilhelmy & Taylor, 1999; Revilla *et al.*, 2000; Ferrier-Pagès & Furla, 2001; Torretón *et al.*, 2000; McManus *et al.*, 2004; Staroscik & Smith, 2004; Almeida *et*

al., 2005). Porém, alguns estudos referem taxas máximas de crescimento do bacterioplâncton iguais ou superiores a 2 d^{-1} , equivalentes a tempos de duplicação inferiores a 6h (Kirchman *et al.*, 1984; Fritz, 1986; Soto *et al.*, 1993; Painchaud *et al.*, 1996; Bano *et al.*, 1997; Coffin & Connolly, 1997; Ferrier-Pagès & Gattuso, 1997; Hopkinson *et al.*, 1998; Hyun *et al.*, 1999; Revilla *et al.*, 2000; Murrell, 2003; Yokokawa *et al.*, 2004). As taxas de crescimento obtidas no interior da Ria Formosa são superiores às geralmente associadas a ambientes oceânicos ($0,05\text{-}0,3 \text{ d}^{-1}$, Ducklow 2000) e a ambientes costeiros expostos incluindo a costa ibérica ($0,05\text{-}0,2 \text{ d}^{-1}$, ver Barbosa *et al.*, 2001).

Os valores de produção bacteriana enquadram-se igualmente na gama de valores associada a diversos sistemas estuarinos e lagunares temperados que apresentam valores geralmente inferiores a $400 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$ e valores médios de 42 a $134 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$ (Chin-Leo & Benner, 1991; Findlay *et al.*, 1991; ver revisões de Ducklow & Carlson, 1992 e Ducklow & Shiah, 1993; Bano *et al.*, 1997; Goosen *et al.*, 1999; Murrell *et al.*, 1999; Ziegler & Benner, 1999; Almeida *et al.*, 2002; McManus *et al.*, 2004; Staroscik *et al.*, 2004). Contudo, alguns estudos reportam valores superiores ($400\text{-}2184 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$; McMillin *et al.*, 1992; ver revisão Ducklow & Shiah, 1993; Goosen *et al.*, 1997; Revilla *et al.*, 2000; Almeida *et al.*, 2005). As estimativas associadas a ambientes costeiros expostos são geralmente inferiores, em média entre $4\text{-}119 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$ (ver revisão Ducklow & Carlson, 1992). A informação disponível para a camada eufótica na zona costeira adjacente à Ria Formosa ($0,02\text{-}0,54 \mu\text{g C. L}^{-1}.\text{d}^{-1}$, Gocke *et al.*, 1983) e na costa ibérica ($0,13\text{-}3,52 \mu\text{gC. L}^{-1}.\text{d}^{-1}$, ver Barbosa *et al.*, 2001 e referências associadas) indica valores de produção bacteriana notoriamente inferiores aos observados no interior da Ria Formosa.

A razão entre a produção bacteriana e a produção fitoplanctónica no interior da Ria Formosa, considerada um indicador do estado trófico do sistema (Goosen *et al.*, 1997), variou entre 0,14 e 1,97 e apresentou um valor médio de $0,87 \pm 0,26$ ($n=7$). Este valor é notoriamente superior ao apresentado nas revisões de Cole *et al.* (1988), Ducklow & Carlson (1992) e Ducklow & Shiah (1993) e nos estudos recentes de Sousa *et al.* (2003) e Staroscik & Smith (2004), que referem valores médios entre 0,10 e 0,50. Contudo, valores similares ou mesmo superiores aos obtidos neste estudo ($2\text{-}17500$) foram referidos para diversos sistemas lagunares e estuarinos (Coffin & Sharp, 1987; Chin-Leo & Benner, 1991; Findlay *et al.*, 1991; Hoch & Kirchman, 1993; ver Hoppe *et al.*, 1996; Bano *et al.*, 1997; Goosen *et al.*, 1997, 1999; Revilla *et al.*, 2000; Preen & Kirchman, 2004) ou para as zonas superiores dos mesmos (Hoch & Kirchman, 1993; Almeida *et al.*, 2005). Estes valores indicam, de forma inequívoca, que a actividade bacteriana não pode ser suportada apenas pela produção fitoplanctónica pelo que outras fontes de carbono orgânico, como por exemplo as descargas de efluentes

domésticos parcialmente tratados ou os produtores primários bentónicos, suportam o bacterioplâncton heterotrófico na Ria Formosa.

4.2 Variabilidade tidal

Apesar deste estudo incidir sobre a dinâmica sazonal do bacterioplâncton heterotrófico, o conhecimento da variabilidade em escalas temporais menores é importante para avaliar a variabilidade sazonal e os seus factores reguladores. A variabilidade de curto período (ex.: horária, semi-diária, quinzenal) é regulada por processos meteorológicos, hidrodinâmicos, biológicos e fisiológicos (exs.: Chin-Leo & Benner, 1991; Moriarty & Pollard, 1982; Moriarty *et al.*, 1985; Troussellier *et al.*, 1993; Painchaud *et al.*, 1996; Gasol *et al.*, 1998). Contudo, em ambientes meso e macro-tidais, como a Ria Formosa e zona costeira adjacente, o efeito da maré pode ser determinante a nível semi-diurno e quinzenal (Ducklow, 1982; Kirchman *et al.*, 1984; Eldridge & Sieracki, 1993; Shiah & Ducklow, 1995a). Neste estudo, os coeficientes médios de variação semi-diurna da abundância e biomassa do bacterioplâncton heterotrófico (ca. 22%) foram inferiores aos coeficientes médios de variação sazonal (ca. 45-48%) na Estação Laguna (ver Tab. IV.2). Assim, e tal como observado no caso do fitoplâncton (ver Capítulo III, Tab. III.5), a amplitude de variação tidal do bacterioplâncton foi inferior à variabilidade sazonal. Este padrão foi igualmente referido por Shiah & Ducklow (1995a) para um sub-estuário da Baía de Chesapeake (EUA). Porém, a Estação Barra apresentou coeficientes médios de variação tidal ligeiramente superiores aos associados à variação sazonal (44-48% *versus* 38%, ver Tab. IV.2).

Apesar da razão entre a biomassa fitoplanctónica média e a biomassa bacteriana média nas Estações Laguna e Barra ser similar, ca. 3x, a variabilidade tidal semi-diurna destas variáveis na Estação Barra foi notoriamente distinta. Enquanto a biomassa fitoplanctónica não variou de forma significativa ao longo do ciclo tidal semi-diurno (ver Capítulo III), a biomassa bacteriana foi significativamente superior em situação de baixa-mar ($p < 0,0001$). Este contraste pode reflectir a menor intensidade relativa dos processos de remoção do bacterioplâncton ao longo da sua advecção tidal entre o interior e o exterior da laguna. De acordo com o espectro dimensional de partículas utilizadas eficientemente por *Ruditapes decussatus* (Sobral & Widdows, 2000), o principal bivalve cultivado na Ria Formosa, a reduzida predação sobre as bactérias planctónicas não aderentes a partículas, dominantes na Ria Formosa (Barbosa, 1989), pode, em parte, explicar esta diferença. Assim, o sector oeste da Ria Formosa exportou biomassa bacteriana para a zona costeira adjacente em quase todo o ciclo anual. Cunha *et al.* (2001) referem igualmente a exportação de bacterioplâncton da Ria de Aveiro para a zona costeira adjacente.

A abundância e biomassa do bacterioplâncton heterotrófico apresentaram uma variabilidade semi-diurna notória com valores significativamente superiores em baixa-mar em relação a preia-mar. A amplitude de variação tidal semi-diurna foi claramente superior no período de Primavera-Verão (ver Fig. 4.2) tal como referido para outros ambientes estuarinos (Wright & Coffin, 1983; Kirchman *et al.*, 1984). De acordo com a simulação do modelo hidrodinâmico bi-dimensional MOHID, desenvolvido pelo grupo MARETEC do Instituto Superior Técnico (ver Brito, 2005), a massa de água que atinge a Estação Laguna em preia-mar de maré-morta encontrava-se, na baixa-mar anterior, no Canal de Faro, na zona do Cais Comercial (Adélio Silva, dados não publicados; ver Capítulo II, Fig. 2.2). Segundo Newton (1995), a região do Cais Comercial constitui uma fronteira entre a região da laguna onde as características físico-químicas da massa de água são controladas essencialmente pela zona costeira adjacente e a região impactada, de forma variável, pelos processos lagunares. Dado que a zona costeira adjacente apresentou uma concentração de bactérias significativamente inferior, estes factos, associados ao deficiente funcionamento da Barra do Ancão (Águas, 1986), e ao efeito de diluição da massa de água lagunar podem explicar a variabilidade semi-diurna observada. Para além dos processos passivos de advecção horizontal e diluição, geralmente responsáveis pela variabilidade semi-diurna de variáveis biológicas em diversos sistemas estuarinos (ver Demers *et al.*, 1986), a ressuspensão a partir do sedimento, ambiente com uma concentração de bactérias geralmente superior (ver Kirchman *et al.*, 1984), pode igualmente explicar a ocorrência de abundâncias de bacterioplâncton superiores em baixa-mar.

A ocorrência de valores de abundância, biomassa ou produção de bactérias heterotróficas superiores em situação de baixa-mar e inferiores em preia-mar foi igualmente referida para vários sistemas costeiros protegidos (Erkenbrecher & Stevenson, 1978; Wilson & Stevenson, 1980; Kirchman *et al.*, 1984; Laanbroek & Verplanke, 1986; Painchaud *et al.*, 1995; Shiah & Ducklow, 1995a; Hoppe *et al.*, 1996; Sosa-Ávalos *et al.*, 1997; Almeida *et al.*, 2001b). Em alguns estuários, este padrão é particularmente notório no caso das bactérias aderentes a partículas o que parece de facto indicar a importância da ressuspensão em situação de baixa-mar (Wilson & Stevenson, 1980; Painchaud *et al.*, 1995). Porém, a ocorrência de abundâncias ou actividades bacterianas máximas em situação de preia-mar (Hyun *et al.*, 1999) ou pouco variáveis ao longo do ciclo semi-diurno de maré (Ruble *et al.*, 1983) foi igualmente documentada. Em alguns estuários, a ocorrência de biomassas bacterianas máximas em baixa-mar no baixo-estuário e em preia-mar no alto-estuário resulta da existência de biomassas máximas em regiões intermédias que são advectadas para montante em preia-mar e para jusante em baixa-mar (Wright & Coffin 1983; Chrzanowski & Zingmark, 1989).

Tal como previamente discutido no Capítulo III (ver Secção 4.2), a variabilidade semi-diurna observada em estações fixas integra componentes espaciais e temporais, passivos e activos, por vezes de difícil interpretação (Painchaud *et al.*, 1995). Assim, parte do aumento observado pode ter resultado do crescimento do bacterioplâncton entre as situações de baixa-mar e preia-mar devido à melhoria do ambiente nutricional nas zonas mais interiores da Ria Formosa. De acordo com Kirchman *et al.* (1984) e Shiah & Ducklow (1995a), parte da variabilidade semi-diurna observada em sistemas estuarinos pode reflectir a estimulação do crescimento bacteriano. Em situações onde o crescimento bacteriano se encontre limitado pela temperatura, parte da variabilidade diária pode igualmente reflectir o efeito da variação da temperatura (ver Shiah & Ducklow, 1995a).

No interior da Ria Formosa, as taxas de crescimento líquido do bacterioplâncton entre as situações de preia-mar e baixa-mar com abundância de bactérias igual ou superior em baixa-mar (86% das datas avaliadas), variou entre 0,0 e 0,21 h⁻¹ e apresentou um valor médio de 0,048 h⁻¹. Estes valores são claramente superiores às taxas de crescimento máxima e média do bacterioplâncton heterotrófico obtidas *in situ* (0,039 e 0,030 h⁻¹, ver Fig. 4.7). Porém, em 56% das ocasiões analisadas ao longo do ciclo anual ou em 42% das ocasiões analisadas no período de Primavera-Verão, o aumento observado entre preia-mar e baixa-mar foi igual ou inferior à taxa máxima de crescimento *in situ*. Assim, em algumas ocasiões, o aumento verificado pode ter resultado do crescimento *in situ*. Em média, o aumento da abundância de bacterioplâncton observado ao longo das 6 h que decorrem entre preia-mar e baixa-mar não pode ser explicado unicamente pelo crescimento. Atendendo a que a variação entre preia-mar e baixa-mar integrou o efeito da mortalidade do bacterioplâncton, por exemplo pela predação (Coffin & Sharp, 1987; Newell & Krambeck, 1995), o efeito directo do crescimento na variabilidade tidal semi-diurna parece ainda menos provável.

A abundância e biomassa bacterianas não se relacionaram de forma significativa com a amplitude de maré facto que parece indicar que o efeito da ressuspensão não foi importante na modulação da variabilidade semi-diurna do bacterioplâncton. A similaridade entre as situações de maré-viva e maré-morta contrasta com a ocorrência de abundâncias de bactérias geralmente superiores em situação de maré-viva associadas à intensificação da ressuspensão directa de bactérias a partir do sedimento (Goulder, 1976; Wilson & Stevenson, 1980; Pommeruy *et al.*, 1987; Sosa-Ávalos *et al.*, 1997), à estimulação das bactérias devido à estimulação da comunidade fitoplanctónica (Ducklow, 1982) ou à intensificação da ressuspensão ou advecção de DOC ou POC a partir do sedimento (Morales-Zamorano *et al.*, 1991). Porém, Eldridge & Sieracki (1993) referem abundâncias de bacterioplâncton superiores em maré-morta devido à estimulação da comunidade fitoplanctónica, limitada pelo ambiente luminoso, e à

redução da predação sobre o bacterioplâncton devido à maior disponibilidade de picofitoplâncton.

A provável intensificação da ressuspensão ou advecção de DOC a partir do sedimento referida por Morales-Zamorano *et al.* (1991) e o aumento da exudação de DOC pelos povoamentos de *Spartina* durante períodos de imersão, referido por Turner (1978), podem aumentar a velocidade de produção de substratos orgânicos em maré-viva na Ria Formosa. Todavia, em situação de maré-morta, o aumento da produção líquida (ver Capítulo III, Secção 4.2.2) e bruta do fitoplâncton (Falcão *et al.*, 1991), o aumento da produção primária bruta de *Spartina maritima* devido ao aumento do período de exposição ao ar (Silva *et al.*, 2005), e o aumento do tempo de residência da massa de água no interior da Ria Formosa, que minimiza a advecção/diluição do bacterioplâncton e do DOC alóctone proveniente de efluentes urbanos, podem ter aproximado a biodisponibilidade de DOC e POC nas situações de maré-morta e maré-viva no interior da Ria Formosa. Adicionalmente, num cenário de limitação pela disponibilidade de azoto, discutido na próxima Secção, o aumento da concentração de amónia observada em situação de maré-morta (Falcão, 1996) pode ser importante.

4.3 Variabilidade sazonal no interior da Ria Formosa

No geral, a abundância (1×10^9 - 11×10^9 células.L⁻¹) e biomassa (27-220 µgC.L⁻¹) de bacterioplâncton heterotrófico no interior do sector oeste da Ria Formosa (Estação Laguna) apresentaram uma variação sazonal unimodal pouco ampla (ca. 10x) com valores máximos no Verão e mínimos no Inverno (ver Fig. 4.2). A taxa de crescimento do bacterioplâncton (0,015-0,039 h⁻¹) e a produção bacteriana particulada (19-287 µgC.L⁻¹.d⁻¹), avaliados experimentalmente, apresentaram um padrão sazonal similar, com valores máximos na Primavera-Verão e mínimos no Outono-Inverno (ver Figs. 4.7 e 4.9). Este padrão geral repetiu-se nos dois anos analisados embora com valores de abundância e produção superiores no Verão 1991. Tal como referido por outros autores (Palumbo & Ferguson, 1978; Wright & Coffin, 1983, 1984a; Admiraal *et al.*, 1985; Coffin & Sharp, 1987; Hoch & Kirchman, 1993; Almeida *et al.*, 2002; McManus *et al.*, 2004; Almeida *et al.*, 2005), a amplitude de variação sazonal da biomassa e produção do bacterioplâncton heterotrófico no interior da Ria Formosa foi notoriamente inferior à observada no caso da biomassa (16-1040 µgC.L⁻¹) e produção fitoplanctónicas (17-2001 µgC.L⁻¹.d⁻¹). A amplitude de variação da taxa de crescimento do fitoplâncton foi igualmente superior (0,016-0,079 h⁻¹; ver Capítulo III).

A amplitude de variação sazonal da abundância e produção bacterianas (ca. 15 x) foi claramente inferior à referida para sistemas estuarinos com maior amplitude térmica e maior tempo de residência que a Ria Formosa (Coffin & Sharp, 1987; Ducklow & Shiah,

1993, 1994b, 1995a; Staroscik & Smith, 2004), onde a produção bacteriana máxima é entre 106 a 1000 x superior à mínima. Porém, a amplitude de variação em sistemas estuarinos temperados com menor amplitude térmica e/ou menor tempo de residência da massa de água é geralmente inferior e próxima da observada na Ria Formosa (5-10x; Chin-Leo & Benner, 1991; Murrell *et al.*, 1999; Ziegler & Benner, 1999; Murrell, 2003; McManus *et al.*, 2004). Para além do efeito da temperatura e do tempo de residência (Murrell, 2003; McManus *et al.*, 2004), em sistemas lagunares pouco profundos, com fontes de carbono alóctones (ex.: efluentes domésticos) e extensos povoamentos de macrófitas, como a Ria Formosa, a diversidade de fontes de DOC e POC pode funcionar como um tampão nutricional no sistema (Gocke *et al.*, 2004), suportando o bacterioplâncton durante períodos de reduzida produção fitoplanctónica e permitindo uma maior estabilidade a nível da sua variabilidade sazonal.

A ocorrência de um ciclo sazonal unimodal com abundâncias máximas no final da Primavera ou Verão foi previamente referido para a Ria Formosa por Barbosa (1991), Baptista (1993) e Dionísio (1996). A ocorrência de valores de abundância (Wilson & Stevenson 1980; Kirchman *et al.*, 1984; Galvão, 1990; Galvão & Fritz, 1991; Malone *et al.* 1991; Almeida & Alcântara, 1992; Marrasé *et al.*, 1992; Bordalo & Caieiro, 1993; Soto *et al.*, 1993; Bossinneault-Cellineri *et al.*, 2001) e/ou produtividade bacteriana máximos no Verão e mínimos no Inverno foi igualmente referida para a maior parte dos sistemas estuarinos e lagunares de clima temperado (Ruble *et al.*, 1983, 1984; Wright & Coffin 1983; Coffin & Sharp, 1987; Wright *et al.*, 1987; Paul *et al.*, 1988; Frikha & Linley, 1988/1989; Jonas & Tuttle, 1990; Chin-Leo & Benner, 1991; Findlay *et al.*, 1991; Wikner & Hagstrom, 1991; Abreu *et al.*, 1992; Ducklow & Shiah, 1993; Hoch & Kirchman, 1993; Shiah & Ducklow, 1994b, 1995a; Murrell, 2003; Schultz *et al.*, 2003; Crump *et al.*, 2004; McManus *et al.* 2004; Staroscik & Smith, 2004). Este padrão sazonal é também referido para as regiões superiores de alguns sistemas estuarinos enquanto as regiões do estuário inferior apresentam valores máximos na Primavera (Goosen *et al.*, 1997; Revilla *et al.*, 2000). A existência de abundâncias máximas de bacterioplâncton no Verão-início do Outono foi reportada por Vaqué *et al.* (1992) e Caroppo (2002). A reduzida variabilidade sazonal a nível da abundância e a ocorrência de valores máximos de produtividade bacteriana na Primavera foi referida por Murrell *et al.* (1999) e Ziegler & Benner (1999).

A ocorrência de abundâncias máximas na Primavera foi relacionada com a regulação do crescimento bacteriano pela disponibilidade de DOC, produzido pelo fitoplâncton (baixo-estuário, Goosen *et al.*, 1997) ou por macrófitas marinhas (Ziegler & Benner, 1999), pela disponibilidade de DOC alóctone (Murrell *et al.*, 1999), ou pela disponibilidade de azoto inorgânico (baixo-estuário, Revilla *et al.*, 2000). A ocorrência de ciclos unimodais com máximos de abundância bacteriana no Verão, padrão comum à maior parte dos sistemas estuarinos de clima temperado, foi associada à regulação do

crescimento do bacterioplâncton pela temperatura (ex.: Ducklow & Shiah, 1995a) ou pela disponibilidade de DOC esudado pelo fitoplâncton (ex.: Hoch & Kirchman, 1993). Em alguns sistemas, o efeito da predação pode ser responsável pela diminuição relativa da abundância no período de Primavera-Verão (Coffin & Sharp, 1987; Galvão, 1990; Shiah & Ducklow, 1994b) ou Outono-Inverno (Wikner & Hagstrom, 1991; Staroscik & Smith, 2004). No presente estudo, a integração da informação obtida ao longo do programa de amostragem regular e no decorrer das experiências de crescimento e predação permitiu analisar a importância relativa do ambiente nutricional, temperatura e predação na regulação do bacterioplâncton heterotrófico na Ria Formosa.

4.3.1 Regulação do crescimento

4.3.1.1 Temperatura

No interior da Ria Formosa, a temperatura (T, 10-30°C) correlacionou-se positiva e significativamente com a abundância (TBN) e biomassa bacterianas, obtidas ao longo do programa de amostragem semanal entre Março 1992 e Julho 1992, e com a taxa de crescimento e produção bacterianas (PB), obtidas experimentalmente. Relações positivas e significativas entre a temperatura e o crescimento (Hoch & Kirchman, 1993; Shiah & Ducklow, 1994b, 1995a; alto estuário: Revilla *et al.*, 2000; Murrell, 2003), a abundância (Wilson & Stevenson 1980; Kirchman *et al.*, 1984; Galvão, 1990; Galvão & Fritz, 1991; Malone *et al.* 1991; Wikner & Hagstrom, 1991; Soto *et al.*, 1993) e/ou a produtividade bacteriana (Wright & Coffin, 1983; Wright *et al.*, 1987; Kuosa & Kivi, 1989; Ducklow & Shiah, 1993, 1994b, 1995a; Coffin & Connolly, 1997; estuário superior: Goosen *et al.*, 1997 e Revilla *et al.*, 2000; Murrell, 2003; Schultz *et al.*, 2003; McManus *et al.*, 2004; Staroscik & Smith, 2004; Almeida *et al.*, 2005) foram igualmente referidas para outros ambientes estuarinos e lagunares de clima temperado.

Porém, na Ria Formosa, a relação entre a taxa de crescimento do bacterioplâncton heterotrófico e a temperatura (ver Fig. 4.8) está associada a um valor de Q_{10} de apenas 1,52, notoriamente inferior aos valores referidos para o crescimento do bacterioplâncton em sistemas aquáticos naturais ou manipulados experimentalmente (2,72-3,9: ver White *et al.*, 1991; Autio, 1992; Shiah & Ducklow, 1994a, 1995b; Felip *et al.*, 1996; Tibbles, 1996; Autio, 1998). Este resultado pode indicar que, ao longo do ciclo anual, o bacterioplâncton se encontra adaptado à temperatura *in situ*, isto é, que a temperatura *in situ* é próxima da temperatura associada ao crescimento máximo (ver Simon & Wunsch, 1998). Adicionalmente, este resultado pode resultar da acção de outros factores limitantes do crescimento, como por exemplo a biodisponibilidade de matéria orgânica, que podem impedir a resposta do bacterioplâncton à variação da temperatura (ver Shiah & Ducklow, 1994b). Atendendo a que a limitação do crescimento pela

temperatura pode ser ultrapassada pelo aumento da concentração de substrato orgânico, de acordo com Felip *et al.* (1996 e referências associadas) este tipo de limitação deverá ser menos frequente em sistemas eutrofizados.

Contudo, a limitação do crescimento do bacterioplâncton heterotrófico pela temperatura, que pressupõe a existência de uma comunidade bacteriana deficientemente adaptada à temperatura *in situ*, parece comum na maior parte dos sistemas aquáticos temperados (Li & Dickie, 1987), em particular em sistemas estuarinos (Autio, 1992; Marrasé *et al.*, 1992; Shiah & Ducklow, 1994a, 1995b; Tibbles, 1996; Zweifel, 1999; Raymond & Bauer, 2000). A relação positiva entre a temperatura e as variáveis bacteriológicas é geralmente considerada um indicador da limitação do crescimento pela temperatura e utilizada para explicar a ocorrência de ciclos anuais unimodais com máximos no Verão (Hoch & Kirchman, 1993; Shiah & Ducklow, 1994b, 1995a; estuário superior: Goosen *et al.*, 1997 e Revilla *et al.*, 2000; Schultz *et al.*, 2003; McManus *et al.*, 2004; Staroscik & Smith, 2004).

Apesar da temperatura constituir um bom preditor das variáveis bacteriológicas na Ria Formosa, em particular da produção bacteriana ($R^2_a=71\%$, ver Tab. IV.7), os declives das relações \log TBN *versus* T ($0,030\pm 0,004$, $R^2_a=35\%$, $n=108$), \log BP *versus* T ($0,061\pm 0,015$, $R^2_a=71\%$) e $\log \mu$ *versus* T ($0,018\pm 0,009$, $R^2_a=32\%$) foram inferiores aos referidos para outros sistemas estuarinos, geralmente com maior amplitude térmica (Shiah & Ducklow, 1994b, 1995a). Este facto foi particularmente notório no caso da relação $\log \mu$ *versus* T. A importância relativa da temperatura nos modelos de regressão múltipla para previsão da abundância e biomassa bacterianas no interior da Ria Formosa foi também significativamente menor que a importância da concentração da clorofila *a* (ver Tab. IV.3). Porém, quando considerado apenas o período com temperaturas inferiores a 20°C, o declive da relação \log TBN *versus* T aumentou ($0,044\pm 0,011$, ver Fig. 4.13) e não se registou uma relação significativa entre a abundância bacteriana e a temperatura para temperaturas superiores a 20°C. Por outro lado, as taxas de crescimento obtidas nas experiências de Primavera-Verão, com temperaturas entre 15,9 e 25,8°C, não foram significativamente distintas entre si mas foram significativamente superiores às registadas no período de Outono-Inverno (11,7-15,0°C, $p<0,05$; ver Fig 4.8). Esta informação pode indicar o efeito da temperatura na regulação do crescimento do bacterioplâncton mas apenas no período de Outono-Inverno. Apesar de alguns sistemas estuarinos apresentarem uma aparente limitação pela temperatura durante todo o ano (McManus *et al.*, 2004; Staroscik & Smith, 2004), em alguns sistemas esta limitação ocorre apenas em períodos do ciclo anual com temperaturas inferiores (<6°C: Wikner & Hagstrom, 1991; ver Marrasé *et al.*, 1992; <12°C: Hoch & Kirchman, 1993; <20°C: Shiah & Ducklow, 1994b, 1995a).

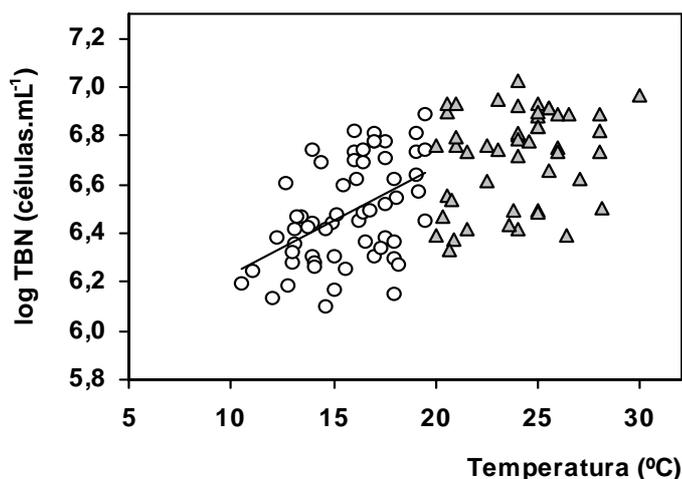


Figura 4.13 - Relação entre o logaritmo da abundância total de bacterioplâncton heterotrófico (log TBN) e a temperatura (T), para temperaturas <20°C (○) e ≥ 20°C (▲) no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), no período de Março 1991 a Julho 1992. Recta: $\log \text{TBN} = (0,044 \pm 0,011) * T + (5,789 \pm 0,171)$, $n=59$, $R^2_a=0,22$, $SE_y=0,187$, $p < 0,0001$, com $T < 20^\circ\text{C}$.

4.3.1.2 Ambiente nutricional: importância do fitoplâncton

As relações positivas entre a temperatura e as variáveis bacteriológicas devem ser interpretadas com cuidado devido à relação entre a temperatura e os processos de produção de substrato orgânico utilizado pelo bacterioplâncton (ver Wright *et al.*, 1987). Na Ria Formosa, a biomassa, produção e taxa de crescimento do fitoplâncton, em particular das diatomáceas, também se relacionaram positiva e significativamente com a temperatura (ver Capítulo III), facto que pode dificultar a análise das relações entre o bacterioplâncton, o fitoplâncton e a temperatura (Findlay *et al.*, 1991). Assumindo uma percentagem de DOC escurado fixa, correspondente a 13% da produção fitoplanctónica (ver Nagata, 2000), o período de final da Primavera-Verão coincidiu com a produção máxima (39-260 $\mu\text{gC-DOC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$) enquanto a esxudação estimada para o restante período foi inferior a 7 $\mu\text{gC-DOC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$. De facto, a produção e taxa de crescimento do bacterioplâncton relacionaram-se de forma positiva e significativa com a produção fitoplanctónica particulada (PP) e com a concentração de clorofila *a*. A produção fitoplanctónica explicou 55% e 88% da variação da taxa de crescimento e produção do bacterioplâncton, respectivamente (ver Fig. 4.8 e Tab. IV.6). A concentração de clorofila *a* (Chla, 0,2-19,2 $\mu\text{g.L}^{-1}$) também se relacionou de forma positiva e significativa com a abundância e biomassa bacterianas no interior da Ria Formosa (ver Fig. 4.12). Porém, para valores de concentração de clorofila *a* inferiores a ca. 1 $\mu\text{g.L}^{-1}$, a relação entre as duas variáveis não foi significativa (ver Fig. 4.12).

Relações positivas e significativas entre a concentração de clorofila *a* ou a produção primária e a taxa de crescimento do bacterioplâncton heterotrófico (Abreu *et al.*, 1992; Hoch & Kirchman, 1993; Wikner & Hagstrom, 1991), a abundância (Coffin & Sharp, 1987; Malone *et al.*, 1991; Wikner & Hagstrom, 1991; Caroppo, 2002) e/ou a produção bacterianas (Ruble *et al.*, 1984; Jonas & Tuttle, 1990; Hoch & Kirchman, 1993; estuário inferior: Goosen *et al.*, 1997 e Revilla *et al.*, 2000; Murrell, 2003) foram igualmente referidas para diversos sistemas estuarinos. Este tipo de relações, classificadas como regressões tipo “bottom-up” por Ducklow & Carlson (1992), são consideradas evidências da limitação do crescimento bacteriano pela disponibilidade de substrato produzido, directa ou indirectamente, pelo fitoplâncton. Estas relações foram utilizadas para explicar ciclos anuais unimodais com valores máximos de abundância e produtividade bacterianas na Primavera (Goosen *et al.*, 1997; Revilla *et al.*, 2000) ou no Verão (Ruble *et al.*, 1984; Coffin & Sharp, 1987; Jonas & Tuttle, 1990; Malone *et al.*, 1991; Abreu *et al.*, 1992; Hoch & Kirchman, 1993; Caroppo, 2002; Murrell, 2003).

Apesar das relações positivas entre a abundância e produção bacterianas e o fitoplâncton no interior da Ria Formosa, observaram-se taxas de crescimento do bacterioplâncton não significativamente distintas (Primavera-Verão) para uma ampla gama de valores de biomassa ($66,0-365,6 \mu\text{gC.L}^{-1}$) e produção fitoplanctónica ($39,2-2001,3 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$). A relação entre o crescimento bacteriano e o fitoplâncton (ver Fig. 4.8), uma das fontes de DOC para o bacterioplâncton, não deve ser encarada como evidência da saturação do crescimento bacteriano. De facto, as taxas de crescimento obtidas no período de Primavera-Verão ($0,79-0,94 \text{ d}^{-1}$), para temperaturas entre 16 e 26°C, foram claramente inferiores às taxas máximas de crescimento do bacterioplâncton referidas para vários sistemas estuarinos, geralmente superiores a $1,3 \text{ d}^{-1}$ (Ruble *et al.*, 1984; Fritz, 1986; Jonas & Tuttle, 1990; MacMillin *et al.*, 1992; Hoch & Kirchman, 1993; Bano *et al.*, 1997; Goosen *et al.*, 1997; Hopkinson *et al.*, 1998; Hyn *et al.*, 1999; Revilla *et al.*, 2000; Torretón *et al.*, 2000; Ferrier-Pagès & Furla, 2001; Murrell, 2003; McManus *et al.*, 2004; Staroscik & Smith, 2004). As taxas de crescimento máximas do bacterioplâncton foram também inferiores às taxas de crescimento do fitoplâncton (max. $1,9 \text{ d}^{-1}$), do picofitoplâncton eucariótico (max. $2,6 \text{ d}^{-1}$, ver Capítulo III, Fig. 3.37) e dos nanoflagelados aplastídicos (max. $1,9 \text{ d}^{-1}$, ver Capítulo V, Fig. 5.12) no interior da Ria Formosa. Assim, o significado da relação positiva entre o bacterioplâncton e o fitoplâncton deve ser avaliado com precaução. Estas relações podem simplesmente traduzir a regulação do fitoplâncton e do bacterioplâncton heterotrófico pelas mesmas variáveis ambientais (ver Cole *et al.*, 1988).

No caso da Ria Formosa, o declive da relação $\log \text{ TBN versus } \log \text{ Chla}$ ($0,433 \pm 0,046$, $R^2_a=45\%$, $n=108$, ver Fig. 4.12) enquadrou-se na gama de declives apresentada na revisão de Ducklow & Carlson (1992), geralmente entre 0,23 e 0,82, e não foi significativamente distinto do declive referido por Cole *et al.* (1988) para uma análise

de diversos sistemas aquáticos ($0,524 \pm 0,091$). Os declives das relações $\log BP$ versus $\log Chl a$ ($0,917 \pm 0,221$, $R^2_a=73\%$) e $\log BP$ versus $\log PP$ ($0,487 \pm 0,074$, $R^2_a=88\%$) no interior da Ria Formosa situam-se igualmente na gama de declives referida por Ducklow & Carlson (1992). Estes valores não foram significativamente distintos dos declives apresentados em análises globais de diversos sistemas aquáticos ($0,618 \pm 0,146$ e $0,814 \pm 0,162$, respectivamente, Cole *et al.*, 1988) ou de sistemas costeiros e estuarinos ($\log BP$ versus $\log Chl a$, $1,23 \pm 0,26$; White *et al.*, 1991). Porém, apesar da similaridade dos declives (ver Fig. 4.14), os modelos da Ria Formosa apresentaram ordenadas na origem significativamente superiores às referidas por Cole *et al.* (1988) e White *et al.*

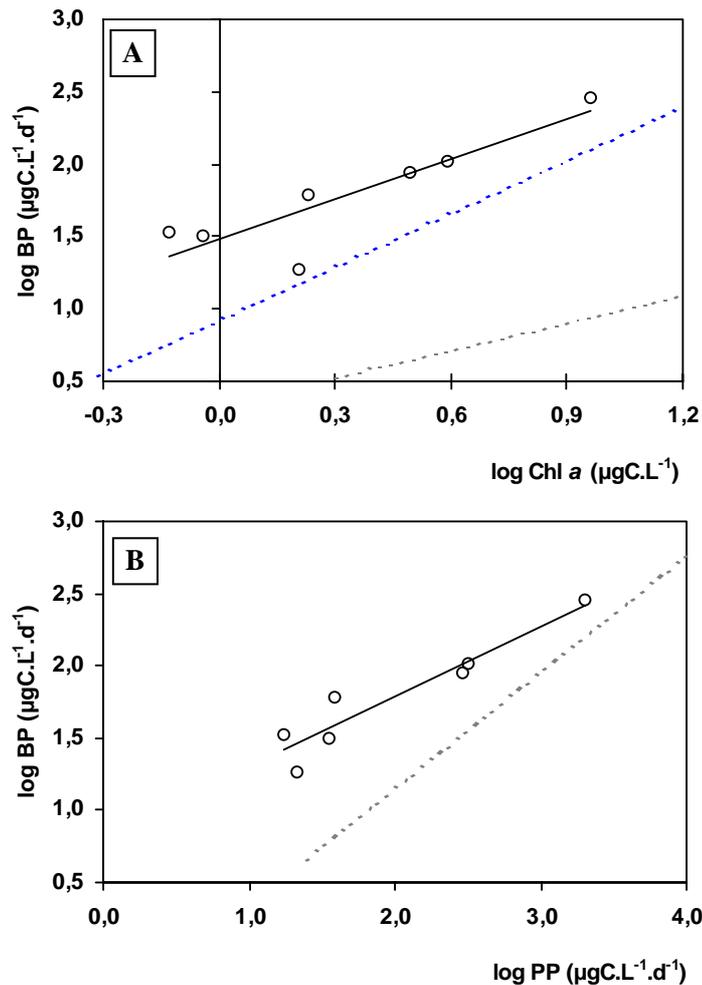


Figura 4.14 - Relação entre o logaritmo da produção bacteriana ($\log BP$) e o logaritmo da concentração de clorofila a ($\log Chl a$) **(A)** e o logaritmo da produção fitoplanctónica particulada ($\log PP$) **(B)** no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) no período de Julho 1991 a Janeiro 1993 ($n=7$). Linhas a tracejado cinzentas representam os modelos empíricos de Cole *et al.* (1988) para sistemas aquáticos. Linha a tracejado azul representa o modelo de White *et al.* (1991) para sistemas estuarinos e costeiros. Linhas a negro representam os modelos para o interior da Ria Formosa. Equações:
(A) $\log BP = (0,917 \pm 0,221) * \log Chl a + (1,485 \pm 0,107)$, $R^2_a=0,73$, $p < 0,01$; declive funcional: 1,04.
(B) $\log BP = (0,487 \pm 0,074) * \log PP + (0,814 \pm 0,157)$, $R^2_a=0,88$, $p < 0,001$; declive funcional: 0,51.

(1991). Assim, para determinado nível de biomassa ou produtividade fitoplanctónica, a abundância ou produtividade do bacterioplâncton foram superiores às previstas pelo modelo de Cole *et al.* (1988), em particular para valores reduzidos de produção fitoplanctónica (ver Fig. 4.14). Porém, a ordenada na origem associada ao modelo apresentado por White *et al.* (1991) para um conjunto de sistemas costeiros e estuarinos não foi significativamente distinta da obtida neste estudo ($0,92 \pm 0,25$ versus $1,49 \pm 0,11$, ver Fig. 4.14 A). Estes resultados parecem indicar a importância de outras fontes de matéria orgânica dissolvida, para além do fitoplâncton, em particular no período de menor biomassa e actividade do fitoplâncton.

Esta situação foi particularmente clara nas experiências efectuadas entre o Outono e o início da Primavera (Novembro 1992, Fevereiro 1992, Abril 1992 e Janeiro 1993), onde a produção bacteriana representou entre 87 e 197% da produção fitoplanctónica particulada (PP) e a demanda bacteriana de carbono (BCD) representou entre 259 e 547% da produção fitoplanctónica (ver Fig. 4.9 B). No final da Primavera e Verão (Julho 1991, Junho, 1992 e Setembro 1992), período de maior taxa de crescimento e produção do fitoplâncton, a demanda bacteriana de carbono representou entre 21 e 57% da produção fitoplanctónica particulada pelo que, teoricamente, o fitoplâncton foi suficiente para suportar a actividade bacteriana.

Porém, saliente-se que na experiência de Abril 1992 (BCD/PP=330%), a taxa de crescimento do bacterioplâncton não foi significativamente distinta da registada nas restantes experiências de Primavera e Verão (ver Fig. 4.8). Assim, o aumento da taxa de crescimento das bactérias observado em Abril 1992, e provavelmente o aumento da abundância no início da Primavera, não pareceu dever-se à acção do fitoplâncton. Porém, a importância do fitoplâncton não pode ser excluída em períodos posteriores, em particular no Verão 1991.

4.3.1.3 Ambiente nutricional: outras fontes de matéria orgânica

Apesar do acoplamento entre o fitoplâncton e o bacterioplâncton ser referido para diversos estuários (estuário superior: Rublee *et al.*, 1984; Coffin & Sharp, 1987; Jonas & Tuttle, 1990; Malone *et al.*, 1991; Abreu *et al.*, 1992; Hoch & Kirchman, 1993; estuário inferior: Goosen *et al.*, 1997; Caroppo, 2002; Murrell, 2003), por vezes associado à maior labilidade dos substratos dissolvidos produzidos pelo fitoplâncton (Kirchman & Hoch, 1988; ver Coffin *et al.*, 1990; Kritzberg *et al.*, 2005), em muitos sistemas estuarinos a relação entre estes componentes da teia alimentar microbiana não é significativa. Este desacoplamento pode resultar da advecção de bactérias a partir do sedimento (Gocke *et al.*, 2004), da regulação do crescimento do bacterioplâncton por variáveis independentes do substrato orgânico como por exemplo a temperatura (Pomeroy & Deibel, 1986; Shiah & Ducklow, 1994b, 1995a; Staroscik *et*

al., 2004), da predação ou lise do bacterioplâncton e/ou do fitoplâncton (Hoch & Kirchman, 1993; Shiah & Ducklow, 1997; Bird & Kalff, 1999; Rodriguez *et al.*, 2000) ou de um desfasamento na resposta do bacterioplâncton ao fitoplâncton (Schultz *et al.*, 2003).

Este desfasamento é provável se a principal fonte de DOC for a lise ou a predação do fitoplâncton e não a exsudação directa de DOC (Strom *et al.*, 1997; ver Nagata, 2000). A avaliação global dos fluxos de carbono na teia alimentar da Ria Formosa, efectuada no Capítulo VI, indicou que os protistas fagotróficos foram provavelmente os principais produtores de DOC no ambiente pelágico (ver Capítulo VI, Figs. 6.2-6.7). Nesta situação, o mesmo organismo (ciliado) pode remover a biomassa bacteriana por predação (regulação “top-down”) ou estimular o bacterioplâncton devido à produção de DOC (regulação “bottom-up”). A exsudação de DOC estimada para o fitoplâncton foi superior à produção de DOC estimada para o microzooplâncton (<100 µm) apenas nas experiências efectuadas no Verão, em particular em Julho 1991. Neste contexto, o aumento da densidade de protistas fagotróficos na Primavera, em particular ciliados (ver Capítulo V, Fig. 5.6), pode ter contribuído para o aumento da abundância de bacterioplâncton neste período. Com excepção da experiência de Julho 1991, as estimativas da produção total de DOC pelas comunidades planctónicas foram inferiores à demanda bacteriana de carbono, facto que evidencia a importância de fontes de DOC alóctones ao sistema pelágico (ver Capítulo VI, Figs. 6.2-6.7).

A maior parte dos estudos associa o desacoplamento entre o fitoplâncton e o bacterioplâncton, característico de vários estuários, à existência de outras fontes de DOC, alóctone ou produzido pela comunidade bentónica (Wright & Coffin, 1984a; Wright *et al.*, 1987; Painchaud & Therriault, 1989; Findlay *et al.*, 1991; Chin-Leo & Benner, 1991; Malone *et al.*, 1991; Ducklow & Shiah, 1993; Soto *et al.*, 1993; Hoppe *et al.*, 1996; Goosen *et al.*, 1997; Sosa-Ávalos *et al.*, 1997; Goosen *et al.*, 1999; Huyn *et al.*, 1999; Otero *et al.*, 2000; Iriarte *et al.*, 2003; Sousa *et al.*, 2003; Schultz *et al.*, 2003; Gocke *et al.*, 2004; Almeida *et al.*, 2005). Este facto reflecte-se frequentemente na assinatura isotópica do bacterioplâncton heterotrófico (Coffin *et al.*, 1989, 1990; Hopkinson *et al.*, 1998).

Para além do fitoplâncton, os produtores primários bentónicos podem igualmente contribuir de forma significativa para a produção de DOC. Efectivamente, segundo Sprung *et al.* (2001), a produção fitoplanctónica representa apenas 11% da produção primária total da Ria Formosa. De acordo com Ziegler & Benner (1999), a produção de DOC em sistemas lagunares costeiros ocorre especialmente no período de luz e é proporcional à produção primária líquida da comunidade bentónica. Apesar da capacidade fotossintética líquida de *Zostera noltii* (a 320 µE.m⁻².s⁻¹) no sector oeste da Ria Formosa ser superior no Outono-Inverno (Silva, 2004), a sua taxa de crescimento,

foliar e subterrâneo ($\mu\text{gC.planta}^{-1}.\text{d}^{-1}$), e a produção ($1,4$ e $13,9 \text{ gC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$) são superiores na Primavera (Peralta, 2000; Peralta *et al.*, 2005). Este padrão pode indicar maior exsudação de DOC neste período.

Assumindo que o carbono orgânico de *Zostera noltii* representa 40% do seu peso seco (R. Santos, comunicação pessoal, 2005) e uma taxa de exsudação de DOC de 5% da produção de *Zostera noltii*, abordagem provavelmente conservativa (Ziegler & Benner, 1999), os valores de produção de Peralta (2000) permitem estimar uma produção de DOC por unidade de área de ca. $56-304 \text{ mgC-DOC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ no Outono-Inverno, $256-528 \text{ mgC-DOC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ na Primavera e $136-500 \text{ mgC-DOC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ no Verão. Estas estimativas são geralmente superiores às estimativas da exsudação de DOC pelo fitoplâncton, estimadas com base na produção fitoplanctónica obtida experimentalmente (ver Capítulo III), numa exsudação média de 13% da produção (ver Nagata, 2000) e numa profundidade de 2 m ($5-9 \text{ mgC-DOC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ no Outono-Inverno, $10-76 \text{ mgC-DOC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ na Primavera e $83-520 \text{ mgC-DOC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ no Verão) e as estimativas da produção de DOC pelo microzooplâncton (ver Capítulo VI). Estes valores, quando comparados com a demanda bacteriana de carbono ($209\pm 16 \text{ mgC-DOC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ no Outono-Inverno, $356\pm 43 \text{ mgC-DOC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ na Primavera e $728\pm 283 \text{ mgC-DOC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ no Verão), indicam que no período de Outono-Inverno e Primavera *Zostera noltii* pode representar uma importante fonte de DOC para o bacterioplâncton. No Verão, a importância do fitoplâncton e do protistoplâncton fagotrófico, em particular a nível volumétrico, é provavelmente superior.

Para além da exsudação, a produção de DOC ou POC a partir de *Z. noltii* pode ocorrer através de outros processos. De acordo com Peralta (2000), os povoamentos de *Z. noltii* apresentam uma elevada taxa de perda foliar durante todo o ciclo anual, com uma variabilidade inter-anual elevada e valores geralmente máximos no Outono-Inverno. Porém, a actividade dos mariscadores na Ria Formosa, mais intensa no Verão, pode aumentar a fragmentação das estruturas subterrâneas das macrófitas neste período do ano (Cabaço *et al.*, 2005). Assim, é difícil avaliar a variabilidade sazonal deste processo de formação de POC e/ou DOC na Ria Formosa.

O impacto das macroalgas *Enteromorpha* e *Ulva* a nível da produção de DOC e POC é provavelmente superior no final de Inverno-Primavera. Estes géneros formam intensos “blooms” no sector oeste da Ria Formosa no período de Inverno e entram em decomposição no final de Inverno-Primavera (Sprung, 1994b; Aníbal & Sprung, 1998; ver Sprung *et al.*, 2001). A produção líquida média ($0,1 \text{ gC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$; ver Sprung *et al.*, 2001) e máxima destes povoamentos no sector oeste da Ria Formosa ($0,7 \text{ gC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$, Aníbal & Sprung, 1998) são inferiores às estimativas de *Z. noltii* (Peralta, 2000). A produção máxima destas macroalgas, observada no Outono (Aníbal & Sprung, 1998), pode corresponder a uma exsudação máxima de $36 \text{ mg C-DOC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$. Porém, como a

produção de DOC é geralmente incrementada na fase inicial de decomposição ou senescência das macrofitas (Valiela *et al.*, 1995; Mann, 1988; Zieler & Benner, 1999), o efeito destas macroalgas como produtoras de DOC e POC para o bacterioplâncton pode ser particularmente importante no final de Inverno-Primavera (Sprung, 1994b; Aníbal & Sprung, 1998).

Dado que a acção dos predadores parece não ser importante no controlo das comunidades de *Ulva* e *Enteromorpha* na Ria Formosa (Aníbal & Sprung, 1998), a canalização da produção destas macroalgas deve ser efectuada através de uma teia alimentar detritica. Assim, a dinâmica sazonal de produção e/ou decomposição das macrofitas *Zostera noltii*, *Enteromorpha* e *Ulva* pode explicar o aumento da taxa de crescimento, produção e biomassa bacterianas a partir do início da Primavera. No geral, pode justificar a ocorrência de valores de abundância e produção bacterianas superiores aos previstos pelo modelo de Cole *et al.* (1988), em particular no período de menor produção fitoplanctónica (ver Fig. 4.14 B). As escorrências terrestres associadas a eventos de pluviosidade intensa e as descargas de efluentes domésticos (Falcão, 1996) são também fontes potenciais de matéria orgânica dissolvida e particulada utilizável pelo bacterioplâncton no interior da Ria Formosa.

No período de Verão, a maior actividade dos bivalves na Ria Formosa (C. Rocha, 2004, comunicação pessoal) pode implicar o aumento da excreção de amónia e da formação de biodepósitos no sedimento (Prins *et al.*, 1998; Chapelle *et al.*, 2000), que associado à intensificação da actividade dos mariscadores, pode aumentar o fluxo de matéria orgânica do sedimento para a coluna de água. Para além das fontes naturais referidas, o aumento da população residente na área adjacente à Ria Formosa (ver Cortez, 1992; Baptista, 1993) traduz-se no aumento do fluxo diário de efluentes domésticos descarregados no sistema (ver Dionísio, 1996) e provavelmente no aumento da carga orgânica alóctone importada para a Ria Formosa neste período do ano. De acordo com estimativas actuais obtidas no Verão, o efluente da Estação de Tratamento de Águas Residuais de Faro-Nascente exporta para o sector oeste da Ria Formosa cerca de 7 ton C-DOC.ano⁻¹ e 12 ton C-POC.ano⁻¹, 78% dos quais são aparentemente retidos no sistema (Santos *et al.*, 2004).

Para além das fontes autóctones e alóctones referidas, as comunidades de *Spartina perennis*, *Cymodocea nodosa* e o microfitobentos podem igualmente representar fontes importantes de DOC. De acordo com Sprung *et al.* (2001), *Spartina maritima* apresenta uma produção primária (foliar) média de 1,64 gC.m⁻².d⁻¹ e representa ca. de 60% da produção primária total da Ria Formosa. Contudo, as estimativas da produção de *Zostera noltii* utilizadas por Sprung *et al.* (2001) foram cerca de 8x inferiores às medições efectuadas na Ria Formosa por Peralta (2000). O microfitobentos representa, de acordo com as estimativas de Sprung *et al.* (2001), cerca de 12% da produção

primária da laguna e, em situação de Verão, foi responsável por 51% da produção primária bruta nas zonas subtidal e intertidal do sector oeste da Ria Formosa (Santos *et al.*, 2004). A falta de informação relativamente à variação sazonal destes povoamentos impede uma análise mais profunda. Porém, a informação disponível indica que podem ser fontes importantes de DOC para o bacterioplâncton heterotrófico na Ria Formosa.

Neste contexto, é interessante referir que o melhor preditor da taxa de crescimento do bacterioplâncton heterotrófico no interior da Ria Formosa foi a intensidade da radiação PAR na camada de mistura, I_m (ver Fig. 4.8). Devido à ausência de uma variação sazonal clara a nível do coeficiente de extinção (K_e), esta relação representou uma associação positiva entre o crescimento bacteriano e a intensidade da radiação PAR à superfície, I_0 (ver Capítulo III). O aumento de I_0 pode fotoinibir o bacterioplâncton ou diminuir o seu crescimento devido à mineralização da matéria orgânica e à formação de compostos orgânicos recalcitrantes ou tóxicos (Sieracki & Sieburth, 1986; Herndl *et al.*, 1993b; Pakulski *et al.*, 1998; ver Moran & Zepp, 2000; Farjalla *et al.*, 2001). Porém, o seu efeito na fotodegradação de matéria orgânica recalcitrante (Wetzel *et al.*, 1995; Benner & Biddanda, 1998; Almeida *et al.*, 2001a) e na diminuição da infectividade de bacteriófagos (Wommack *et al.*, 1996; Noble & Fuhrman, 1997) pode apresentar um impacto contrário. O efeito dos vírus foi inadvertidamente incluído nas experiências e provavelmente contribuiu para a subestimativa da taxa de crescimento do bacterioplâncton. Assim, não pode ser utilizado para explicar a relação positiva e significativa entre I_m e a taxa de crescimento do bacterioplâncton heterotrófico. No caso da Ria Formosa, esta relação pode, em parte, reflectir o efeito do aumento de I_0 na estimulação da produção primária dos produtores bentónicos (macrófitas e/ou microfitobentos), e em consequência, na exsudação de DOC. Embora especulativa, esta hipótese parece ser suportada pelos elevados valores de intensidade da radiação PAR (até 900 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) que saturam ou maximizam a eficiência de diversas macrófitas na Ria Formosa (Peralta, 2000; Silva & Santos, 2003).

A importância das macrófitas como produtoras de DOC e reguladoras da variabilidade sazonal do bacterioplâncton foi referida para diversos sistemas costeiros protegidos. Segundo Wright & Coffin (1983) e Wright *et al.* (1987), a relação positiva e significativa entre a abundância de bacterioplâncton heterotrófico e a temperatura pode resultar da relação positiva entre a exsudação de DOC por angiospérmicas marinhas e a temperatura (ver Turner, 1978). Chin-Leo & Benner (1991) referem igualmente o provável aumento da exsudação de DOC pelas macrófitas durante o Verão, período de crescimento máximo das bactérias. Porém, a importância destes povoamentos como tampões nutricionais (*sensu* Gocke *et al.*, 2004) relevantes nos períodos de menor produtividade foi igualmente referida. Chin-Leo & Benner (1991) referem que a matéria orgânica libertada durante a fase de decomposição das macrófitas pode ser

responsável pela produção bacteriana relativamente elevada observada no Outono-Inverno e Abreu *et al.* (1992) associam o máximo de biomassa bacteriana no Inverno, causado por bactérias aderentes a partículas, à senescência das populações de macrófitas marinhas.

A informação sobre a distribuição de DOC na Ria Formosa limita-se ao estudo de Santos *et al.* (2004), efectuado no Verão. A informação relativa à variabilidade da concentração de azoto orgânico dissolvido (DON) e de fósforo orgânico dissolvido (DOP) é mais ampla. Apesar do gradiente de concentração de DON e DOP entre a água intersticial do sedimento e a coluna de água, com concentrações superiores no sedimento, a dinâmica de libertação de DON e DOP do sedimento é notoriamente mais lenta que a registada a nível dos nutrientes inorgânicos (Falcão, 1996) pelo que o sedimento na Ria Formosa parece comportar-se como um sumidouro de DON e DOP. Boto *et al.* (1989) referem um cenário similar e um aumento do efluxo de DOC a partir do sedimento apenas após a fixação da actividade biológica com cloreto de mercúrio. Estes resultados parecem indicar a importância das comunidades bacterianas associadas ao sedimento ou aos povoamentos bentónicos na utilização destes compostos. De facto, de acordo com Santos *et al.* (2004), na Ria Formosa (Verão), a produção líquida diária de DOC pela comunidade planctónica e pelas comunidades de *Zostera noltii*, *Cymodocea nodosa* e comunidade bentónica associada a sedimentos sem macrófitas foi negativa pelo que estas comunidades funcionam como sumidouros de DOC.

De acordo com Falcão (1996), a concentração de DON e DOP no interior da Ria Formosa varia entre 9,7-32,6 μM N-DON e 0,1-5,1 μM P-DOP, respectivamente, e apresenta uma diminuição notória no período de Verão, particularmente intensa no caso de DON. Assim, independentemente da intensidade de produção da matéria orgânica dissolvida, a sua concentração, que reflecte a interacção entre os mecanismos de produção e de consumo, parece diminuir no interior da Ria Formosa no Verão. Barbosa (1989) refere igualmente valores mínimos de BOD₇, indicador da concentração de matéria orgânica lábil, no período de Verão. Esta diminuição pode eventualmente explicar as taxas de crescimento das bactérias relativamente reduzidas no Verão quando comparadas com os valores máximos referidos para sistemas semelhantes. Este cenário pode evidenciar a regulação do crescimento das bactérias pela biodisponibilidade de substrato.

A informação disponível na Ria Formosa apresenta outras evidências que suportam este tipo de limitação. A ocorrência de abundâncias de bacterioplâncton notoriamente superiores em locais impactados pelos efluentes domésticos pode ser interpretada como indicadora da limitação do crescimento pela disponibilidade de matéria orgânica em locais como a Estação Laguna (ver Barbosa, 1989; Dionísio, 1996). A relação positiva e

significativa entre os valores de BOD₇ e a abundância de bacterioplâncton no interior do sector oeste da Ria Formosa ($r_s=0,869$, $n=20$, $p<0,0000001$, ver Barbosa, 1989) pode igualmente ser utilizada como um argumento a favor da limitação do crescimento das bactérias pela biodisponibilidade de matéria orgânica. Este tipo de limitação pode explicar a ausência de resposta do crescimento do bacterioplâncton à variação da temperatura (Shiah & Ducklow, 1994b; Murrell, 2003).

Segundo Billen *et al.* (1990a) e Ducklow (1992), em situação de equilíbrio, a produção bacteriana (BP) deve reflectir o fluxo de substrato orgânico biodisponível. Assim, uma relação significativa e forte entre a produção bacteriana e a abundância (TBN) ou biomassa de bactérias (BB) é considerada indicadora do controlo do crescimento das bactérias pelo substrato (“bottom-up”). De acordo com Ducklow (1992), o declive da relação $\log BP$ *versus* $\log BB$ pode ser utilizado como indicador da importância deste tipo de regulação. Segundo este autor, um declive superior a 0,6 indica uma regulação tipo “bottom-up” forte, um declive de 0,4-0,6 indica uma regulação moderada, um declive de 0,2-0,4 indica uma regulação fraca e um declive inferior a 0,2 indica a ausência de efeito da disponibilidade de substrato.

De acordo com estes critérios, o declive da relação $\log BP$ *versus* $\log BB$, $0,537\pm 0,116$ (ver Fig. 4.15 A), indicou uma regulação do crescimento bacteriano pelo substrato moderada mas aparentemente menos intensa para valores de BP inferiores. Contudo, esta relação baseou-se num número relativamente reduzido de pontos ($n=7$). Assim, a relação entre a produção bacteriana prevista através da aplicação de um modelo empírico, baseado em I_m (ver Tab. IV.6), BP_{previsto} , e a biomassa bacteriana no período de Março 1991 a Julho 1992 foi igualmente analisada ($n=108$). Apesar dos problemas associados a esta abordagem indirecta, a inspecção visual da relação $\log (BP_{\text{previsto}}+1)$ *versus* $\log (BB+1)$ indicou que para valores de BP_{previsto} inferiores a $27 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$ não ocorreu qualquer relação entre as variáveis referidas. Assim, durante este período, os processos de remoção da biomassa bacteriana, discutidos na Secção seguinte, foram aparentemente mais importantes. Para valores de BP_{previsto} superiores, o declive da relação foi superior ($0,688\pm 0,040$) e enquadrável num cenário de forte limitação do crescimento pela disponibilidade de substrato de acordo com Ducklow (1992).

A ausência de limitação do crescimento pela disponibilidade de substrato orgânico foi referida para diversos sistemas estuarinos (Schultz *et al.*, 2003; McManus *et al.*, 2004) ou para as regiões superiores dos mesmos (Goosen *et al.*, 1997; Revilla *et al.*, 2000). Porém, a sua ocorrência no período de maior temperatura, Primavera e/ou Verão (Chin-Leo & Benner, 1992; Hoch & Kirchman, 1993; Shiah & Ducklow, 1994a,b, 1995a; Murrell *et al.*, 1999; ver Raymond & Bauer, 2000; Gobler & Sanudo-Wilhelmy, 2001; Murrell, 2003), na Primavera e Outono (Kuparinen & Heinanen, 1993), no final do Verão devido à intensificação do consumo de substrato orgânico (Starosiek *et al.*, 2004)

ou ao longo do ciclo anual (Coffin & Connolly, 1997) foi comprovada ou sugerida em diversos sistemas costeiros protegidos. Esta limitação pode ocorrer mesmo em sistemas com elevada concentração de DOC (ver Farjalla *et al.*, 2002). Assim, o excesso de DOC produzido pela comunidade planctónica em Julho 1991 não implica, obrigatoriamente, a ausência de limitação por substrato orgânico.

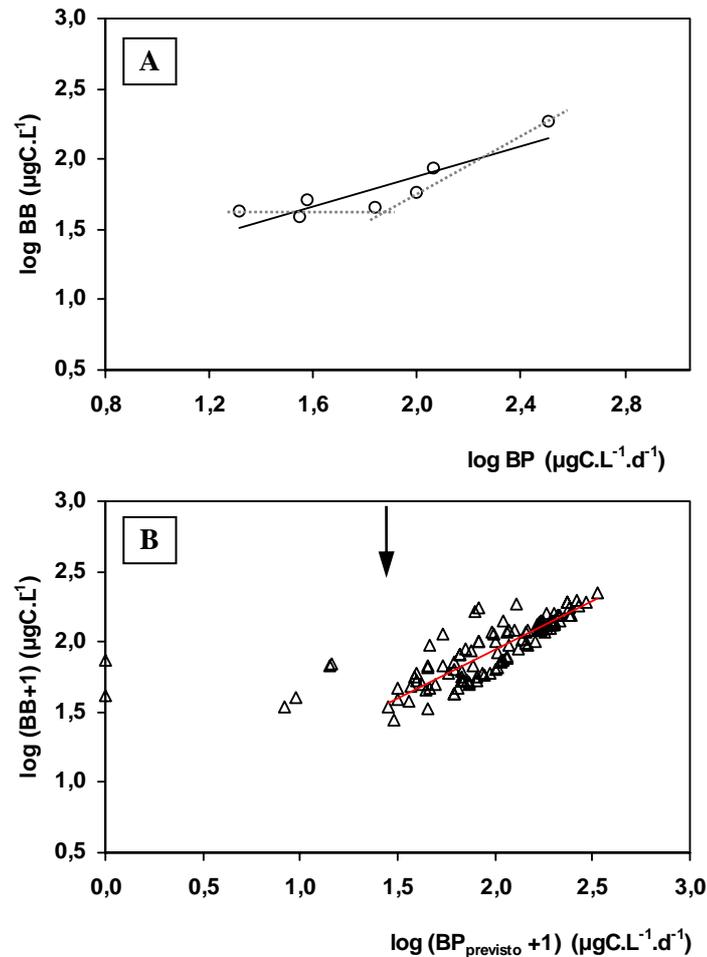


Figura 4.15 - (A) Relação entre o logaritmo da produção bacteriana, $\log BP$, e o logaritmo da biomassa bacteriana, $\log BB$, obtidos nas experiências efectuadas no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) no período de Julho 1991 a Janeiro 1993 ($n=7$). Linhas cinzentas a tracejado ajustadas visualmente. **(B)** Relação entre o logaritmo da produção bacteriana prevista por um modelo empírico (ver Tab. IV.6), $\log (BP_{\text{previsto}}+1)$, e o logaritmo da biomassa bacteriana, $\log (BB+1)$, no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) no período de Março 1991 a Julho 1992 ($n=108$). Rectas:
 (A) $\log BP = (0,537 \pm 0,116) * \log BB + (0,835 \pm 0,212)$, $R^2_a = 0,77$, $p < 0,01$; declive funcional: 0,60.
 (B) $\log (BP_{\text{previsto}}+1) = (0,688 \pm 0,040) * \log (BB+1) + (0,569 \pm 0,081)$, para $\log (BP_{\text{previsto}}+1) \geq 1,45$, $R^2_a = 0,74$, $p < 0,0000001$; declive funcional: 0,80.

Em alguns sistemas costeiros, a limitação do crescimento do bacterioplâncton pela concentração de nutrientes inorgânicos, fosfatos (Zweifel *et al.*, 1993; ver Pomeroy *et al.*, 1995 e referências associadas; Farjalla *et al.*, 2002) ou amónia (Kuparinen & Heinanen, 1993; Shiah & Ducklow, 1994a; Hopkinson *et al.*, 1998; Torrétón *et al.*, 2000) foi igualmente referida. Em ambientes estuarinos, a amónia pode representar uma importante fonte de azoto para o bacterioplâncton heterotrófico quando a razão C:N do material orgânico biodisponível é elevada (Jorgensen *et al.*, 1994; Kroer *et al.*, 1994). A comparação entre as concentrações de DOC referidas por Santos *et al.* (2004) para o interior do sector oeste da Ria Formosa (137,8-150,0 μM C-DOC) e as concentrações de DON (12,8-14 μN -DON) e DOP (3 μP -DOP) referidas por Falcão (1996) para um local e período equivalentes indica razões molares C:N (ca. 11) e P:N (0,23) na matéria orgânica dissolvida superiores às razões molares referidas para a biomassa bacteriana (C:N=5 e P:N=0,11, Goldman *et al.*, 1987). Nesta situação, baseada em informação obtida apenas no Verão, o bacterioplâncton na Ria Formosa pode complementar as suas necessidades em azoto através da utilização de formas inorgânicas e competir assim com o fitoplâncton (ver Kirchman, 2000). Neste cenário, o consumo de nutrientes inorgânicos pelas bactérias pode eventualmente acelerar os efeitos da eutrofização (ver Kuparinen & Heinanen, 1993).

A utilização da demanda bacteriana de carbono média para o período de Verão (30,4 μM C-DOC.d⁻¹) e a estimativa do consumo de DOP (0,7 μM P-DOP.d⁻¹) e DON (6,1 μM N-DON.d⁻¹) de acordo com as razões molares destes elementos na biomassa bacteriana (Goldman *et al.*, 1987), prevê tempos de esgotamento (*turnover-times*) das concentrações de DOC (Santos *et al.*, 2004), DOP e DON (Falcão, 1996) de 4,7 d, 4,3 d e 2,1 d, respectivamente. Contudo, dado que a concentração de matéria orgânica lábil representa apenas uma fracção da matéria orgânica disponível, os valores referidos são certamente sobre-estimativas dos períodos de *turnover* associados à fracção lábil, geralmente mais dinâmica (Amon & Benner, 1996; Sanudo-Wilhelmy & Taylor, 1999).

Independentemente da acção das variáveis potencialmente reguladoras do crescimento do bacterioplâncton (temperatura, DOC, azoto), no geral, o aumento da abundância e biomassa do bacterioplâncton heterotrófico no interior da Ria Formosa no período de Primavera-Verão pode ser explicado pela variabilidade da taxa de crescimento *in situ*, significativamente superior neste período do ano. Dado que a taxa de crescimento do bacterioplâncton foi sempre positiva ($\mu \geq 0,015 \text{ h}^{-1}$), na completa ausência de processos de remoção seria de esperar um acréscimo de biomassa ao longo de todo o ciclo anual. Assim, a forte diminuição da abundância de bacterioplâncton no final do Verão, particularmente persistente em Outubro 1991, parece indicar a maior importância relativa dos processos de remoção da biomassa neste período.

4.3.2 Regulação da biomassa

A discussão dos processos de regulação directa da biomassa de bacterioplâncton heterotrófico na Ria Formosa deve contemplar o efeito da advecção tidal e da predação exercida por organismos planctónicos e bentónicos. Tal como em outros ambientes misturados de profundidade reduzida, e dado que a fracção de bactérias aderentes a partículas é relativamente reduzida (ver Barbosa, 1989), as perdas por sedimentação foram consideradas negligenciáveis (ver Ducklow *et al.*, 1982). Em paralelo, os efeitos da autólise ou mortalidade fisiológica natural e da lise induzida por vírus foram incluídos inadvertidamente nas experiências de crescimento e predação e provavelmente reduziram a taxa de crescimento *in situ* relativamente ao seu valor real.

A Ria Formosa é um sistema onde o prisma de maré é superior ao volume de água em baixa-mar pelo que apresenta um coeficiente de renovação médio da água extremamente elevado (Águas, 1986). De acordo com Neves & Martins (1996), o tempo necessário para que a renovação da água no sector oeste da Ria Formosa seja superior a 80% pode variar entre 2,5 d e mais de 7,5 d, sendo os valores mais elevados observados nas zonas mais interiores deste sector (ver Capítulo III, ver Secção 4.3.1.2). Estes valores são equivalentes a taxas de renovação tidal entre 0,11 e 0,32 d⁻¹ ou seja, à remoção diária de 11 e 32% da biomassa bacterioplanctónica nas zonas interiores e exteriores do sector oeste da Ria Formosa, respectivamente.

Utilizando as taxas de crescimento (μ) obtidas experimentalmente na Estação Laguna e assumindo que a água da Ria Formosa é substituída por uma massa de água sem bacterioplâncton, no período de Outono-Inverno ($0,36 < \mu < 0,60$ d⁻¹) a remoção diária de 11 e 32% da biomassa foi equivalente à remoção média diária de $18,6 \pm 3,5\%$ (14-25) e $54,1 \pm 10,2\%$ (40-74) da produção bacteriana nas zonas interiores (Estação Laguna) e exteriores do sector oeste da Ria Formosa, respectivamente. No período de Primavera-Verão ($\mu > 0,79$ d⁻¹) o impacto da advecção tidal foi equivalente à remoção média diária de apenas $7,9 \pm 0,5\%$ (7-9) e $23,0 \pm 1,4\%$ (21-26) da produção bacteriana nas zonas interiores (Estação Laguna) e exteriores do sector oeste da Ria Formosa. Estes valores são relativamente reduzidos e representam sobreestimativas do impacto médio da advecção tidal dado que a água da laguna é obviamente substituída por uma massa de água com biomassa bacteriana inferior mas não nula. Assim, de uma forma geral, a advecção tidal pode apresentar um impacto mais forte no período de Outono-Inverno, em particular nas zonas exteriores do sistema. Porém, o aumento da taxa de crescimento no final da Primavera-Verão, período onde a variabilidade espacial entre o interior e exterior da laguna foi mais intensa, permitiu certamente reduzir o impacto das perdas por advecção tidal. O aumento do impacto das perdas por advecção horizontal no período de Outono-Inverno, devido à diminuição do crescimento do bacterioplâncton, foi igualmente referido por McManus *et al.* (2004).

O impacto da predação exercida por metazoários é difícil de avaliar. Para além dos protistas fagotróficos bentónicos (ver revisão Capriulo, 1990), o bacterioplâncton pode ser consumido por vários grupos de metazoários bentónicos existentes na Ria Formosa, incluindo esponjas (Stuart & Klumpp, 1984), poliquetas (Kemp, 1987; Jordana *et al.*, 2001) e bivalves (Wright *et al.*, 1982; Langdon & Newell, 1990; Newell & Krambeck, 1995). De acordo com Langdon & Newell (1990) o bacterioplâncton pode representar uma fracção importante na dieta de algumas espécies de bivalves e, na maior parte dos estudos, a sua acção associa-se à diminuição do volume celular do bacterioplâncton (Wright *et al.*, 1982; Bjornsen *et al.*, 1989; Newell & Krambeck, 1995). Porém, a análise do espectro de partículas utilizado eficientemente pelos bivalves dominantes na Ria Formosa (Mohlenberg & Riisgard, 1978; Kreeger & Newell, 1996; Navarro & Widdows, 1997; Sobral & Widdows, 2000) e a reduzida proporção de bactérias aderentes a partículas (ver Barbosa, 1989) indicam que provavelmente a predação do bacterioplâncton por estes filtradores foi reduzida.

No caso da Ria Formosa, as estimativas apresentadas no Capítulo III (ver Secção 4.3.1.2) indicam que na Primavera-Verão (23 a 36 L.m⁻².h⁻¹, ver Sprung *et al.*, 2001), a comunidade bentónica e epífitas associadas filtram 25 a 33% do volume de água da Ria por dia. Assumindo uma eficiência de retenção do bacterioplâncton de 100%, a remoção diária de 25 a 33% da biomassa no período de Primavera-Verão corresponderia à remoção diária média de 17,7±1,5% (16-21) a 23,4±1,9% (21-27) da produção bacteriana. Estes valores representam certamente sobrestimativas dado que parte da comunidade bentónica parece não utilizar eficientemente partículas com dimensões equivalentes ao bacterioplâncton heterotrófico (ver Sobral & Widdows, 2000 e referências associadas). Porém, dada a relação positiva entre a temperatura e a actividades dos bivalves e a ocorrência de valores máximos de produção secundária da comunidade bentónica na Primavera (Sprung, 1994b), a pressão exercida pela comunidade bentónica deverá ser superior no período de Primavera-Verão, tal como reportado para outros sistemas estuarinos (Newell & Krambeck, 1995).

De uma forma geral, e com excepção dos apendiculários e cladóceros, considera-se que os metazoários planctónicos utilizam eficientemente partículas com dimensões superiores a 5 µm (ver Vaqué *et al.*, 1994; Legendre & Rassoulzadegan, 1996). Porém, as fases larvares de algumas espécies de bivalves (Baldwin & Newell, 1991; Douillet, 1993) ou de copépodes (Roff *et al.*, 1995) podem ingerir bacterioplâncton heterotrófico. Dado que estas formas larvares são mais abundantes no interior do sector oeste da Ria Formosa na Primavera e Verão (Sprung, 1994a; Chicharo, 1996; A. Marques, dados não publicados), a sua acção a nível da predação do bacterioplâncton pode ser incrementada neste período do ano.

Assim, a predação exercida pelos metazoários bentónicos e planctónicos é provavelmente superior no período de Primavera-Verão enquanto o impacto da advecção tidal é máximo no período de Outono-Inverno, onde pode remover, em média, 19% e 54% da produção bacteriana por dia nas zonas interior e exterior do sector oeste da Ria Formosa, respectivamente. No conjunto, esta análise indica claramente que outros processos de remoção foram importantes na regulação do bacterioplâncton heterotrófico.

4.3.3 Predação do bacterioplâncton heterotrófico pelo microzooplâncton

As experiências de crescimento e predação indicaram, de forma inequívoca, que a predação exercida por planctontes inferiores a 100 μm , que removeu em média $68\pm 6\%$ da produção bacteriana por dia, foi o processo de remoção da biomassa bacteriana dominante no interior do sector oeste da Ria Formosa (ver Fig. 4.10). De facto, os protistas fagotróficos, em particular os nanoflagelados applastídicos, são geralmente considerados os principais predadores do bacterioplâncton heterotrófico em diversos sistemas aquáticos (Berninger *et al.*, 1991; Sanders *et al.*, 1992; Strom, 2000). De uma forma geral, os protistas fagotróficos removem, diariamente, entre 40 a 95% da produção bacteriana em diversos sistemas costeiros protegidos (ver Tab.IV.8). No presente estudo, o impacto médio da predação exercida pela fracção inferior a 100 μm sobre a produção bacteriana ($68\pm 6\% \cdot \text{d}^{-1}$) enquadrou-se nestes valores e foi superior às estimativas do impacto da advecção tidal nas zonas interiores da Ria Formosa (9-19% produção. d^{-1}) e da predação máxima exercida pela comunidade bentónica na Primavera-Verão (ca. 16-27% produção. d^{-1}).

No geral, a predação do bacterioplâncton no interior da Ria Formosa foi dominada pela actividade dos flagelados applastídicos, com dimensões inferiores a 3 μm . Este resultado foi igualmente referido para diversos sistemas costeiros protegidos (Wright & Coffin, 1984a,b; Wright *et al.*, 1987; McManus & Fuhrman, 1988; Wikner & Hagstrom, 1988; Frikha & Linley, 1988/1989; Kuuppo-Leinikki, 1990; Wikner *et al.*, 1990; Vaqué *et al.*, 1992; Solic & Krstulovic, 1994; Coffin & Connolly, 1997; González *et al.*, 1998; Ferrier-Pagès & Furla, 2001; Iriarte *et al.*, 2003). Os planctontes com dimensões entre 10 μm e 100 μm , dominados numericamente por ciliados, representaram apenas ca. 24% da ingestão total do microzooplâncton inferior a 100 μm . De facto, a contribuição dos ciliados relativamente aos flagelados applastídicos na ingestão de bacterioplâncton é geralmente reduzida (15-22%; McManus & Fuhrman, 1986; Kuuppo-Leinikki, 1990; Kuuppo-Leinikki *et al.*, 1994; Solic & Krstulovic, 1995; González *et al.*, 1998). Em alguns sistemas, a predação do bacterioplâncton pode ser dominada pela actividade de flagelados mixotróficos (Havskum & Riemann, 1996; Safi & Hall, 1999; Sanders *et al.*, 2000).

Tabela IV.8 - Valores mínimo, máximo (min-max) e médio do impacto da predação exercida por diversos grupos de protistas fagotróficos sobre a biomassa (B) ou produção (P) do bacterioplâncton heterotrófico (% biomassa/produção removida.d⁻¹), avaliados experimentalmente em diversos sistemas costeiros protegidos. CIL: ciliados; NF: amostra não fraccionada; NFA: nanoflagelados applastídicos; NFP: nanoflagelados plastídicos; S: indica a análise experimental de 3 a 4 estações do ano.

Sistema	Grupo	min-max	médio	Ref
Baía de Narragansett, EUA	NFA	-	726%B	1
Estuário Essex, EUA	<3 µm	max >100%P	-	2
Baía Aarhus, Dinamarca	< 8 µm	5-250%B	-	3
S Carmine Islands, Baía Chesapeake	< 40 µm	20-80%P	-	4
S Estuário Duplin River, EUA	< 20 µm	-	40-45%P	5
Diversos sistemas costeiros	NFA	27-115%P	62%P	6
S Estuário Delaware, EUA	NF	-	95%P	7
S Estuário Parker, EUA	NF	82-200%P	-	8
Estuário Duplin River, EUA	CIL	-	90%B	9
Estuário Duplin River, EUA	NFA	-	15% B	9
Pluma Baía Chesapeake, EUA	NF	5-223%P	23-139%P	10
Tvarmine, N Báltico, Finlândia	< 5 µm	-	75-90% P	11
S “Oyster Pond”, W Atlant, França	< 8 µm	30-200%P	-	12
Sapelo Island, EUA	NF	-	50-80%P	13
S W Báltico, Alemanha	NF	61-85%P	-	14
Vineyard Sound, EUA	< 20 µm	-	75%B	15
S Rio York (inferior), EUA	<40 µm	24-100%P	50%P	16
S Estuário Ore, Golfo Bótnia, Suécia	NF	-	90%P	17
S Vineyard Sound, EUA	NF	3-65%B	-	18
S Estuário Hudson, EUA	NF	15-34%B	-	19
S Pluma Rio Rhône, França	<2 µm	11-84%P	-	20
S Baía Kastela, Croácia	< 8 µm	26-157%P	79%P	21
Baía Aarhus, Dinamarca	NFA, NFP	-	25-123%P	22
S Estuário St. Lawrence, Canada	NF	25-150%P	108%P	23
S Santa Rosa Sound, EUA	< 8 µm	60-80%P	71%P	24
Baía Bora, Japão	< 10 µm	44-82%P	56%P	25
Laguna Tibekau, Polinésia Francesa	NF	-	27%P	26
S Baía S. Francisco, EUA	NF	0-159%P	53%P	27
Ria de Aveiro, Portugal	NF	-	69-73%B	28
S Sistema Estuário Peconic, EUA	NF	14-88%B	41-55%B	29
Lagunas, Polinésia Francesa	NF	-	>50%P	30
Baía Masan, Coreia	NF	0,3-183%P	41%P	31
Estuário Urdaibai, Espanha	< 8 µm	2-666%P	17-64%P	32
S W Ria Formosa, Portugal	< 10 µm	42-72%P	57%P	33
S W Ria Formosa, Portugal	< 100 µm	42-90%P	68%P	33

Referências (Ref): (1) Davis & Sieburth, 1984; (2) Wright & Coffin, 1984a; (3) Andersen & Fenchel, 1985; (4) Fritz, 1986; (5) Sherr *et al.*, 1986a; (6) Wikner *et al.*, 1986; (7) Coffin & Sharp, 1987; (8) Wright *et al.*, 1987; (9) Sherr *et al.*, 1987b; (10) McManus & Fuhrman, 1988; (11) Kuuppo-Leiniki, 1990; (12) Frikha & Linley, 1988/1989; (13) Sherr *et al.*, 1989b; (14) Galvão, 1990; (15) Caron *et al.*, 1991; (16) Galvão & Fritz, 1991; (17) Wikner & Hagstrom, 1991; (18) Marrasé *et al.*, 1992; (19) Vaqué *et al.*, 1992; (20) Soto *et al.*, 1993; (21) Solic & Krstulovic, 1994; (22) Havskum & Riemann, 1996; (23) Painchaud *et al.*, 1996; (24) Coffin & Connolly, 1997; (25) Ferrier-Pagès & Gattuso, 1997; (26) González *et al.*, 1998; (26) Murrell & Hollibaugh, 1998; (28) Almeida *et al.*, 2001b; (29) Boissonneault-Cellineri *et al.*, 2001; (30) Ferrier-Pagès & Furla, 2001; (31) Choi *et al.*, 2003; (32) Iriarte *et al.*, 2003; (33) presente estudo.

O impacto dos organismos com dimensões entre 10 e 100 μm , dominados numericamente por nanociliados, foi significativo e similar à acção dos nanoflagelados aplastídicos apenas na experiência efectuada em Junho 1992 (ver Fig. 4.10 B). Diversos estudos referem um impacto elevado dos ciliados sobre o bacterioplâncton heterotrófico, de forma geral ou em períodos restritos (Sherr & Sherr, 1987b; Sherr *et al.*, 1987; McManus & Fuhrman, 1988; Sherr *et al.*, 1989b; Vaqué *et al.*, 1992). A concentração de nanociliados no início desta experiência foi relativamente elevada (29×10^3 células.L⁻¹). Porém, em Setembro 1992, uma concentração de nanociliados superior (46×10^3 células.L⁻¹) não se associou a um impacto elevado dos planctontes superiores a 10 μm .

A nível sazonal, a taxa de predação (g) exercida pela fracção $<100 \mu\text{m}$ foi inferior no período de Outono-Inverno ($0,006 < g < 0,014 \text{ h}^{-1}$) e superior na Primavera-Verão ($0,018 < g < 0,033 \text{ h}^{-1}$) e relacionou-se de forma positiva e significativa com a temperatura, a abundância total e a taxa de crescimento do bacterioplâncton heterotrófico. A ocorrência de relações positivas entre a taxa de predação do bacterioplâncton por protistas fagotróficos e a temperatura (Fritz, 1986; Wright *et al.*, 1987; Wikner & Hagstrom, 1991; Marrasé *et al.*, 1992; Solic & Krstulovic, 1994) ou a abundância (Sherr *et al.*, 1986a; McManus & Fuhrman, 1988; Wikner & Hagstrom, 1991; ver Vaqué *et al.*, 1994), produção (Wright *et al.*, 1987; Solic & Krstulovic, 1994) e taxa de crescimento de bacterioplâncton heterotrófico (Painchaud *et al.*, 1996) foi igualmente referida em diversos sistemas costeiros protegidos.

Dado que a taxa de crescimento e a taxa de predação do bacterioplâncton heterotrófico se relacionaram positiva e significativamente, o impacto da predação sobre a produção do bacterioplâncton não apresentou uma variação sazonal clara e os valores mínimo (40% produção.d⁻¹, Novembro 1991) e máximo (90% produção.d⁻¹, Julho 1991) associaram-se às taxas de predação mínima e máxima, respectivamente. Porém, o impacto da predação exercida pelos planctontes inferiores a 100 μm foi inferior ($<63\% \cdot \text{d}^{-1}$) nas experiências efectuadas em Novembro 1991, Fevereiro 1992 e Abril 1992 e superior (ca. 70-90%·d⁻¹) nas restantes (ver Fig. 4.10). De uma forma geral, o impacto da predação exercida pelos protistas fagotróficos é superior no período de Verão ou Outono (Wright & Coffin, 1984a; Coffin & Sharp, 1987; Frikha & Linley, 1988/1989; Boissonneault-Cellineri *et al.*, 2001) e por vezes é utilizado para explicar o declínio da abundância do bacterioplâncton observado neste período (Wikner & Hagstrom, 1991; Solic & Krstulovic, 1994; Solic *et al.*, 1998; McManus *et al.*, 2004; Staroscik & Smith, 2004).

Atendendo à redução do impacto da predação no período entre Novembro 1991 e Abril 1992, seria de esperar que a variação líquida da abundância de bacterioplâncton *in situ* neste período fosse relativamente elevada. Todavia, com excepção do aumento observado em Abril 1992, a abundância de bacterioplâncton foi reduzida e

relativamente estável neste período do ano. Este facto pode reflectir o aumento do impacto médio das perdas por advecção tidal no Outono-Inverno (19% e 54% produção.d⁻¹ nas zonas interiores e exteriores da Ria Formosa), que adicionado ao impacto médio do microzooplâncton inferior a 100 µm, 58% produção.d⁻¹, pode justificar a relativa estabilidade da abundância de bacterioplâncton neste período do ano. O somatório do impacto da advecção tidal e da predação pode explicar a ausência de relação entre a produção e a abundância bacteriana neste período (ver Fig. 4.15). A forte diminuição da abundância de bacterioplâncton registada em Outubro 1991, que traduziu um desacoplamento entre o crescimento e mortalidade, pode reflectir o efeito da redução do crescimento do bacterioplâncton, a intensificação da predação ou a acção de outros mecanismos de remoção, como por exemplo a lise viral (Bratbak *et al.*, 1990; Guixa-Boixereu *et al.*, 1999).

Apesar do período de Primavera-Verão, em particular em 1991, apresentar abundâncias de bacterioplâncton superiores, registaram-se oscilações acentuadas em determinadas ocasiões que culminaram com uma abundância relativamente reduzida (3×10^9 células.L⁻¹) durante o “bloom” de um dinoflagelado gimnodinóide provavelmente tóxico (ver Capítulo III, Fig. 3.27 A). Na totalidade do período avaliado e, em particular, na Primavera 1991, os flagelados aplastídicos e o bacterioplâncton relacionaram-se negativa e significativamente e apresentaram flutuações desfasadas (ver Fig. 4.3 B). A ocorrência de desfasamentos temporais (ca. 2-8 d) entre abundâncias máximas relativas de bactérias e de nanoflagelados aplastídicos foi observada frequentemente em vários sistemas costeiros (Fenchel, 1982b; Davis *et al.*, 1985; Andersen & Sorensen, 1986; Galvão, 1990; Dolan & Gallegos, 1991; Coffin & Connolly, 1997; Tanaka *et al.*, 1997; Tanaka & Taniguchi, 1999; Iriate *et al.*, 2003). Este tipo de relação parece indicar que os nanoflagelados aplastídicos foram importantes agentes reguladores da variabilidade inter-semanal da abundância de bactérias ao longo do ciclo anual e, em particular, na Primavera 1991 (ver Tanaka & Taniguchi, 1999). A diminuição drástica da abundância de nanoflagelados aplastídicos observada entre Julho e Setembro 1991, provavelmente associada à predação exercida pelos ciliados e formas larvares mero-planctónicas (ver Capítulo V), parece ter permitido o aumento da abundância de bacterioplâncton no Verão. Posteriormente, o declínio da abundância de bactérias em Outubro 1991 ocorreu em simultâneo com o declínio da abundância de nanociliados (ver Fig. 4.1 A) e com o aumento da abundância de nanoflagelados aplastídicos (ver Fig. 4.3 B).

A relação negativa e significativa entre o bacterioplâncton e os nanoflagelados aplastídicos e as taxas de predação obtidas experimentalmente, equivalentes à remoção média diária de 58% e 76% da produção bacteriana nos períodos de Outono-Inverno e Primavera-Verão, indicaram claramente a importância destes protistas fagotróficos na regulação do bacterioplâncton heterotrófico. A importância dos ciliados e de formas

larvares meroplânctónicas, predadores de nanoflagelados applastídicos, no controlo indirecto do bacterioplâncton parece igualmente importante (ver Capítulo V).

4.3.4 Regulação do volume celular médio do bacterioplâncton heterotrófico

O volume celular médio do bacterioplâncton heterotrófico na Estação Laguna variou entre 0,056 e 0,145 $\mu\text{m}^3\cdot\text{célula}^{-1}$ e relacionou-se negativa e significativamente com a temperatura e com a abundância e biomassa bacterianas. No geral, os valores foram inferiores no Verão, em particular em 1991, e superiores e mais estáveis no período de Inverno (ver Fig. 4.2 B). A ocorrência de volumes bacterianos mínimos no período de Verão (Andersson *et al.*, 1986; Coffin & Sharp, 1987; Shultz *et al.*, 2003; Gocke *et al.*, 2004), por vezes inversamente relacionados com a temperatura ou com a abundância total de bactérias (Bjornsen *et al.*, 1989; Galvão, 1990), foi igualmente referida para vários sistemas costeiros protegidos. A ocorrência de valores superiores na Primavera-Verão (Artigas 1998; Soto *et al.*, 1993), no final do Verão-Outono (Palumbo *et al.*, 1984; Allbright & McRae, 1987) ou uma relativa estabilidade ao longo do ciclo anual (Cammen & Walker, 1982; Findlay *et al.*, 1991) foram também reportados.

O volume médio do bacterioplâncton depende da composição da comunidade, do estado fisiológico das células e da acção de processos de remoção selectivos, como por exemplo a predação (Andersson *et al.*, 1896; Bjornsen *et al.*, 1989; Shiah & Ducklow, 1995b). De uma forma geral, a melhoria das condições nutricionais está geralmente associada ao aumento do crescimento e do volume celular. Em condições nutricionais idênticas, o aumento da temperatura associa-se geralmente à diminuição do volume celular médio (ver Andersson *et al.*, 1986 e Heinanen, 1992 e referências associadas). Assim, o efeito da variação da temperatura pode teoricamente explicar os resultados observados na Ria Formosa e foi utilizado por Bjornsen *et al.* (1989) e Galvão (1990) para explicar a ocorrência de biovolumes médios inferiores no Verão.

Neste contexto, o efeito dos predadores, em particular dos protistas fagotróficos, não deve ser negligenciado. Tal como em outros sistemas (Ammerman *et al.*, 1984; Andersson *et al.*, 1986; Gonzalez *et al.*, 1990; Kuuppo-Leiniki, 1990; Sherr *et al.*, 1992), os protistas fagotróficos na Ria Formosa podem contribuir para a diminuição do volume bacteriano médio de forma significativa. De facto, o volume celular médio do bacterioplâncton heterotrófico foi significativamente superior na fracção $<0,8 \mu\text{m}$ relativamente às fracções $<10 \mu\text{m}$ e $<100 \mu\text{m}$ em seis das sete experiências (ver Fig. 4.11). Assim, tal como proposto por outros autores (Andersson *et al.*, 1986; Coffin & Sharp, 1987; Heinanen, 1992; Galvão, 1990), parte da diminuição observada no período de temperaturas mais elevadas pode reflectir o aumento do impacto da predação exercida pelos protistas fagotróficos (ver Fig. 4.10 A).

Para além do efeito da temperatura e da predação exercida pelos protistas, a diminuição do volume celular pode igualmente reflectir alterações no ambiente nutricional. Os resultados de Barbosa (1989) e Falcão (1996) indicam uma diminuição da concentração de matéria orgânica no período de Verão no interior do sector oeste da Ria Formosa. Assim, parte da diminuição do volume celular médio do bacterioplâncton observada no Verão pode eventualmente reflectir a menor disponibilidade de substrato. Em alguns sistemas estuarinos, a variação sazonal do volume bacteriano médio parece essencialmente controlada pela disponibilidade de matéria orgânica dissolvida proveniente do fitoplâncton (Allbright & McRae, 1987; Heinanen, 1992; Artigas, 1998) e/ou de macrófitas (Palumbo *et al.*, 1984). Porém, é importante enfatizar que os valores da concentração de matéria orgânica na Ria Formosa não reflectem obviamente as taxas de produção de matéria orgânica lábil, processo que de facto regula o crescimento bacteriano.

4.4 Variabilidade sazonal na interface com a zona costeira adjacente

No geral, a abundância ($0,4-3,6 \times 10^9$ células.L⁻¹) e biomassa (7-62 µgC.L⁻¹) de bacterioplâncton heterotrófico na Estação Barra apresentaram uma variação sazonal pouco ampla (ca. 9x). Tal como na Estação Laguna, a amplitude de variação sazonal da biomassa do bacterioplâncton foi notoriamente inferior à observada no caso da biomassa fitoplanctónica (6-448 µgC.L⁻¹, ver Capítulo III). Dado o reduzido tempo de residência da massa de água nesta zona da Ria Formosa, inferior a 20 h (Neves & Martins, 1996), a comunidade bacteriana observada na zona exterior em situação de preia-mar deve reflectir basicamente a advecção do bacterioplâncton a partir da zona costeira adjacente (ver Crump *et al.*, 2004).

Apesar da reduzida frequência de amostragem da Estação Barra, foi observado um ciclo sazonal nítido mas variável em função da fase de maré amostrada. A variabilidade associada à situação de baixa-mar foi claramente unimodal com valores máximos de abundância e biomassa bacterianas no Verão e mínimos no Inverno. Este padrão reflectiu a situação no interior da Ria Formosa, discutida na secção anterior. Em situação de preia-mar, a variação sazonal foi menos ampla (ca. 5x) e apresentou valores de abundância e biomassa bacterianas superiores no período de Primavera-Verão e, com excepção de Janeiro 1992, valores inferiores no Outono-Inverno (ver Fig. 4.2).

O padrão sazonal observado na Estação Barra, em situação de preia-mar, foi idêntico ao referido por Baptista (1993) para uma estação na plataforma continental algarvia, situada a ca. 26 km a oeste de Faro, e para o período em que decorreu o presente estudo. A ocorrência de valores máximos de abundância ou produtividade bacterianas na Primavera e/ou Verão foi igualmente referida para diversos sistemas costeiros

expostos (Larsson & Hagstrom, 1982; Joint & Pomroy, 1987; Billen *et al.*, 1990b; Solic & Krstulovic, 1995; Witek *et al.*, 1997; Wikner & Hagstrom, 1999; Rodriguez *et al.*, 2000; ver Joint *et al.*, 2001) incluindo a costa galega (Valencia *et al.*, 2003). De uma forma geral, este ciclo sazonal pode reflectir a resposta do crescimento do bacterioplâncton à variação da temperatura (Joint & Pomroy, 1987; Wikner & Hagstrom, 1999; Solic & Krstulovic, 1995; Rodriguez *et al.*, 2000; Shiah *et al.*, 2003) e da disponibilidade de substrato, geralmente máxima na Primavera e/ou Verão (Larsson & Hagstrom, 1982; Joint & Pomroy, 1987; Wikner & Hagstrom, 1999; Billen *et al.*, 1990b; Solic *et al.*, 1998; Shiah *et al.*, 1999; Lee *et al.*, 2001; Shiah *et al.*, 2003). A importância da predação, maioritariamente exercida por protistas fagotróficos, ou da lise viral é geralmente superior no período de Verão-Outono (Bratbak *et al.*, 1990; Ducklow, 1992; Witek *et al.*, 1997; Solic *et al.*, 1998; Rodriguez *et al.*, 2000; Lee *et al.*, 2001).

Ao contrário dos ambientes estuarinos, a produção de DOC nos sistemas costeiros expostos e oceânicos encontra-se geralmente associada à acção directa ou indirecta do fitoplâncton. Assim, associações positivas entre o fitoplâncton e o bacterioplâncton são geralmente observadas nestes sistemas (Larsson & Hagstrom, 1982; Joint & Pomroy, 1987; Billen *et al.*, 1990b; ver revisões Cole *et al.*, 1988, White *et al.*, 1991, Ducklow & Carlson, 1992 e Ducklow, 1999; Shiah *et al.*, 2003; Valencia *et al.*, 2003). Este acoplamento, por vezes não imediato, foi igualmente observado durante a ocorrência e dissipação de “blooms” de fitoplâncton (Billen & Fontigny, 1987; McManus & Peterson, 1988; Lochte *et al.*, 1993; Tsuda *et al.*, 1994; Wiebinga *et al.*, 1997), incluindo “blooms” associados a eventos de afloramento costeiro na costa ibérica (Hanson *et al.*, 1986; Tenore *et al.*, 1995; Barbosa *et al.*, 2001). Durante estes eventos, a produção de DOC pela comunidade planctónica pode exceder a demanda bacteriana de carbono pelo que parte deste material pode ser exportado (ver Barbosa *et al.*, 2001; Wetz & Wheeler, 2004).

Apesar de não se ter registado uma relação positiva entre o bacterioplâncton heterotrófico e o fitoplâncton na Estação Barra, em situação de preia-mar, as concentrações relativamente elevadas de bacterioplâncton em Abril 1991 e Maio 1992 podem ter reflectido os “blooms” de Primavera observados em Março 1991 e Maio 1992, com biomassas fitoplanctónicas de ca. 200 e 448 $\mu\text{gC.L}^{-1}$, respectivamente (ver Capítulo III, Fig. 3.16). A abundância máxima registada em situação de preia-mar ($1,7 \times 10^9$ células.L⁻¹) ocorreu de forma isolada, em Janeiro 1992, após um período de pluviosidade intensa e persistente (ver Capítulo III, Fig. 3.3). Este evento pode reflectir o efeito da importação de material alóctone para a zona costeira, igualmente referido por Vaqué *et al.* (1997) e Wikner & Hagstrom (1999). Durante este período, dominado por um regime de convergência costeira (ver Capítulo III, Fig. 3.7), a influência dos materiais associados às plumas das barras da Ria Formosa e às plumas dos rios

localizados a este da Estação Barra (Guadiana e Guadalquivir) na zona costeira adjacente à Ria Formosa é mais provável. A elevada abundância de bacterioplâncton observada em Janeiro 1992 pode também reflectir o efeito da ressuspensão durante um período de mistura vertical da coluna de água (ver Capítulo III, Fig. 3.4; Afonso-Dias, 1996a), igualmente descrito para a costa galega (Valencia *et al.*, 2003). Adicionalmente, pode constituir uma resposta a um máximo relativo na concentração de microfitoplâncton observado por Baptista (1993) no início de Janeiro 1992, numa estação localizada a ca. 26 km a oeste da Estação Barra. Independentemente da causa, as reduzidas abundâncias de nanoflagelados applastídicos neste período (ver Fig. 4.1 B) pode ter permitido este aumento.

Aparentemente, o bacterioplâncton não respondeu ao “bloom” de fitoplâncton em Setembro 1991, associado a um evento de afloramento costeiro (ver Capítulo III). Este desacoplamento pode resultar do desfasamento na resposta do bacterioplâncton, provável se a principal fonte de DOC for a lise ou a predação do fitoplâncton e não a exsudação (Brussard *et al.*, 1995; Strom *et al.*, 1997; Barbosa *et al.*, 2001), da regulação do crescimento do bacterioplâncton por variáveis independentes do substrato orgânico, como por exemplo a temperatura (Shiah *et al.*, 2003), ou da predação ou lise do bacterioplâncton (Shiah & Ducklow, 1997; Bird & Kalff, 1999; Rodriguez *et al.*, 2000). Neste contexto, a abundância elevada de nanoflagelados applastídicos observada em Setembro 1991 (ver Fig. 4.1 B) pode explicar, em parte, a reduzida abundância de bacterioplâncton heterotrófico.

A razão entre a biomassa bacteriana (BB) e a biomassa fitoplanctónica (BF) na Estação Barra, em situação de preia-mar, apresentou uma ampla variação (0,06-4,21) e um valor médio ($0,63 \pm 0,27$) superior aos geralmente referidos para ambientes costeiros (Cole *et al.*, 1988; Ducklow & Carlson, 1992; Barbosa *et al.*, 2001). A ocorrência de valores superiores a 1,0 em Abril 1991 e Janeiro 1992 pode representar uma situação transitória, resultante da importação de material orgânico alóctone em Janeiro 1992 ou da intensificação da predação do fitoplâncton em Abril 1991, na situação de pós-“bloom” (Barbosa *et al.*, 2001; Valencia *et al.*, 2003). Excluindo estas duas situações, a razão BB/BF variou entre 0,06 e 0,50 e apresentou um valor médio de 0,30, mais próximo do referido por Ducklow & Carlson (1992) para sistemas costeiros similares.

5. Síntese final

Este estudo avaliou a abundância e biomassa da comunidade de bacterioplâncton heterotrófico no interior do sector oeste da Ria Formosa e numa região exterior, localizada na interface com a zona costeira adjacente. No interior da Ria Formosa, o programa de amostragem regular (descritivo) foi conjugado com uma estratégia

experimental. A remoção dos predadores por filtração diferencial e a utilização de câmaras de difusão possibilitou a determinação das taxas de crescimento *in situ* do bacterioplâncton heterotrófico e da predação exercida pelo microzooplâncton.

A comunidade de bacterioplâncton heterotrófico foi significativamente mais abundante no interior da Ria Formosa, provavelmente devido à maior disponibilidade de matéria orgânica dissolvida, e a Ria Formosa exportou biomassa bacteriana para a zona costeira adjacente durante todo o ciclo anual. A razão entre a biomassa bacteriana e a biomassa fitoplanctónica foi igualmente superior no interior da Ria e os valores obtidos indicaram o maior contributo relativo de fontes de DOC alóctones ao sistema pelágico.

Em situação de máxima influência costeira, o bacterioplâncton na **interface com a zona costeira adjacente** exibiu um ciclo sazonal pouco amplo que evidenciou um acoplamento geral entre os processos de crescimento e mortalidade. As densidades máximas registadas na Primavera podem ter resultado, directa ou indirectamente, da produção de substratos orgânicos associada aos “blooms” de fitoplâncton enquanto o máximo registado no Inverno pode ter reflectido a importação de matéria orgânica alóctone para a zona costeira após um período de intensa pluviosidade.

No **interior da Ria Formosa**, a abundância e biomassa da comunidade de bacterioplâncton exibiram um ciclo sazonal unimodal, com valores máximos no Verão, e relacionaram-se positiva e significativamente com a temperatura e com a biomassa fitoplanctónica e negativa e significativamente com a abundância de nanoflagelados apalstídicos. A variação sazonal da biomassa e da produção de bacterioplâncton reflectiu, em parte, a variabilidade sazonal da taxa de crescimento *in situ*. O bacterioplâncton heterotrófico exibiu períodos de duplicação celular entre 18 h e 46 h. As taxas de crescimento apresentaram valores máximos no período de Primavera-Verão e relacionaram-se positiva e significativamente com a produção fitoplanctónica e com a intensidade média da radiação PAR na camada de mistura. A utilização da última variável explicou 90% da variação da taxa de crescimento *in situ*. O efeito da temperatura na regulação do crescimento foi eventualmente mais importante no período de Outono-Inverno.

A ocorrência de taxas de crescimento idênticas para valores de biomassa e produção fitoplanctónicas extremamente variáveis (ca. 100x) indicou que a associação positiva entre o bacterioplâncton heterotrófico e o fitoplâncton não pareceu representar uma relação de causa-efeito. No período entre o Outono e o início da Primavera, a demanda bacteriana de carbono representou mais de 250% da produção fitoplanctónica líquida pelo que a produção bacteriana foi claramente suportada por fontes de DOC independentes do fitoplâncton. Porém, este valor não implica necessariamente que a Ria Formosa seja um sistema heterotrófico porque as comunidades de macrófitas

bentónicas foram provavelmente importantes fontes de DOC. A dinâmica sazonal de produção e/ou decomposição de algumas destas comunidades pode explicar a ocorrência de valores de produção bacteriana relativamente elevados no final do Inverno-Primavera. O contributo directo ou indirecto (via predação) do fitoplâncton na produção de DOC foi teoricamente suficiente para suportar a produção bacteriana apenas na situação de “bloom” de fitoplâncton, no Verão. Todavia, as taxas de crescimento do bacterioplâncton relativamente reduzidas neste período podem reflectir a sua limitação pela biodisponibilidade de carbono orgânico (lábil) ou de azoto.

O microzooplâncton inferior a 100 μm , numericamente dominado por protistas fagotróficos, representou a principal fonte de mortalidade do bacterioplâncton heterotrófico e removeu diariamente entre 42 e 90%, em média 68%, da produção de bacterioplâncton. A taxa de predação do microzooplâncton foi superior no período de Primavera-Verão e relacionou-se positiva e significativamente com a temperatura e com a taxa de crescimento do bacterioplâncton. No Outono-Inverno, período de menor crescimento do bacterioplâncton, o impacto da advecção tidal na remoção da biomassa bacteriana pode ter sido importante. Os nanoflagelados aplastídicos foram os principais predadores do bacterioplâncton e os planctontes com dimensões entre 10 e 100 μm , dominados por ciliados, representaram 24% da predação total exercida pelo microzooplâncton. O acoplamento entre o bacterioplâncton e os nanoflagelados aplastídicos ao longo do programa de amostragem regular e o forte impacto da predação, avaliada experimentalmente, indicaram inequivocamente que estes protistas fagotróficos foram importantes reguladores da dinâmica bacteriana no interior da Ria Formosa. A redução notória da abundância de nanoflagelados aplastídicos no final da Primavera-Verão, provavelmente associada à sua predação por microciliados e formas larvares meroplanctónicas, permitiu o desacoplamento entre os processos de crescimento e remoção do bacterioplâncton e a ocorrência de abundâncias máximas de bacterioplâncton no Verão.

No geral, a sazonalidade do bacterioplâncton heterotrófico na zona exterior da Ria Formosa indicou um acoplamento entre os processos de crescimento e predação do bacterioplâncton. No interior da Ria, a produção e sazonalidade do bacterioplâncton indicaram que, para além da utilização de DOC produzido directa ou indirectamente pelo fitoplâncton, a utilização de DOC produzido pelas comunidades de produtores bentónicos constituiu um recurso potencialmente importante. Assim, a predação intensa do bacterioplâncton heterotrófico pelos protistas fagotróficos planctónicos permite a transferência trófica de parte da produção primária pelágica e bentónica para os organismos metazoários.

A informação obtida alarga o conhecimento da distribuição e actividade do bacterioplâncton na área de estudo e permite avaliar a intensidade e as principais vias

de transferência da biomassa bacteriana na Ria Formosa. Dado que o bacterioplâncton heterotrófico representou uma fracção importante da biomassa total de microrganismos planctónicos (36%), um componente importante a nível da respiração da comunidade pelágica (17-51%), e um elo entre os sub-sistemas bentónico e pelágico no interior da Ria Formosa, o conhecimento dos seus mecanismos reguladores é essencial para a compreensão do funcionamento global do sistema.

CAPÍTULO V

**Estrutura e dinâmica sazonal do protistoplâncton
fagotrófico no interior da Ria Formosa e na
interface com a zona costeira adjacente**

1. Introdução

Os protistas fagotróficos planctônicos, geralmente dominados por flagelados e ciliados com dimensões entre 2 e 200 μm , heterotróficos ou mixotróficos, apresentam uma distribuição ubíqua e podem representar uma fracção importante da biomassa, produção e respiração do zooplâncton em diversos sistemas aquáticos (Beers & Stuart, 1969; Porter *et al.*, 1985; Sorokin, 1977; Smetacek, 1981; Laybourn-Parry, 1992; Buskey, 1993; Witek *et al.*, 1997). O estudo do protistoplâncton fagotrófico, particularmente intensificado após a publicação do modelo do “microbial loop” (Azam *et al.*, 1983), mostrou que este grupo desempenha um papel fundamental na estruturação, funcionamento e fluxos biogeoquímicos nos ecossistemas aquáticos.

Os nanoflagelados aplastídicos são geralmente considerados os principais predadores do bacterioplâncton heterotrófico, pelo que são responsáveis pela transferência da matéria orgânica dissolvida incorporada pelas bactérias para os níveis tróficos superiores (Sanders, 1991b; Sanders *et al.*, 1992; Strom, 2000). Apesar de pertencerem a diferentes guildas tróficas (Dolan, 1991a), os ciliados são usualmente considerados consumidores de nanoplâncton, incluindo flagelados plastídicos (Heinbokel & Beers, 1979; Verity, 1986a) e flagelados aplastídicos (Verity, 1991b; Solic & Krstulovic, 1994), embora o consumo de picofitoplâncton (Bernard & Rassoulzadegan, 1993; Pitta *et al.*, 2001) e bacterioplâncton heterotrófico (Sherr *et al.*, 1986a, 1987b; Sherr & Sherr, 1987; Sherr *et al.*, 1989a) tenha sido igualmente reportado. Devido às suas características a nível da captura e ingestão de alimento, os dinoflagelados fagotróficos, cuja importância foi reconhecida posteriormente (Lessard, 1991; Hansen, 1991b; Jeong, 1999), estão associados ao consumo de partículas de dimensões superiores, incluindo diatomáceas e ciliados (ver revisão Hansen & Calado, 1999). Em média, o microzooplâncton (*sensu lato*, $<200 \mu\text{m}$) representa o principal mecanismo de remoção da biomassa fitoplanctónica e consome diariamente entre 59 e 74% da produção fitoplanctónica em diversos sistemas aquáticos (ver revisão Calbet & Landry, 2004). Devido às suas dimensões relativamente reduzidas e às elevadas taxas metabólicas (Hansen *et al.*, 1997), os protistas fagotróficos podem regular rápida e eficientemente a dinâmica das suas presas (Banse, 1982; Riegman *et al.*, 1993).

Para além do consumo diário de uma fracção significativa da produção de fitoplâncton e bacterioplâncton heterotrófico, os protistas utilizam outras fontes de matéria orgânica, incluindo DOC e partículas sub-micrométricas (Sherr, 1988; Marchand & Scott, 1993; Tranvik *et al.*, 1993), vírus (González & Suttle, 1993) e gâmetas de metazoários (Galvão *et al.*, 1989). Algumas espécies fagotróficas, plastídicas ou com cloroplastos retidos a partir da ingestão de presas, utilizam a fotossíntese como fonte de energia (Sanders,

1991a; Stoecker, 1991, 1998). Os protistas apresentam ainda uma função importante a nível da regeneração de macronutrientes e micronutrientes inorgânicos (Verity, 1985; Caron & Goldman, 1990; Ferrier-Pagès & Rassoulzadegan, 1994; Hutchins & Bruland, 1994) e da produção de matéria orgânica dissolvida (Strom *et al.*, 1997), processos que podem estimular directamente o crescimento do fitoplâncton (Sterner, 1989) e do bacterioplâncton heterotrófico (Nagata & Kirchman, 1992).

Dado que os protistas fagotróficos são ingeridos, por vezes selectivamente, por diversos metazoários, incluindo holoplanctontes e larvas meroplanctónicas (ver revisões Stoecker & Capuzzo, 1990; Gifford, 1991; Lessard *et al.*, 1996; Herbing & Gallagher, 2000; Calbet & Saiz, 2005), funcionam como um elo trófico entre o picoplâncton e nanoplâncton e os metazoários (Brussard *et al.*, 1995; Sime-Ngando *et al.*, 1995; Tamigneaux *et al.*, 1997). A ingestão de protistoplâncton fagotrófico por metazoários bentónicos (Kreeger & Newell, 1996; Dupuy *et al.*, 1999, 2000a) transforma os protistas em elos tróficos entre os sub-sistemas bentónico e pelágico. Assim, o consumo de protistas fagotróficos pode explicar a ocorrência de biomassas elevadas de produtores secundários, pelágicos (Ohman & Runge, 1994) e bentónicos (Findlay *et al.*, 1998), em sistemas com reduzida densidade de fitoplâncton.

Em ambientes como a Ria Formosa, onde parte da elevada produção bacteriana é suportada pela produção de DOC efectuada pelos produtores primários bentónicos ou pela importação de DOC alóctone (ver Capítulo IV), os protistas fagotróficos funcionam ainda como elos tróficos entre as macrófitas e o DOC alóctone e os metazoários planctónicos (ver Chiang *et al.*, 2003) e bentónicos (Kreeger & Newell, 1996; Le Gall *et al.*, 1997; Dupuy *et al.*, 1999). Assim, o conhecimento dos factores que controlam o crescimento e a distribuição dos vários grupos funcionais de protistas fagotróficos é essencial para a compreensão dos ciclos biogeoquímicos nos sistemas marinhos e para a previsão da produtividade dos metazoários planctónicos e bentónicos.

A avaliação da variabilidade espacio-temporal da abundância de protistoplâncton fagotrófico foi efectuada em inúmeros sistemas marinhos (ver Laybourn-Parry, 1992; Pierce & Turner, 1992; Gasol, 1994). Todavia, a avaliação do crescimento *in situ* dos diferentes grupos funcionais de protistas fagotróficos, indispensável para a avaliação dos seus mecanismos de regulação, foi investigada apenas em alguns estudos (ver Solic & Krstulovic, 1994, Pérez *et al.*, 1997, Levinsen *et al.*, 1999 e referências associadas). Apesar dos sistemas costeiros temperados apresentarem uma marcada variabilidade sazonal a nível da dinâmica planctónica, a avaliação da variabilidade sazonal das taxas de crescimento dos protistas fagotróficos nestes locais foi efectuada num reduzido número de casos (nanoflagelados applastídicos: Fritz, 1986; Galvão, 1990; McManus & Fuhrman, 1990; Galvão & Fritz, 1991; Kuosa, 1991; Solic & Krstulovic, 1994; Coffin & Connoly, 1997; Witek *et al.*, 1997; tintinídeos: Verity, 1986b; ciliados: Thiele-Gliesche,

1992; McManus & Ederington-Cantrell, 1992; Nielsen & Kiorboe, 1994; Lonsdale *et al.*, 1996). Adicionalmente, a actividade alimentar do protistoplâncton fagotrófico é geralmente sub-avaliada dado que os estudos com análise simultânea da bacterivoria e herbivoria são extremamente reduzidos (Murrell & Hollibaugh, 1998; Rivkin *et al.*, 1999; Bossinneault-Cellineri *et al.*, 2001; Iriarte *et al.*, 2003).

O conhecimento actual indica que a distribuição do protistoplâncton fagotrófico no ambiente marinho é geralmente regulada por factores como a temperatura ou a disponibilidade de alimento, que controlam directamente o crescimento, e pela densidade de predadores que regula directamente a biomassa (Dolan & Gallegos, 1991; Gasol & Vaqué, 1993; Gasol, 1994; Nielsen & Kiorboe, 1994; Solic & Krstulovic, 1994; Solic *et al.*, 1998; Levinsen *et al.*, 1999; Levinsen & Nielsen, 2002). De uma forma geral, a limitação pelos recursos parece mais provável em ambientes oceânicos enquanto o impacto da predação prevalece em sistemas costeiros (Sanders *et al.*, 1992; Gasol & Vaqué, 1993).

A informação disponível sobre o protistoplâncton fagotrófico na zona costeira adjacente à Ria Formosa restringe-se à análise pontual da distribuição de tintinídeos na plataforma algarvia (Pinto, 1993) e à análise da variabilidade sazonal de ciliados com dimensões superiores a 10 µm, amostrados numa barra da Ria Formosa (Thiele-Gliesche, 1991). No interior da Ria Formosa, a dinâmica sazonal da comunidade de ciliados superiores a 10 µm foi avaliada a nível da abundância, biomassa, taxa de crescimento *in situ* e taxa de predação sobre a comunidade de fitoplâncton por Thiele-Gliesche (1991). De acordo com a autora, o contributo dos dinoflagelados na Ria Formosa é pouco significativo. A informação relativa aos nanoflagelados aplastídicos resume-se à análise da variabilidade temporal da abundância no interior do sector oeste da Ria Formosa no período de Primavera-Verão (Caetano, 1999).

Neste contexto, o presente capítulo pretende analisar a dinâmica sazonal dos grupos funcionais de protistas fagotróficos dominantes no sector oeste da Ria Formosa, nanoflagelados aplastídicos e ciliados. Assim, os objectivos específicos deste capítulo são:

- (1) Avaliar a variabilidade tidal e sazonal da abundância e biomassa das assembleias de nanoflagelados aplastídicos e ciliados no interior do sector oeste da Ria Formosa e numa região exterior, representativa do sistema costeiro adjacente;
- (2) Estimar os fluxos de biomassa de protistas fagotróficos entre a zona costeira adjacente e a sub-bacia oeste da Ria Formosa;

- (3) Analisar a variabilidade sazonal da taxa de crescimento *in situ* e da produção das assembleias de nanoflagelados applastídicos e ciliados no interior da Ria Formosa;
- (4) Analisar a variabilidade sazonal da taxa de predação e impacto da predação exercida pelo microzooplâncton, dominado por protistas fagotróficos, sobre os nanoflagelados applastídicos no interior da Ria Formosa;
- (5) Analisar a contribuição relativa de diversas presas na dieta alimentar das assembleias de nanoflagelados applastídicos e de planctontes com dimensões entre 10 μm e 100 μm , dominados por ciliados, no interior da Ria Formosa;
- (6) Identificar e discutir o impacto de variáveis reguladoras da dinâmica sazonal das assembleias de nanoflagelados applastídicos e ciliados no sector oeste da Ria Formosa e na zona costeira adjacente.

2. Material e métodos

O estudo da dinâmica sazonal do protistoplâncton fagotrófico no sector oeste da Ria Formosa decorreu entre Março 1991 e Janeiro 1993 e baseou-se em duas estratégias distintas: (A) estudo de campo com amostragem regular de duas estações contrastantes do sistema lagunar para avaliar a variabilidade tidal e sazonal da abundância e biomassa de diferentes grupos funcionais de protistas fagotróficos; (B) estudo experimental, efectuado na estação interior do sistema, para avaliar a variabilidade sazonal das taxas de crescimento das assembleias de nanoflagelados applastídicos e ciliados e a dieta alimentar dos planctontes inferiores a 100 μm , dominados por protistas fagotróficos (ver Thiele-Gliesche, 1992). A abordagem metodológica utilizada foi apresentada e analisada de forma crítica no Capítulo II.

3. Resultados

3.1 Programa de monitorização regular

3.1.1 Caracterização geral do ambiente

3.1.1.1 Variáveis físicas e climatológicas

A variação sazonal de diversas variáveis climatológicas, medidas na Estação Meteorológica do Aeroporto de Faro, e de variáveis físicas avaliadas nas Estações Laguna e Barra no período de Março 1991 a Janeiro 1993 foi descrita no Capítulo III (temperatura e salinidade: ver Fig. 3.1; intensidade da radiação PAR na camada de mistura: ver Fig. 3.2; pluviosidade: ver Fig. 3.3; velocidade média diária do vento: ver

Fig. 3.5; transporte de Ekman médio diário na costa algarvia: ver Fig. 3.7). A temperatura da água na Estação Laguna e na Estação Barra variou entre 9,8-30,0 °C e 12,8-23,1 °C, respectivamente, com valores máximos no Verão e mínimos no Inverno.

3.1.1.2 Disponibilidade de alimento para o protistoplâncton fagotrófico

O cálculo da disponibilidade de alimento para o protistoplâncton fagotrófico incluiu a quantificação da biomassa de componentes picoplânctónicos (bacterioplâncton heterotrófico, picofitoplâncton eucariótico e *Synechococcus*; ver Fig. 5.1 A), componentes nanoplânctónicos (gâmetas masculinos de metazoários, flagelados applastídicos, flagelados plastídicos, dinoflagelados dominados por formas gimnodinóides e diatomáceas dominadas por formas pinuladas não coloniais; ver Fig. 5.1 B) e componentes microplânctónicos (dinoflagelados e diatomáceas; ver Fig. 5.1 C). No caso do microplâncton, os dinoflagelados foram subdivididos nas classes igual ou inferior e superior a 30 µm e foram excluídos os ciliados. A primeira classe incluiu dinoflagelados com dimensões inferiores a 45% do diâmetro oral da lórica dos tintinóides (*Heterocapsa* spp., *Scrippsiella* spp., formas gimnodinóides não identificadas e *Prorocentrum triestinum*), observados no interior de diversos ciliados ao longo do estudo.

No período de Março 1991 a Julho 1992, a biomassa média de picoplâncton na Estação Laguna, variou entre 39,2 e 246,0 µgC.L⁻¹ e apresentou um valor médio de 109,5±6,4 µgC.L⁻¹. As contribuições relativas médias do bacterioplâncton heterotrófico, picofitoplâncton eucariótico e *Synechococcus* para a biomassa picoplânctónica foram 85,0±1,6%, 13,8±1,6 e 1,2±0,2%. A contribuição do bacterioplâncton heterotrófico foi sistematicamente superior a 45% da biomassa picoplânctónica disponível para o protistoplâncton fagotrófico. A variação sazonal no período referido exibiu valores máximos de biomassa picoplânctónica no Verão, em particular em 1991, e valores mínimos e relativamente estáveis no Inverno, associados à variabilidade do bacterioplâncton heterotrófico e do picofitoplâncton eucariótico (Fig. 5.1 A). No período de Verão registou-se um aumento notório na contribuição relativa do picofitoplâncton eucariótico que atingiu valores superiores a 50% em Julho-Agosto 1991 e em Junho-Julho 1992. A contribuição relativa de *Synechococcus* atingiu valores máximos (3-6%) no Inverno, entre Janeiro-Fevereiro 1992.

A biomassa média de picoplâncton na Estação Barra variou entre 21,9 e 57,7 µgC.L⁻¹ com um valor médio de 34,1±2,8 µgC.L⁻¹ e foi significativamente inferior à registada na Estação Laguna (p<0,0000001). As contribuições relativas médias do bacterioplâncton heterotrófico, picofitoplâncton eucariótico e *Synechococcus* para a biomassa do picoplâncton foram 82,6±2,7%, 7,1±1,4% e 10,3±2,4%, respectivamente. A contribuição do bacterioplâncton heterotrófico foi sistematicamente superior a 64% da biomassa picoplânctónica disponível para o protistoplâncton fagotrófico. A variação sazonal foi

menos ampla que a registada na Estação Laguna (ca. 2,3x *versus* 6,3x) e exibiu valores superiores de biomassa picoplânctónica entre Julho e Outubro 1991 e Maio-Julho 1992 (ver Fig. 5.1 A). A contribuição relativa de *Synechococcus* foi superior nos períodos de Outubro-Novembro 1991 (16-28%) e Fevereiro-Março 1992 (21-26%). Quando consideradas apenas as situações mais representativas da zona costeira adjacente, preia-mar meia-enchente, a contribuição média do bacterioplâncton heterotrófico diminuiu para 75,1±4,3% e a contribuição média de *Synechococcus* aumentou para 16,3±3,9% e atingiu valores de ca. 40% em Novembro 1991 e Fevereiro-Março 1992.

No período de Março 1991 a Julho 1992, a biomassa média de nanoplâncton na Estação Laguna variou entre 22,9 e 163,6 µgC.L⁻¹ e apresentou um valor médio de 60,2±3,4 µgC.L⁻¹, cerca de duas vezes inferior à biomassa média de picoplâncton na mesma estação. Os grupos mais importantes e as suas contribuições relativas foram, por ordem decrescente de importância, os flagelados plastídicos (79,6±1,3%, 50-95%), os flagelados applastídicos (11,4±0,9%, 4-35%), as diatomáceas (6,6±0,7%, 0,4-21%), os gâmetas masculinos de metazoários (2,0±0,3%, 0-12%) e os dinoflagelados (0,6±0,1%, 0,01-4%). A contribuição dos flagelados plastídicos foi sistematicamente superior a 50% da biomassa nanoplânctónica disponível para o protistoplâncton fagotrófico. A variação sazonal exibiu valores máximos de biomassa nanoplânctónica na Primavera, em particular em 1991, e valores mínimos no Inverno, associados à variabilidade dos flagelados plastídicos, dominados por criptofíceas (Fig. 5.1 B). A contribuição relativa dos flagelados applastídicos para a biomassa nanoplânctónica atingiu valores máximos, entre 26 e 35%, no final da Primavera (Junho 1991) e no Inverno (Janeiro-Fevereiro 1992). A contribuição relativa das diatomáceas foi notoriamente superior no Verão, com valores geralmente entre 8 e 21%. Os dinoflagelados apresentaram um contributo relativo máximo para a biomassa total do nanoplâncton de apenas 4% no Outono-Inverno, entre Novembro 1991 e Janeiro 1992.

A biomassa de nanoplâncton na Estação Barra variou entre 6,1 e 42,6 µgC.L⁻¹ e apresentou um valor médio de 24,7±2,4 µgC.L⁻¹, significativamente inferior ao registado na Estação Laguna (p<0,0000001). Na Estação Barra, a biomassa de nanoplâncton não foi significativamente distinta da biomassa do picoplâncton (p>0,05). Os grupos mais importantes e os seus contributos relativos foram, por ordem decrescente de importância, os flagelados plastídicos (70,9±2,1%, 50-84%), os flagelados applastídicos (13,7±1,5%, 8-28%), os dinoflagelados (8,0±1,4%, 0,01-16%), as diatomáceas (4,8±1,6, 0,3-25%) e os gâmetas masculinos de metazoários (4,2±1,6%, 0,002-22%). A contribuição dos flagelados plastídicos foi sistematicamente superior a 50% da biomassa nanoplânctónica potencialmente disponível para o protistoplâncton fagotrófico. A variação sazonal no período referido apresentou uma amplitude de varia-

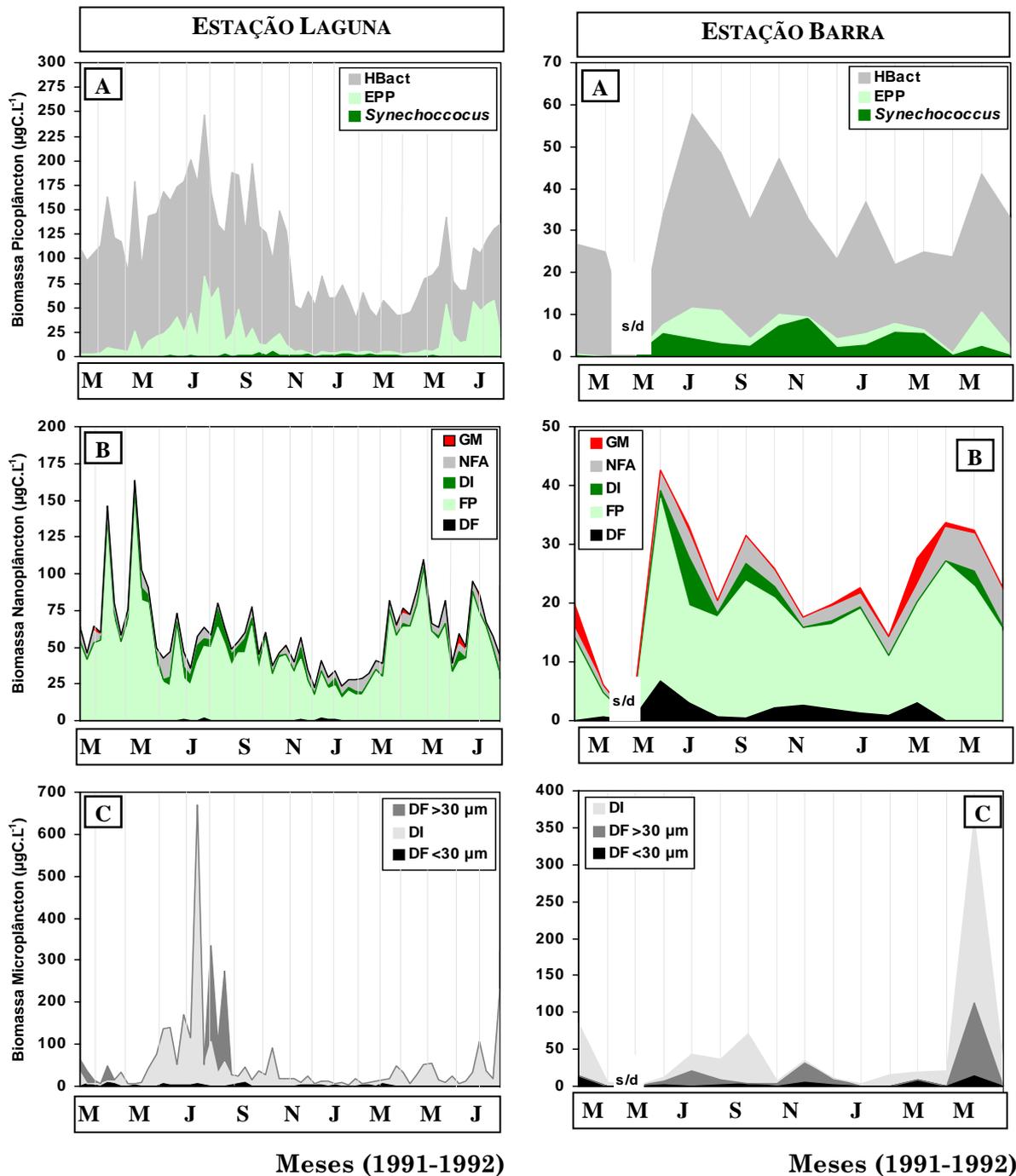


Figura 5.1 - Variação da biomassa média ($n=4$) de diferentes componentes do picoplâncton (A), nanoplâncton (B) e microplâncton (C), potencialmente consumíveis pelo protistoplâncton fagotrófico, no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, coluna esquerda) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, coluna direita), no período de Março de 1991 a Junho/Julho de 1992. Legenda - DF: dinoflagelados; DI: diatomáceas; EPP: picofitoplâncton eucariótico; FP: flagelados plastídicos; GM: gâmetas masculinos de metazoários; HBact: bacterioplâncton heterotrófico; NFA: nanoflagelados applastídicos. Note-se a utilização de escalas diferentes para as Estações Barra e Laguna. s/d: ausência de dados.

ção similar à registada na Estação Laguna (ca. 7x) e exibiu valores superiores de biomassa nanoplânctónica na Primavera e valores mínimos no Outono-Inverno (Fig. 5.1 B). A contribuição relativa dos flagelados aplastídicos para a biomassa nanoplânctónica atingiu valores máximos, geralmente entre 16 e 28%, na Primavera. A contribuição relativa dos dinoflagelados foi superior na Primavera e Outono (8-16%) e a contribuição das diatomáceas foi máxima em Julho 1991 (25%). Os gâmetas masculinos de metazoários apresentaram contribuições máximas, entre 17 e 22% da biomassa nanoplânctónica, em Março 1991 e Março 1992. Porém, na situação de máxima influência costeira, o seu contributo médio ($0,4 \pm 0,2\%$) foi significativamente inferior ($p < 0,001$) e o contributo dos flagelados aplastídicos aumentou para $15,9 \pm 1,9\%$.

No período de Março 1991 a Julho 1992, a biomassa média de microplâncton na Estação Laguna variou entre 4,0 e 669,0 $\mu\text{gC.L}^{-1}$ e apresentou um valor médio de $58,3 \pm 12,9 \mu\text{gC.L}^{-1}$. Este valor foi similar à biomassa média de nanoplâncton e cerca de duas vezes inferior à biomassa de picoplâncton nesta estação. As diatomáceas, dinoflagelados com dimensões iguais ou inferiores a 30 μm e dinoflagelados com dimensões superiores a 30 μm representaram, em média, $73,7 \pm 4,0\%$ (4-99%), $11,9 \pm 1,8$ (0,1-44%) e $14,4 \pm 3,6\%$ (0-80%) da biomassa de microplâncton. A biomassa de microplâncton exibiu valores superiores no Verão, em particular em Julho-Agosto 1991, e valores mínimos no Outono-Inverno (Fig. 5.1 C). Nos períodos de Março 1991 e Agosto 1991, os dinoflagelados superiores a 30 μm , dominados por *Prorocentrum micans* e uma forma gimnodinóide provavelmente tóxica, respectivamente, representaram entre 50 e 80% da biomassa micropelanctónica potencialmente disponível para o protistoplâncton fagotrófico. Com excepção destes períodos, as diatomáceas representaram o componente dominante, com contribuições superiores a 70% e contribuições máximas no Verão (77-99%). A contribuição de dinoflagelados inferiores a 30 μm foi superior nos períodos de Março-Abril 1991 (16-39%) e Outono-Inverno com contribuições geralmente entre 10 e 21% do microplâncton.

Na Estação Barra, a biomassa de microplâncton variou entre 4,0 e 362,0 $\mu\text{gC.L}^{-1}$ e apresentou um valor médio de $50,5 \pm 23,0 \mu\text{gC.L}^{-1}$. Este valor foi superior mas não significativamente distinto das biomassas médias de nanoplâncton e picoplâncton observadas nesta estação e não foi significativamente distinto da biomassa de microplâncton observada na Estação Laguna ($p > 0,05$). As diatomáceas, dinoflagelados com dimensões iguais ou inferiores a 30 μm e dinoflagelados com dimensões superiores a 30 μm representaram, em média, $65,3 \pm 9,0\%$ (5-99%), $8,6 \pm 3,3\%$ (1-42%) e $26,0 \pm 8,3\%$ (0-87%) da biomassa de microplâncton. A variação sazonal da biomassa de microplâncton foi menos ampla que a registada na Estação Laguna (ca. 91x *versus* 167x) e exibiu valores superiores na Primavera (Março 1992 e Maio 1991) e em Setembro 1991 e valores mínimos no Outono-Inverno (Fig. 5.1 C). O período de Novembro-Dezembro 1991, caracterizado por uma situação de convergência costeira

(ver Capítulo III, Fig. 3.7), foi dominado por dinoflagelados superiores a 30 µm (formas gimnodinóides e *Ceratium limulus*), com contribuições relativas entre 76-87%. Com exclusão destes períodos, as diatomáceas representaram o componente dominante com contribuições geralmente superiores a 53% da biomassa do microplâncton e contribuições superiores a 85% em Março-Abril 1991 e Janeiro-Fevereiro 1992. Os dinoflagelados inferiores a 30 µm apresentaram contribuições superiores na Primavera, geralmente entre 15 e 42%.

3.1.2 Abundância, biomassa e composição do protistoplâncton fagotrófico

3.1.2.1 Variabilidade espacial

No período compreendido entre Março de 1991 e Março de 1992, a abundância e biomassa do protistoplâncton fagotrófico na Estação Laguna apresentou valores médios de $3,0 \times 10^6 \pm 0,1 \times 10^6$ células.L⁻¹ e $78,9 \pm 5,2$ µgC.L⁻¹, respectivamente. Na Estação Barra, os valores médios de abundância e biomassa de protistoplâncton fagotrófico foram $1,7 \times 10^6 \pm 0,1 \times 10^6$ células.L⁻¹ e $27,4 \pm 4,9$ µgC.L⁻¹, respectivamente (ver Tabs. V.1 e V.2), e foram significativamente inferiores aos registados na Estação Laguna ($p < 0,0000001$). Os nanoflagelados aplastídicos foram o grupo dominante a nível da abundância de protistoplâncton fagotrófico e apresentaram contributos sistematicamente superiores a 93% e contributos médios de $98,5 \pm 0,1\%$ e $99,1 \pm 0,1\%$ nas Estações Laguna e Barra, respectivamente. Os ciliados foram o grupo dominante a nível da biomassa de protistoplâncton fagotrófico e apresentaram contributos sistematicamente superiores a 37% e contributos médios de $87,8 \pm 0,8\%$ e $80,6 \pm 2,5\%$ nas Estações Laguna e Barra, respectivamente. Os contributos medianos dos nanoflagelados aplastídicos para a abundância ($p < 0,0001$) e biomassa ($p < 0,01$) de protistoplâncton fagotrófico foram significativamente superiores na Estação Barra.

No período compreendido entre Março de 1991 e Março de 1992, a assembleia de nanoflagelados aplastídicos na Estação Laguna apresentou valores médios anuais de abundância, volume celular médio e biomassa de $2,9 \times 10^6 \pm 0,1 \times 10^6$ células.L⁻¹, $8,6 \pm 0,2$ µm³.célula⁻¹ e $5,7 \pm 0,3$ µgC.L⁻¹, respectivamente. Na Estação Barra, os valores médios anuais de abundância, volume celular médio e biomassa de nanoflagelados aplastídicos foram $1,7 \times 10^6 \pm 0,1 \times 10^6$ células.L⁻¹, $8,0 \pm 0,3$ µm³.célula⁻¹ e $2,6 \pm 0,2$ µgC.L⁻¹, respectivamente (ver Tab. V.1). Os valores medianos da abundância e biomassa de nanoflagelados aplastídicos foram significativamente superiores na Estação Laguna e o volume celular não foi significativamente distinto nas duas estações (ver Tabs. V.1 e V.2).

No período referido, os valores médios anuais de abundância, volume celular médio e biomassa de ciliados foram $39,4 \times 10^3 \pm 1,8 \times 10^3$ células.L⁻¹, $20,8 \times 10^3 \pm 1,4 \times 10^3$ µm³.ciliado⁻¹

Tabela V.1 - Valores mínimos e máximos (Março 1991-Julho 1992) e valores medianos (Med.) e médios anuais ($\pm 1SE$; Março 1991-Março 1992) da abundância (Ab, $\times 10^3$ células.L⁻¹ para ciliados e $\times 10^6$ células.L⁻¹ para nanoflagelados applastídicos), volume celular médio (MCV, μm^3 .célula⁻¹ para nanoflagelados applastídicos e $\times 10^3 \mu\text{m}^3$.célula⁻¹ para ciliados) e biomassa (Bio, $\mu\text{gC.L}^{-1}$) do protistoplâncton fagotrófico, das assembleias de nanoflagelados applastídicos (NFA) e ciliados e de grupos específicos de ciliados no interior do sector oeste da Ria Formosa (Estação **Laguna**). Nanoflagelados applastídicos: n=184 e 247; Ciliados: n=168. Legenda - nd: inferior ao nível de detecção; *p*: significância estatística da diferença entre os valores medianos nas Estações Laguna e Barra; ns, diferença não significativa ($p>0,05$); ▲: não inclui contributo de *Mesodinium rubrum*; *: não inclui contributo de dinoflagelados fagotróficos; □: considera volume celular dos tintinídeos idêntico ao volume da lórica.

Grupo / Variável		Min-Max	Média $\pm 1SE$	Med.	<i>p</i> <
Protistopl. Fagotrófico *	Ab	0,8 - 9,2	3,0 \pm 0,1	2,62	0,0000001
	Bio	9,2 - 336,5	78,9 \pm 5,2	61,90	0,0000001
NFA	Ab	0,8 - 9,1	2,9 \pm 0,1	2,62	0,0000001
	MCV	3,8 - 20,4	8,6 \pm 0,2	7,94	ns
	Bio	0,9 - 22,3	5,7 \pm 0,3	4,41	0,0000001
Ciliados	Ab	7,2 - 138,3	39,4 \pm 1,8	32,88	0,0000001
	MCV□	11,3 - 101,8	20,8 \pm 1,4	14,5	ns
	Bio	6,1 - 329,9	73,2 \pm 5,1	55,11	0,0000001
Ciliados ▲	Ab	5,3 - 85,6	31,6 \pm 1,3	28,80	0,0000001
	Bio	1,9 - 327,9	68,5 \pm 5,0	48,92	0,0000001
Tintinídeos	Ab	0,6 - 48,3	7,2 \pm 0,6	4,46	0,0000001
	Bio	1,2 - 252,8	32,4 \pm 3,2	16,93	0,0000001
<i>Tintinnopsis cf. rotundata</i>	Ab	nd - 36,1	5,3 \pm 0,4	3,36	0,00001
	Bio	nd - 221,1	26,9 \pm 2,8	13,55	0,00001
Aloricados ▲	Ab	3,6 - 76,8	24,4 \pm 1,2	20,37	0,0000001
	Bio	0,6 - 220,2	36,1 \pm 2,9	24,92	0,0000001
Aloricados < 20 μm ▲	Ab	nd - 57,5	14,0 \pm 1,0	10,15	0,0000001
	Bio	nd - 29,3	3,2 \pm 0,3	3,16	0,0000001
Aloricados > 20 μm ▲	Ab	nd - 51,7	10,4 \pm 0,7	7,92	0,0000001
	Bio	nd - 219,2	33,0 \pm 2,9	18,58	0,001
Mixotróficos ▲	Ab	nd - 49,5	8,6 \pm 0,8	5,55	0,0000001
	Bio	nd - 219,6	21,4 \pm 2,3	9,88	0,0001
<i>Mesodinium rubrum</i>	Ab	nd - 73,6	7,6 \pm 0,9	2,70	0,0001
	Bio	nd - 42,0	4,6 \pm 0,5	1,41	0,0001

e $73,2 \pm 5,1 \mu\text{gC.L}^{-1}$ na Estação Laguna e $12,4 \times 10^3 \pm 1,1 \times 10^3$ células.L⁻¹, $29,3 \times 10^3 \pm 6,7 \times 10^3 \mu\text{m}^3$.ciliado⁻¹ e $24,6 \pm 5,0 \mu\text{gC.L}^{-1}$ na Estação Barra (ver Tabs. V.1 e V.2). As estimativas do volume celular médio dos ciliados consideraram o volume dos tintinídeos idêntico ao volume da lórica. Os valores medianos da abundância e biomassa de ciliados foram significativamente superiores na Estação Laguna ($p<0,0000001$) e o volume celular não foi significativamente distinto nas duas estações ($p>0,05$). A análise em microscopia de epifluorescência, coadjuvada pela observação em

microscopia de inversão, permitiu a classificação dos ciliados em vários *taxa*, alguns dos quais com vários morfotipos distintos. A abundância e biomassa de diferentes grupos de ciliados nas Estações Laguna e Barra apresentaram igualmente diferenças acentuadas. A abundância e biomassa de ciliados mixotróficos, *Mesodinium rubrum*, tintinídeos, ciliados aloricados e nanociliados aloricados foram significativamente superiores na Estação Laguna ver Tabs. V.1 e V.2). Porém, a diferença entre as duas estações foi inferior no caso da biomassa de microciliados aloricados ($p < 0,001$; ver Tabs. V.1 e V.2).

Tabela V.2 - Valores mínimos e máximos (Março 1991-Julho 1992) e valores medianos (Med.) e médios anuais ($\pm 1SE$; Março 1991-Março 1992) da abundância (Ab, $\times 10^3$ células.L⁻¹ para ciliados e $\times 10^6$ células.L⁻¹ para nanoflagelados applastídicos), volume celular médio (MCV, μm^3 .célula⁻¹ para nanoflagelados applastídicos e $\times 10^3 \mu\text{m}^3$.célula⁻¹ para ciliados) e biomassa (Bio, $\mu\text{gC.L}^{-1}$) do protistoplâncton fagotrófico, das assembleias de nanoflagelados applastídicos (NFA) e ciliados e de grupos específicos de ciliados no interior do sector oeste da Ria Formosa (Estação Barra). Nanoflagelados applastídicos: n=48 e 60; Ciliados: n=48. Legenda - nd: inferior ao nível de detecção; *p*: significância estatística da diferença entre os valores medianos nas Estações Laguna e Barra; ns, diferença não significativa ($p > 0,05$); ▲: não inclui contributo de *Mesodinium rubrum*; *: não inclui contributo de dinoflagelados fagotróficos; □: considera volume celular dos tintinídeos idêntico ao volume da lóricas.

Grupo / Variável		Min-Max	Média $\pm 1SE$	Med.	<i>p</i>
Protistop. fagotrófico*	Ab	0,5 - 4,4	1,7 \pm 0,1	1,46	0,0000001
	Bio	4,4 - 149,2	27,4 \pm 4,9	17,00	0,0000001
NFA	Ab	0,5 - 4,4	1,6 \pm 0,1	1,42	0,0000001
	MCV	4,1 - 14,5	8,0 \pm 0,3	7,85	ns
	Bio	0,8 - 10,3	2,6 \pm 0,2	2,44	0,0000001
Ciliados	Ab	1,5 - 27,9	12,4 \pm 1,1	9,75	0,0000001
	MCV□	4,2 - 209,5	29,3 \pm 6,7	14,6	ns
	Bio	1,8 - 148,2	24,6 \pm 5,0	14,04	0,0000001
Ciliados ▲	Ab	1,5 - 27,9	11,0 \pm 1,0	8,83	0,0000001
	Bio	1,8 - 148,2	23,9 \pm 5,0	12,46	0,0000001
Tintinídeos	Ab	nd - 9,8	1,7 \pm 0,3	1,11	0,0000001
	Bio	nd - 65,1	7,7 \pm 2,1	3,61	0,0000001
Aloricados ▲	Ab	1,5 - 23,3	9,4 \pm 0,9	7,92	0,0000001
	Bio	0,5 - 124,8	16,2 \pm 3,7	7,13	0,0000001
Aloricados < 20 μm ▲	Ab	0,7 - 17,4	4,7 \pm 0,6	3,88	0,0000001
	Bio	0,05 - 4,2	1,1 \pm 0,2	0,73	0,0000001
Aloricados > 20 μm ▲	Ab	nd - 12,7	4,8 \pm 0,5	4,15	0,0000001
	Bio	nd - 124,1	15,1 \pm 3,7	6,16	0,001
Mixotróficos ▲	Ab	nd - 8,4	2,0 \pm 0,3	1,44	0,0000001
	Bio	nd - 35,8	5,8 \pm 1,4	2,15	0,0001
<i>Mesodinium rubrum</i>	Ab	nd - 6,3	1,4 \pm 0,3	0,82	0,0001
	Bio	nd - 4,0	0,7 \pm 0,2	0,39	0,0001

A nível de abundância, os ciliados aloricados nanoplanctónicos (35-37%) e microplanctónicos (30-40%) apresentaram contribuições médias similares e foram as formas mais importantes nas Estações Laguna e Barra (ver Fig. 5.2). Estes grupos foram dominados por formas pertencentes à Ordem Oligotrichida (*Strombidium* spp.) e à Ordem Choreotrichida (*Strombilidium*, *Strombidinopsis*). No interior da Ria, o contributo relativo de *Strombidium* cf. *oculatum*, que representou 13% e 21% da abundância e biomassa totais, respectivamente, foi particularmente elevado. Na Esta-

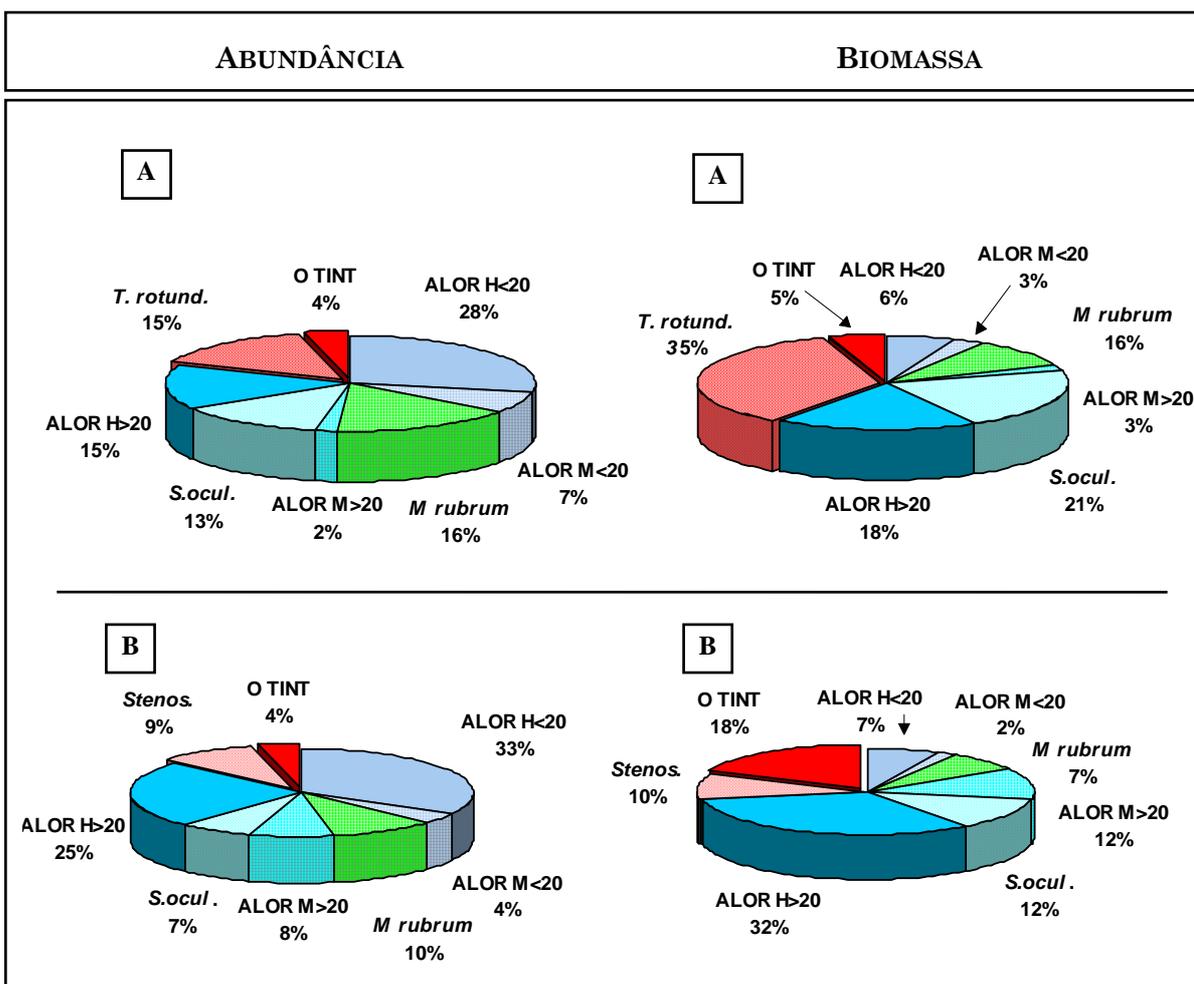


Figura 5.2 - Contribuição percentual média de vários grupos taxonómicos e/ou morfológicos para a abundância (coluna esquerda) e biomassa (coluna direita) de ciliados no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março 1991 a Março 1992. Legenda: Vermelho: tintinídeos; verde: *Mesodinium rubrum*; azul: outros ciliados aloricados; padrão quadriculado: ciliados mixotróficos com exclusão de *M. rubrum* e *Strombidium* cf. *oculatum*; ALOR H<20: ciliados aloricados heterotróficos inferiores a 20 µm; ALOR M<20: ciliados aloricados mixotróficos inferiores a 20 µm; ALOR H>20: ciliados aloricados heterotróficos superiores a 20 µm; ALOR M>20: ciliados aloricados mixotróficos superiores a 20 µm com exclusão de *Strombidium* cf. *oculatum*; *S.ocul.*: *Strombidium* cf. *oculatum*; *Stenos.*: *Stenosemella* spp.; O TINT: outros tintinídeos; *T.rotund.*: *Tintinnopsis* cf. *rotundata*.

ção Barra, a observação das espécies mixotróficas *Laboea strobila* e *Tontonia appendiculariformis*, pertencentes à Ordem Oligotrichida, foi mais frequente. Os ciliados aloricados com características similares aos géneros *Cyclidium*, *Uronema*, pertencentes à Ordem Scuticociliatida, e aos géneros *Urotricha* e *Didinium*, pertencentes à Ordem Prorodontida, representaram, em média, 19% e 37% da abundância de ciliados aloricados nas Estações Laguna e Barra, respectivamente. Os tintinídeos, dominados pelas espécies microplanctónicas *Tintinnopsis* cf. *rotundata* na Estação Laguna e *Stenosemella* spp. na Estação Barra, representaram em média 19 e 13% da abundância de ciliados. *Mesodinium rubrum* apresentou um contributo médio entre 10 e 16% da abundância de ciliados nas Estações Laguna e Barra, respectivamente. Os ciliados mixotróficos com exclusão de *M. rubrum* representaram, em média, 22% e 19% da abundância de ciliados nas Estações Laguna e Barra, respectivamente.

A nível da biomassa, os tintinídeos e os ciliados aloricados microplanctónicos foram os grupos dominantes na Estação Laguna, com contribuições médias entre 40 e 41%. Na Estação Barra, os ciliados aloricados microplanctónicos representaram o grupo dominante, com uma contribuição média de 56% e os tintinídeos apresentaram um contributo inferior (28%). Os ciliados mixotróficos com exclusão de *M. rubrum* representaram, em média, 27% e 26% da biomassa de ciliados nas Estações Laguna e Barra, respectivamente. A contribuição relativa dos tintinídeos para a abundância e biomassa totais de ciliados foi significativamente superior na Estação Laguna ($p < 0,01$) enquanto a contribuição de ciliados aloricados ($p < 0,01$), em particular a contribuição de ciliados aloricados microplanctónicos ($p < 0,001$), foi significativamente superior na Estação Barra (ver Fig. 5.2).

A abundância relativamente reduzida de dinoflagelados heterotróficos impediu a sua análise quantitativa. Porém, no decorrer deste estudo, foram observados diferentes espécies ou tipos morfológicos de dinoflagelados com e sem armadura. De uma forma geral, os valores máximos de abundância e biomassa destas formas foram inferiores aos valores associados aos ciliados.

3.1.2.2 Variabilidade tidal

No período de Março 1991 a Março 1992, os coeficientes médios de variação semi-diurna (CV_{s-d}) da abundância e biomassa totais de nanoflagelados applastídicos e ciliados variaram, em ambas estações, entre 26,1 e 56,1%. Os nanoflagelados applastídicos apresentaram valores médios de CV_{s-d} inferiores, geralmente entre 26 e 35%. No caso dos ciliados, as formas aloricadas nanoplanctónicas apresentaram valores de CV_{s-d} inferiores a 60% e as formas microplanctónicas, aloricadas ou com lórica,

Mesodinium rubrum e os ciliados mixotróficos apresentaram valores médios de CV_{s-d} superiores, entre 65% e 127% (ver Tab. V.3).

Tabela V.3 - Valores médio ($\pm 1SE$), mínimo e máximo (entre parêntesis) dos coeficientes de variação semi-diurna (CV_{s-d}) e sazonal (CV_{saz}) da abundância (Ab) e biomassa (Bio) das assembleias de nanoflagelados applastídicos (NFA) e ciliados (CIL) e da abundância de diversos grupos de ciliados no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra). Legenda - ALOR: ciliados aloricados; CIL: ciliados; MIXO: ciliados mixotróficos; *M.rubr.*: *Mesodinium rubrum*; NFA: nanoflagelados applastídicos; TIN: tintinídeos. * não inclui *Mesodinium rubrum*. O asterisco indica valores medianos de CV_{saz} significativamente superiores a CV_{s-d} para $p < 0,05$ (*) e $p < 0,01$ (**); ns: indica valores medianos de CV_{saz} e CV_{s-d} não significativamente distintos.

Variável	Estação	CV_{s-d} (%)	CV_{saz} (%)	
NFA.Ab	Laguna	27,8 \pm 2,0 (1,6-74,3)	48,0 \pm 2,5 (41,0-51,8)	**
	Barra	26,1 \pm 4,2 (6,3-50,4)	50,9 \pm 10,0 (26,8-73,7)	*
NFA.Bio	Laguna	32,5 \pm 2,4 (6,5-78,5)	61,6 \pm 2,9 (54,8-68,7)	**
	Barra	34,6 \pm 5,5 (13,3-67,5)	52,0 \pm 11,6 (36,1-86,3)	ns
CIL.Ab*	Laguna	44,4 \pm 2,8 (12,5-87,3)	55,4 \pm 3,3 (48,9-64,4)	ns
	Barra	44,0 \pm 3,2 (28,5-61,4)	58,9 \pm 7,5 (39,2-72,8)	ns
CIL.Bio*	Laguna	56,1 \pm 4,3 (8,4-129,0)	93,2 \pm 8,1 (79,5-114,8)	**
	Barra	55,4 \pm 9,2 (18,1-106,1)	109,4 \pm 17,6 (60,5-142,5)	*
TINT	Laguna	66,3 \pm 4,2 (0,5-117,4)	102,8 \pm 5,6 (92,8-117,9)	**
	Barra	69,1 \pm 10,6 (20,5-128,5)	86,0 \pm 9,2 (67,0-106,4)	ns
ALOR <20 μ m	Laguna	59,2 \pm 4,6 (7,0-114,8)	92,5 \pm 7,1 (78,8-106,7)	*
	Barra	60,5 \pm 7,0 (32,0-96,7)	78,9 \pm 6,8 (61,5-90,0)	ns
ALOR >20 μ m	Laguna	64,0 \pm 4,2 (8,0-123,8)	82,1 \pm 5,5 (72,2-97,5)	ns
	Barra	57,5 \pm 7,0 (31,7-102,9)	74,0 \pm 11,0 (44,7-98,0)	ns
<i>M.rubr.</i>	Laguna	88,9 \pm 7,1 (19,4-200,0)	138,0 \pm 9,1 (114,2-157,2)	*
	Barra	84,0 \pm 23,4 (15,1-200,0)	120,4 \pm 6,3 (102,3-131,6)	ns
MIXO	Laguna	127,3 \pm 9,0 (22,5-200,0)	160,9 \pm 26,4 (118,7-235,1)	ns
	Barra	122,8 \pm 16,0 (62,8-200,0)	157,1 \pm 32,0 (106,9-250,0)	ns

Na Estação Laguna, apesar de alguns grupos de protistas fagotróficos apresentarem uma variabilidade semi-diurna notória (ver valores máximos de CV_{s-d} na Tab. V.3), os valores medianos do coeficiente de variação semi-diurna (CV_{s-d}) foram significativamente inferiores ou idênticos aos valores medianos do coeficiente de variação sazonal, CV_{saz} . No caso da abundância e biomassa de nanoflagelados applastídicos, biomassa de

ciliados e abundância de tintinídeos, ciliados aloricados nanoplanctônicos e *Mesodinium rubrum*, os valores medianos de CV_{s-d} foram significativamente inferiores aos valores medianos de CV_{saz} . Porém, no caso da abundância de ciliados, ciliados aloricados microplanctônicos e ciliados mixotróficos, os valores medianos de CV_{s-d} e CV_{saz} não foram significativamente distintos ($p>0,05$, ver Tab. V.3). Na Estação Barra, com exceção da abundância de nanoflagelados applastídicos e biomassa de ciliados, cuja variação global foi mais intensa a nível sazonal, as restantes variáveis apresentaram valores medianos de CV_{s-d} e CV_{saz} não significativamente distintos ($p>0,05$, ver Tab. V.3). Assim, a nível global, a variabilidade sazonal foi mais intensa que a variabilidade tidal semi-diurna na Estação Laguna mas apenas para alguns grupos de ciliados.

De uma forma geral, a análise da variabilidade tidal semi-diurna na Estação Laguna destacou a situação de baixa-mar. A abundância e biomassa de ciliados e de microciliados aloricados ($p<0,05$) e a biomassa de nanociliados aloricados ($p<0,01$), superiores na Estação Laguna relativamente à Estação Barra, foram significativamente inferiores em situação de baixa-mar relativamente às restantes fases de maré. Estas variáveis não foram significativamente distintas nas situações de meia-enchente, preia-mar e meia-vazante ($p>0,05$). *Mesodinium rubrum*, mais abundante na Estação Laguna, apresentou valores de abundância e biomassa significativamente superiores em situação de preia-mar e não significativamente distintos nas restantes situações de maré avaliadas ($p<0,01$). No caso dos nanoflagelados applastídicos, tintinídeos, ciliados mixotróficos e abundância de nanociliados aloricados, não se registaram diferenças significativas entre as situações de baixa-mar, meia-enchente, preia-mar e meia-vazante ($p>0,05$). Porém, as situações de baixa-mar e enchente apresentaram valores medianos geralmente inferiores às situações de preia-mar e vazante.

Quando comparada com a Estação Laguna, a Estação Barra revelou uma menor diferenciação ao longo do ciclo semi-diurno de maré. De facto, a abundância e biomassa de nanoflagelados applastídicos, ciliados, tintinídeos, nanociliados aloricados, microciliados aloricados, *Mesodinium rubrum* e de ciliados mixotróficos não foram significativamente distintos ($p>0,05$) nas situações de baixa-mar, meia-enchente, preia-mar e meia-vazante ($p>0,05$). Porém, a situação de preia-mar apresentou valores medianos geralmente superiores às restantes situações avaliadas (ver Fig. 5.7).

Na Estação Laguna, a amostragem mais frequente permitiu investigar a variabilidade das assembleias de protistas fagotróficos ao longo do ciclo quinzenal de maré. A abundância e biomassa de ciliados, tintinídeos, nanociliados aloricados, microciliados aloricados e *Mesodinium rubrum* e a biomassa de nanoflagelados applastídicos não se relacionaram de forma significativa com a amplitude de maré ($p>0,05$) e não foram

significativamente distintos em ciclos de maré com amplitude igual ou inferior a 2 m e ciclos de maré com amplitude superior a 2 m ($p > 0,05$). Porém, a amplitude de maré relacionou-se negativa e significativamente com a taxa de crescimento líquido de *M. rubrum* ($p < 0,001$) e positiva e significativamente com a abundância de nanoflagelados applastídicos ($p < 0,05$).

3.1.2.3 Variabilidade sazonal

3.1.2.3.1 Abundância e biomassa de protistoplâncton fagotrófico

No período de Março 1991 a Março 1992, a abundância de protistoplâncton fagotrófico na Estação Laguna variou entre $0,8 \times 10^6$ e $9,2 \times 10^6$ células.L⁻¹ e exibiu valores máximos no final da Primavera e valores mínimos no Verão, reflexo da variabilidade dos nanoflagelados applastídicos. De facto, este grupo representou entre 93,3 e 99,8% da abundância de protistoplâncton fagotrófico. A biomassa de protistoplâncton fagotrófico variou entre 9,2 e 336,5 µgC.L⁻¹ e apresentou valores máximos na Primavera. Os ciliados representaram entre 41,7 e 99,0% da biomassa de protistoplâncton fagotrófico e o seu contributo foi inferior a 80% em apenas 10% das ocasiões amostradas. O padrão unimodal referido foi observado em todas as situações de maré avaliadas (ver Fig. 5.3 A). Contudo, na Primavera, em particular entre Maio e Junho 1991, ocorreram flutuações frequentes e de grande amplitude, tendo sido registados neste período os valores máximos e mínimos absolutos (Fig. 5.3 A).

Os dinoflagelados heterotróficos, não incluídos nas estimativas de abundância e biomassa de protistoplâncton fagotrófico, apresentaram uma abundância extremamente elevada em 25 Setembro e 1 Outubro 1991 na Estação Laguna. Neste período, dinoflagelados heterotróficos associados ao grupo *Diplopsalis* (ver Dodge, 1982) apresentaram valores de abundância entre 53,5 e $109,3 \times 10^3$ células.L⁻¹. A estimativa do conteúdo em carbono por célula baseada no volume celular e na aplicação do modelo alométrico de Menden-Deur & Lessard (2000), indicou valores de biomassa entre 228,8 e 244,0 µgC.L⁻¹. Assim, nas duas datas referidas, a biomassa de protistoplâncton fagotrófico na Estação Laguna foi superior à apresentada na Figura 5.2 A.

No período de Março 1991 a Julho 1992, a abundância de protistoplâncton fagotrófico na Estação Barra variou entre $0,5 \times 10^6$ e $4,4 \times 10^6$ células.L⁻¹ e exibiu valores máximos no Verão, em particular em Julho e Setembro 1991, e valores inferiores e pouco variáveis no restante período do ciclo anual. As situações de baixa-mar e vazante apresentaram uma amplitude de variação notoriamente inferior às situações de maior influência costeira (ver Fig. 5.3 B). Este ciclo reflectiu a variabilidade dos nano-flagelados applastídicos que representaram entre 96,7 e 99,8% da abundância de protistoplâncton

fagotrófico. A biomassa de protistoplâncton fagotrófico reflectiu a variabilidade dos ciliados e variou entre 4,4 e 149,2 $\mu\text{gC.L}^{-1}$, com valores máximos na Primavera, em particular nas situações de preia-mar e enchente, e valores mínimos no Outono-Inverno (ver Fig. 5.3 B). Os ciliados representaram entre 37,1 e 99,4% da biomassa de protistoplâncton fagotrófico e o seu contributo foi inferior a 70% em apenas 25% das ocasiões amostradas.

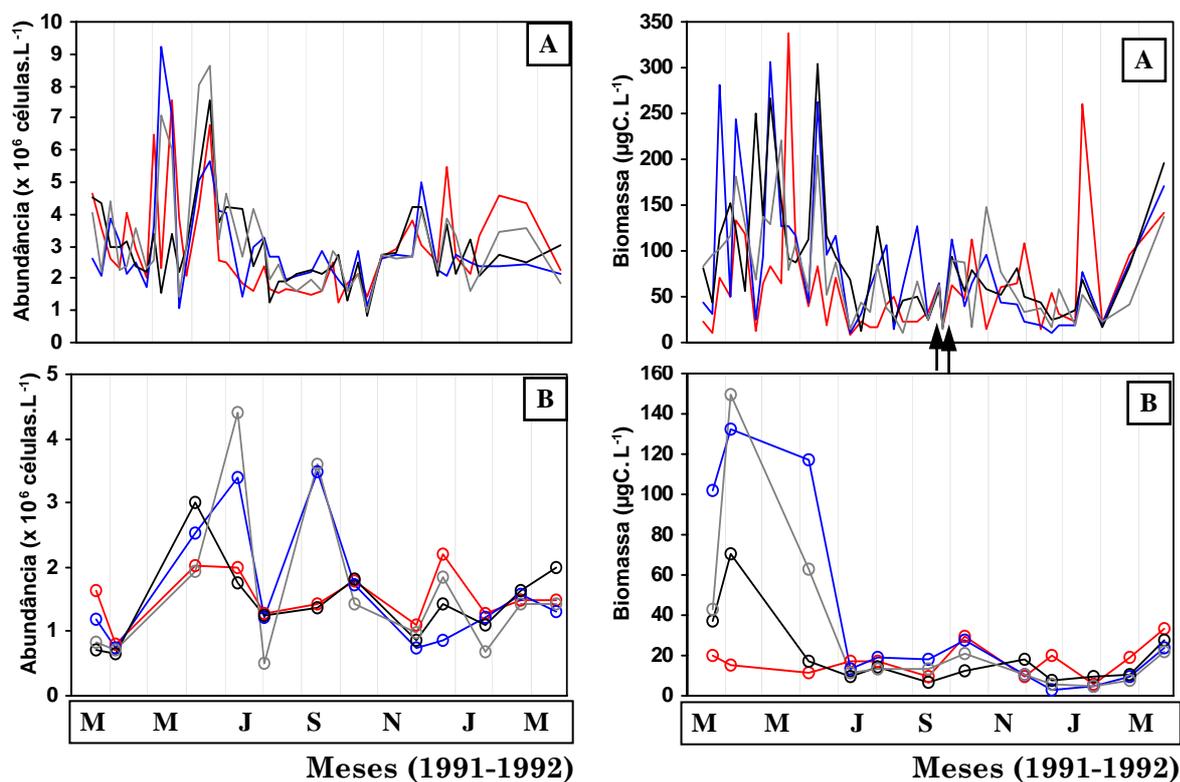


Figura 5.3 - Variação da abundância (coluna esquerda) e biomassa (coluna direita) do protistoplâncton fagotrófico (com exclusão de dinoflagelados) no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março de 1991 a Março de 1992, em baixa-mar (—), preia-mar (—), meia-enchente (—) e meia-vazante (—). As setas assinalam datas de elevada concentração de dinoflagelados heterotróficos do grupo *Diplopsalis*.

3.1.2.3.2 Abundância e biomassa de nanoflagelados aplastídicos

No período de Março 1991 a Julho 1992, a abundância e biomassa de nanoflagelados aplastídicos na Estação Laguna variaram entre $0,8 \times 10^6$ e $9,1 \times 10^6$ células.L⁻¹ e entre 0,9 e 22,3 $\mu\text{gC.L}^{-1}$, respectivamente, e apresentaram valores máximos na Primavera e mínimos no Verão. Este padrão foi observado em todas as situações de maré avaliadas (Fig. 5.4 A). Contudo, na Primavera, em particular entre Maio e Junho 1991, ocorreram flutuações frequentes e de grande amplitude, tendo sido registados neste período os valores máximos e valores próximos dos mínimos absolutos. Esta variabilidade inter-semanal intensa ocorreu também no caso dos nanoflagelados plastídicos (ver Capítulo

III, Fig. 3.22 A). O volume celular médio da assembleia de nanoflagelados applastídicos na Estação Laguna variou entre 3,8 e 20,4 $\mu\text{m}^3\cdot\text{célula}^{-1}$ e não apresentou uma variação sazonal significativa ($p>0,05$, Fig. 5.4 A).

As relações entre a abundância de nanoflagelados applastídicos na Estação Laguna e a abundância de bacterioplâncton heterotrófico ($p<0,01$), biomassa de bacterioplâncton heterotrófico e a biomassa total do picoplâncton ($p<0,05$) foram negativas e significativas. Na totalidade do período avaliado e, em particular, na Primavera 1991, os flagelados applastídicos e o bacterioplâncton heterotrófico apresentaram oscilações desfasadas (ver Capítulo IV, Fig. 4.3 B). No Verão, período de máxima disponibilidade de picoplâncton heterotrófico e autotrófico, a abundância de nanoflagelados applastídicos foi mínima. No período de aumento da abundância de nanoflagelados applastídicos, a partir de Outubro, a disponibilidade de picoplâncton diminuiu (ver Fig. 5.1 A). Relativamente às relações entre os nanoflagelados plastídicos e os ciliados, potenciais predadores, apenas a relação com a abundância de ciliados aloricados microplanctónicos foi positiva e significativa ($p<0,05$). No período de Primavera, a oscilação desfasada entre os nanoflagelados applastídicos e os microciliados aloricados foi particularmente ampla (ver Fig. 5.5).

No período de Março 1991 a Junho 1992, a abundância e biomassa de nanoflagelados applastídicos na Estação Barra variaram entre $0,5\times 10^6$ e $4,4\times 10^6$ células. L^{-1} e 0,8 e 10,3 $\mu\text{gC}\cdot L^{-1}$, respectivamente. As situações de baixa-mar e meia-vazante apresentaram valores máximos na Primavera, em particular em 1992. Em situação de maior influência costeira (preia-mar e meia-enchente) observaram-se valores elevados no Verão, em particular em Julho e Setembro 1991, e um aumento notório entre Março e Junho 1992, igualmente observado nas restantes fases de maré (ver Fig. 5.4 B). O volume celular médio da assembleia de nanoflagelados applastídicos na Estação Barra variou entre 4,1 e 14,5 $\mu\text{m}^3\cdot\text{célula}^{-1}$ e não apresentou uma variação sazonal significativa ($p>0,05$).

As relações entre a temperatura e a abundância ($p<0,001$) e biomassa de nanoflagelados applastídicos na Estação Barra ($p<0,01$) e entre a abundância de picofitoplâncton eucariótico e a abundância de nanoflagelados applastídicos ($p<0,05$) foram positivas e significativas. Contudo, quando consideradas apenas as situações de maior influência costeira (preia-mar e enchente), apenas as relações entre a temperatura e a biomassa ($p<0,01$) e abundância ($p<0,001$) de nanoflagelados applastídicos foram significativas. Apesar da inexistência de relações significativas entre os nanoflagelados applastídicos e o picoplâncton heterotrófico e autotrófico em situação de máxima influência costeira, é interessante enfatizar que fases de acentuado crescimento líquido dos nanoflagelados applastídicos coincidiram com fases de estabilização (Junho-Julho 1991, Agosto-Setembro 1991) ou declínio de *Synechococcus* (Maio 1992-Junho 1992). Abundâncias de

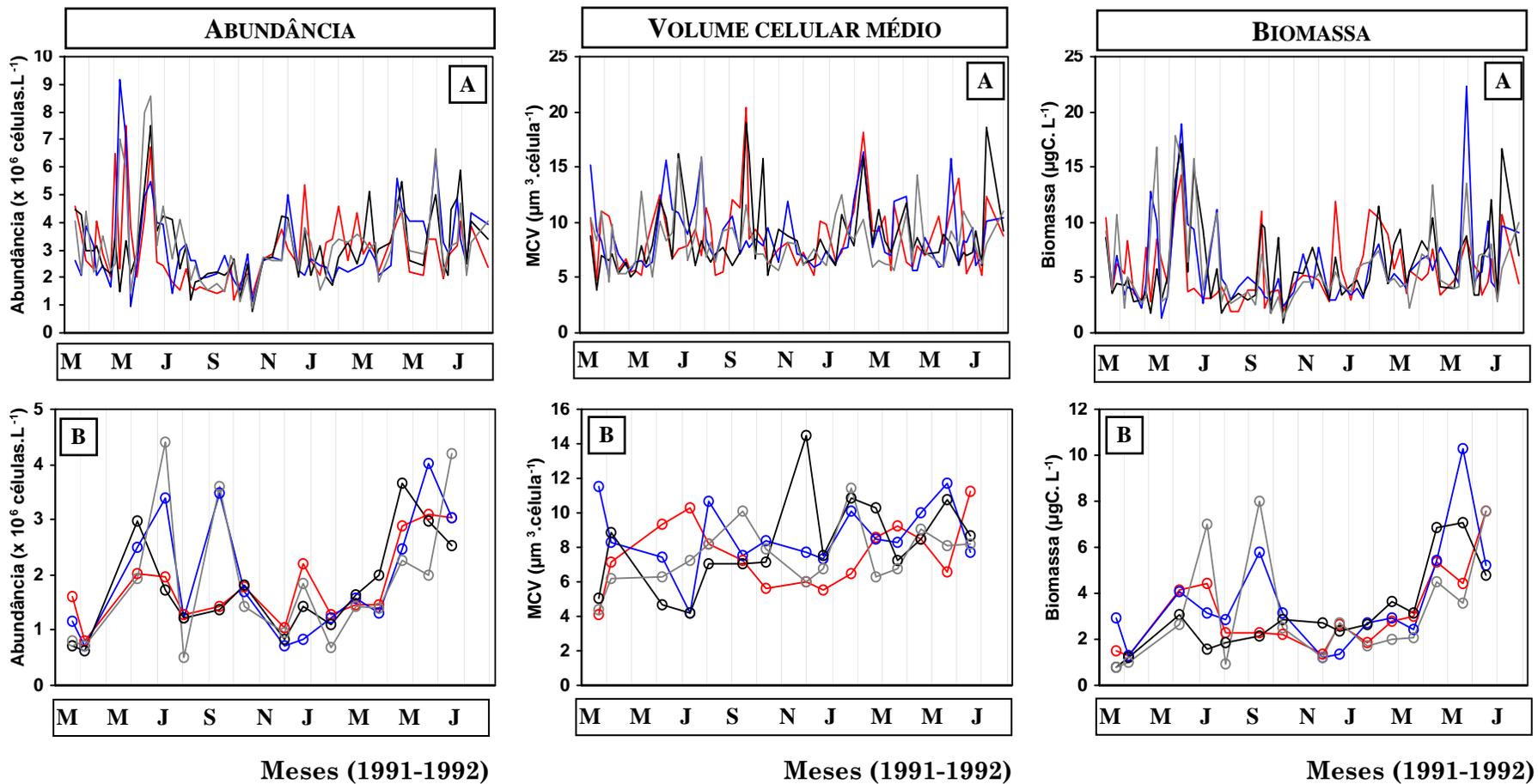


Figura 5.4 - Variação da abundância ($\times 10^6$ células. L^{-1} ; coluna esquerda), volume celular médio (μm^3 .célula $^{-1}$; coluna intermédia) e biomassa ($\mu gC.L^{-1}$; coluna direita) da assembleia de nanoflagelados applastídicos no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março de 1991 a Junho/Julho de 1992, em baixa-mar (---), preia-mar (---), meia-enchente (—) e meia-vazante (—).

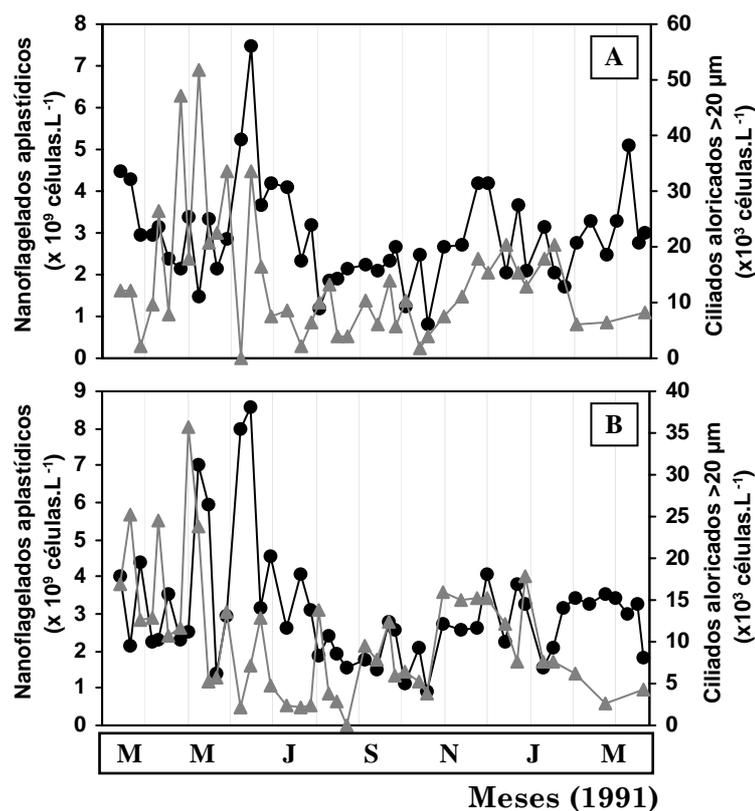


Figura 5.5 - Variação da abundância de nanoflagelados applastídicos (●, em $\times 10^6$ células.L⁻¹) e de ciliados aloricados com dimensões superiores a 20 μm (▲, em $\times 10^3$ células.L⁻¹) no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) no período de Março 1991 a Março 1992, em situação de meia-vazante (A) e meia-enchente (B).

flagelados applastídicos relativamente reduzidas, inferiores a $2,0 \times 10^6$ células.L⁻¹, coincidiram com abundâncias elevadas de *Synechococcus*, superiores a 25×10^6 células.L⁻¹ (ver Capítulo III, Fig. 3.20). De facto, a observação microscópica evidenciou uma elevada proporção de nanoflagelados applastídicos com *Synechococcus* no interior de vacúolos digestivos na Estação Barra. De uma forma geral, abundâncias elevadas de nanoflagelados applastídicos coincidiram com abundâncias de bacterioplâncton heterotrófico relativamente reduzidas, em particular no Verão (ver Capítulo IV, Fig. 4.2 A). As relações entre os nanoflagelados applastídicos e as restantes variáveis analisadas não foram significativas ($p > 0,05$).

3.1.2.3.3 Abundância e biomassa de ciliados

No período de Março 1991 a Março 1992, a abundância e biomassa de ciliados na Estação Laguna, com exclusão da espécie mixotrófica obrigatória *Mesodinium rubrum*, variaram entre $75,3 \times 10^3$ e $85,6 \times 10^3$ células.L⁻¹ e 1,9 e $327,9 \mu\text{gC.L}^{-1}$, respectivamente, e apresentaram valores máximos na Primavera e valores inferiores no Verão e Outono-Inverno, em particular a nível da biomassa. No geral, este padrão foi observado em

todas as situações de maré avaliadas embora de forma menos notória em baixa-mar (Fig. 5.6 A). Contudo, na Primavera, ocorreram flutuações frequentes e de grande amplitude, tendo sido registados neste período os valores máximos e mínimos absolutos. Esta variabilidade inter-semanal intensa ocorreu também no caso dos nanoflagelados aplastídicos (ver Fig. 5.4 A) e plastídicos (ver Capítulo III, Fig. 3.22 A). O volume celular médio dos ciliados na Estação Laguna variou entre $1,1 \times 10^3$ e $101,8 \times 10^3 \mu\text{m}^3 \cdot \text{ciliado}^{-1}$ (ca. 100x; ver Fig. 5.6 A) e apresentou valores máximos, mas bastante variáveis, na Primavera. Este padrão foi fortemente condicionado pela variabilidade dos tintinídeos, dominados por *Tintinnopsis* cf. *rotundata*, e dos microciliados aloricados.

No período de Março 1991 a Março 1992, a abundância de ciliados (com exclusão de *M. rubrum*) na Estação Laguna correlacionou-se positiva e significativamente com a temperatura, abundância e biomassa de picofitoplâncton eucariótico ($p < 0,05$), flagelados plastídicos, criptofíceas e com a biomassa total de nanoplâncton ($p < 0,01$). A biomassa de ciliados (com exclusão de *Mesodinium rubrum*) correlacionou-se negativa e significativamente com a abundância e biomassa de diatomáceas pinuladas nanoplanctónicas ($p < 0,05$), dinoflagelados plastídicos e *Prorocentrum triestinum* ($p < 0,01$) correlacionou-se positiva e muito fortemente com a biomassa de flagelados plastídicos e de criptofíceas ($p < 0,0000001$).

Na Estação Barra, a abundância de ciliados variou entre $1,5 \times 10^3$ e $27,9 \times 10^3$ células.L⁻¹ e apresentou valores máximos na Primavera. Nas situações de preia-mar e enchente, os máximos absolutos, observados em Março 1991, coincidiram com um “bloom” de fitoplâncton (ver Cap 3, Fig. 3.31 B) dominado pela diatomácea microplanctónica *Guinardia striata*. A biomassa de ciliados variou entre 1,8 e 148,2 $\mu\text{gC} \cdot \text{L}^{-1}$ e apresentou máximos notórios na Primavera, em particular nas situações de preia-mar e enchente. Com excepção de um máximo de abundância registado em Outubro 1991, em situação de preia-mar, os valores de abundância e biomassa no período de Outono-Inverno foram relativamente reduzidos, em particular nos meses de Dezembro 1991 e Janeiro 1992 (ver Fig. 5.6 B). O volume celular médio dos ciliados na Estação Barra variou entre $4,2 \times 10^3$ e $209,5 \times 10^3 \mu\text{m}^3 \cdot \text{ciliado}^{-1}$ (ca. 50x; ver Fig. 5.6 B) e apresentou valores máximos em Abril e Junho 1991, em particular nas situações de preia-mar e enchente, associados a uma elevada contribuição de tintinídeos, dominados por *Favella* sp.. A abundância e biomassa de ciliados (com exclusão de *M. rubrum*) na Estação Barra correlacionaram-se positiva e significativamente com a biomassa de dinoflagelados e com a biomassa de gimnodinóides com dimensões entre 10 μm e 35 μm ($p < 0,01$). Quando consideradas apenas as situações de maior influência costeira (preia-mar e enchente), estas relações foram igualmente positivas e significativas ($p < 0,01$).

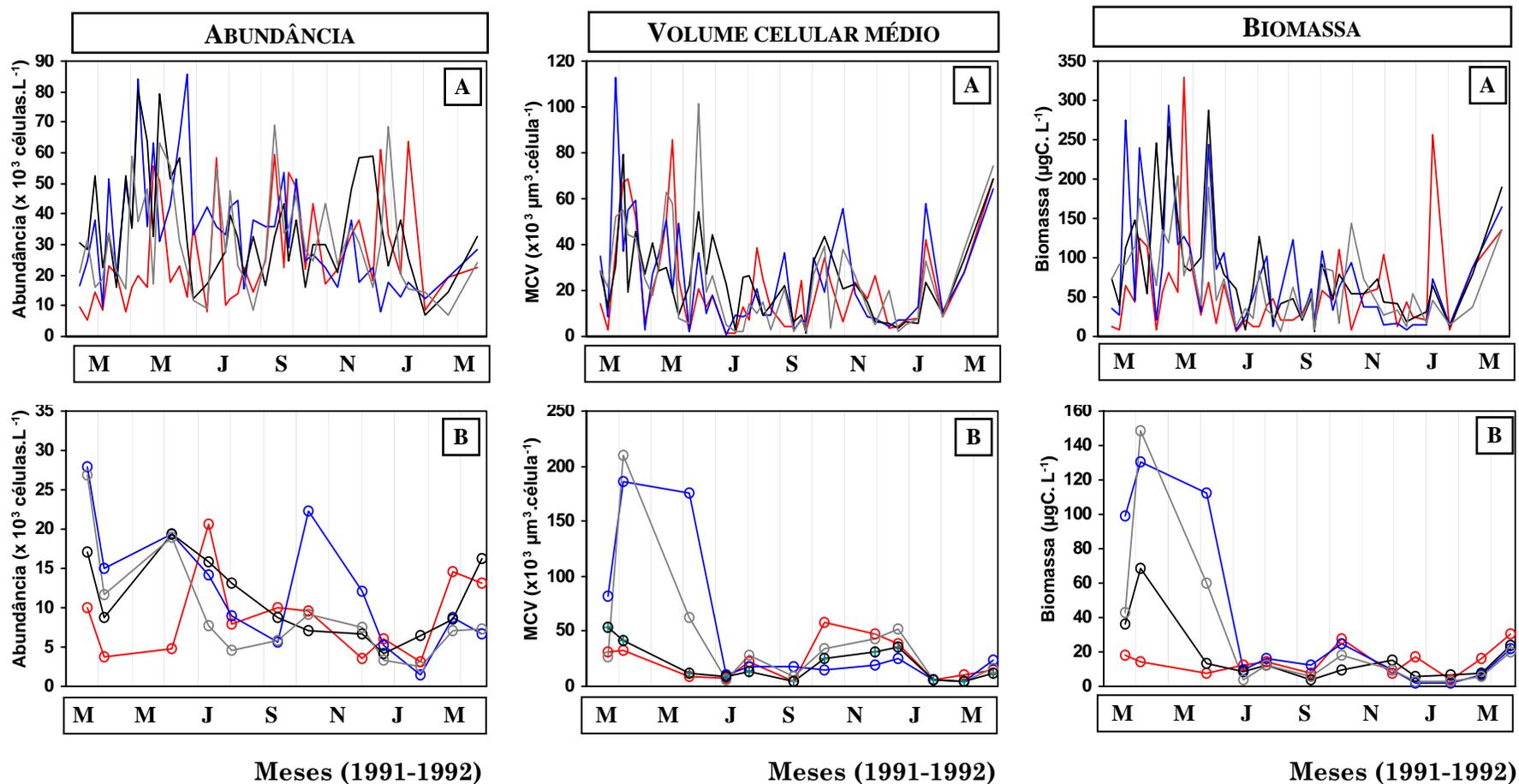


Figura 5.6 - Variação da abundância ($\times 10^3$ células. L^{-1} ; coluna esquerda), volume celular médio ($\times 10^3$ μm^3 .ciliado $^{-1}$; coluna intermédia) e biomassa ($\mu gC.L^{-1}$; coluna direita) de ciliados com exclusão de *Mesodinium rubrum* no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, A) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, B) no período de Março de 1991 a Março de 1992, em baixa-mar (---○---), preia-mar (---○---), meia-enchente (—○—) e meia-vazante (—○—).

3.1.2.3.4 Abundância e biomassa de grupos funcionais de ciliados

(a) Estação Laguna

A variação da abundância de diferentes grupos funcionais de ciliados nas Estações Laguna e Barra encontra-se representada na Figura 5.7. Na Estação Laguna, a abundância de tintinídeos foi superior, mas extremamente variável, na Primavera com valores máximos de ca. 45×10^3 células.L⁻¹ em Março e Maio 1991. Este período do ano apresentou igualmente uma variabilidade semi-diurna mais ampla com valores geralmente inferiores em situação de baixa-mar e valores superiores em preia-mar, em particular até Setembro 1991 (ver Fig. 5.7 A). A abundância de tintinídeos relacionou-se positiva e significativamente com a biomassa de flagelados plastídicos, criptofíceas e nanoplâncton ($p < 0,01$). As relações entre a biomassa de tintinídeos e a biomassa total de nanoplâncton, biomassa de flagelados plastídicos ($p < 0,0001$) e, em particular, com a abundância e biomassa de criptofíceas ($p < 0,000001$), foram igualmente positivas e significativas. De facto, tal como os tintinídeos, a abundância de criptofíceas apresentou máximos pronunciados e uma elevada variabilidade inter-semanal na Primavera 1991. Neste período, as intensas flutuações na abundância de criptofíceas coincidiram com variações intensas, paralelas ou ligeiramente desfasadas, na abundância de tintinídeos. No ano de 1992, o aumento da abundância de tintinídeos em Março, coincidiu igualmente com o aumento da abundância de criptofíceas (ver Capítulo III, Figs. 3.23 A e 3.24).

Tal como os tintinídeos, os ciliados aloricados microplanctónicos apresentaram densidades máximas na Primavera (ca. $51,7 \times 10^3$ células.L⁻¹) e densidades relativamente reduzidas no Verão, em particular na situação de baixa-mar e até Setembro 1991. A partir de Outubro observou-se um aumento relativo da abundância de microciliados aloricados, com máximos relativos geralmente inferiores a 20×10^3 células.L⁻¹ entre Novembro 1991 e Janeiro 1992 (ver Fig. 5.7 B). A abundância deste grupo de ciliados correlacionou-se negativa e significativamente com a temperatura ($p < 0,01$) e com a biomassa de picofitoplâncton eucariótico ($p < 0,05$), dinoflagelados e *Scrippsiella* e positiva e significativamente com a biomassa de nanoflagelados aplastídicos, criptofíceas e flagelados plastídicos ($p < 0,05$). A relação entre a biomassa de microciliados aloricados e a abundância e biomassa de criptofíceas foi igualmente positiva e significativa ($p < 0,0001$) mas menos forte que a relação referida para os tintinídeos. As relações entre a biomassa de microciliados aloricados e a biomassa de nanoplâncton e de flagelados plastídicos foram também positivas e significativas ($p < 0,000001$) e mais fortes que as observadas entre estas variáveis e a biomassa de tintinídeos.

A variação da abundância de nanociliados aloricados na Estação Laguna apresentou um padrão distinto. O aumento da abundância na Primavera foi iniciado mais tarde, apenas a partir de Maio 1991, e os valores máximos, de $57,5 \times 10^3$ células.L⁻¹, ocorreram no final da Primavera e Verão. Porém, em Agosto 1991, durante um “bloom” de um dinoflagelado gimnodinóide provavelmente tóxico (ver Capítulo III, Fig. 3.27 A), a abundância de nanociliados atingiu valores muito reduzidos (ver Fig. 5.7 C). A abundância deste grupo relacionou-se positiva e significativamente com a biomassa de flagelados plastídicos ($p < 0,05$), temperatura e em especial com a biomassa de picofitoplâncton eucariótico ($p < 0,000001$) e de flagelados plastídicos com dimensões entre 2 e 5 μm ($p < 0,0000001$). Ao contrário dos grupos anteriores, a abundância de nanociliados aloricados não se relacionou de forma significativa com as criptofíceas ($p > 0,05$).

A abundância de ciliados mixotróficos exibiu valores significativamente superiores no período de Primavera-Verão, em particular na situação de enchente, e relacionou-se positiva e significativamente com a temperatura ($p < 0,0001$), I_m ($p < 0,0000001$), com a biomassa de bacterioplâncton heterotrófico ($p < 0,01$), picofitoplâncton eucariótico ($p < 0,001$), flagelados plastídicos e criptofíceas ($p < 0,0001$). O ciliado mixotrófico obrigatório *Mesodinium rubrum* apresentou um ciclo sazonal unimodal com abundâncias máximas em Junho-Julho 1991 ($73,4 \times 10^3$ células.L⁻¹) e abundâncias mínimas no Outono-Inverno (ver Fig. 5.7 D). A abundância e biomassa de *M. rubrum* correlacionaram-se positiva e significativamente com a temperatura ($p < 0,0000001$), com a intensidade da radiação PAR na camada de mistura (I_m , $p < 0,00001$) e com a abundância de criptofíceas ($p < 0,05$). A ocorrência de densidades máximas deste ciliado coincidiu com uma diminuição notória na abundância de criptofíceas na Estação Laguna (ver Capítulo III, Fig. 3.24).

(b) Estação Barra

Na Estação Barra, amostrada menos frequentemente, a abundância de tintinídeos apresentou valores máximos na Primavera ($9,8 \times 10^3$ células.L⁻¹), em particular em situação de preia-mar, dominados por *Favella* sp., e valores mínimos no Inverno, inferiores ao limite de detecção da técnica utilizada (ver Fig. 5.7 A). A abundância de tintinídeos relacionou-se positiva e significativamente com a abundância de criptofíceas e com a biomassa de diatomáceas e dinoflagelados ($p < 0,05$). A biomassa de tintinídeos relacionou-se de forma positiva e estatisticamente mais forte com a biomassa de dinoflagelados e de gimnodinóides com dimensões entre 10 e 35 μm ($p < 0,01$). Quando consideradas apenas as situações de maior influência costeira (preia-mar e enchente), apenas as relações entre a biomassa de dinoflagelados e a abundância ($p < 0,05$) e biomassa de tintinídeos ($p < 0,01$) e entre as abundâncias de tintinídeos e criptofíceas ($p < 0,01$) foram positivas e significativas. Na situação de maior influência costeira, os

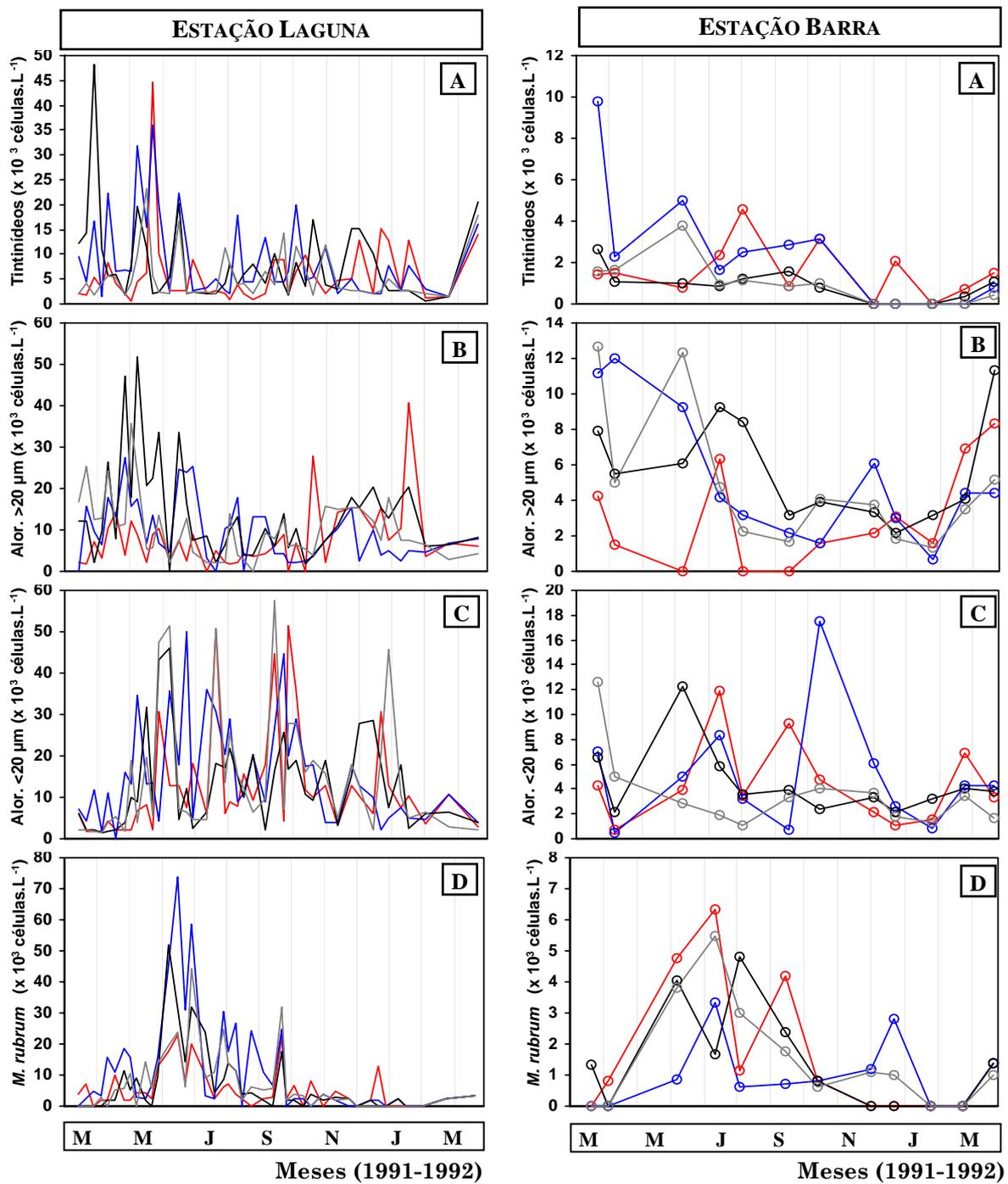


Figura 5.7 - Variação da abundância ($\times 10^3$ células.L⁻¹) de diferentes grupos funcionais de ciliados no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, coluna esquerda) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra, coluna direita) no período de Março de 1991 a Março de 1992, em baixa-mar (—○—), preia-mar (—○—), meia-enchente (—○—) e meia-vazante (—○—). **A**: tintínídeos; **B**: ciliados aloricados >20 μm ; **C**: ciliados aloricados <20 μm ; **D**: *Mesodinium rubrum*.

tintinídeos e as criptofíceas exibiram uma variabilidade sazonal similar (ver Capítulo III, Fig. 3.25 A).

Tal como os tintinídeos, os ciliados aloricados microplânctônicos apresentaram densidades máximas na Primavera (ca. $12,7 \times 10^3$ células.L⁻¹), em particular nas situações de preia-mar e enchente, e valores relativamente reduzidos no Verão e Outono-Inverno. A partir de Fevereiro 1992 observou-se um aumento relativo da abundância de microciliados aloricados, mais notório nas situações de baixa-mar e meia-vazante (ver Fig. 5.7 B). A abundância deste grupo de ciliados correlacionou-se negativa e significativamente com a abundância de flagelados plastídicos e de bacterioplâncton heterotrófico ($p < 0,05$) e positiva e significativamente com a biomassa de dinoflagelados ($p < 0,05$). As relações entre a biomassa de microciliados aloricados e a temperatura e biomassa de bacterioplâncton heterotrófico, picofitoplâncton eucariótico e diatomáceas pinuladas nanoplânctônicas foram negativas e significativas ($p < 0,01$). Quando consideradas apenas as situações de maior influência costeira (preia-mar e enchente), apenas a relação negativa entre a abundância e biomassa de microciliados aloricados e a biomassa bacteriana e a relação positiva entre a biomassa de microciliados aloricados e a biomassa de dinoflagelados foram significativas ($p < 0,05$).

A variação da abundância de nanociliados aloricados na Estação Barra apresentou um padrão sazonal pouco definido, com valores relativamente elevados na Primavera, em situação de meia-enchente e meia-vazante e no Verão em situação de baixa-mar. A abundância máxima absoluta ($17,4 \times 10^3$ células.L⁻¹) foi detectada em Outubro, em situação de preia-mar. A abundância no período de Outono-Inverno foi geralmente reduzida (ver Fig. 5.7 C). Quando consideradas apenas as situações de maior influência costeira (preia-mar e enchente), observaram-se relações negativas e significativas entre a abundância e biomassa de nanociliados aloricados e a abundância e biomassa de flagelados plastídicos e de flagelados plastídicos com dimensões entre 2 e 5 μm ($p < 0,05$). De facto, as abundâncias máximas deste grupo de flagelados plastídicos, registadas em Agosto-Setembro 1991 e em Dezembro 1991-Janeiro 1992 (ver Capítulo III, Fig. 3.25 B), coincidiram com abundâncias relativamente reduzidas deste grupo de ciliados.

A abundância de ciliados mixotróficos apresentou um padrão sazonal pouco definido, com valores máximos ($8,4 \times 10^3$ células.L⁻¹) na Primavera em situação de preia-mar e enchente, e não se relacionou de forma significativa com as variáveis ambientais analisadas. O ciliado mixotrófico obrigatório *M. rubrum* apresentou um ciclo sazonal unimodal com abundâncias máximas em Junho-Julho 1991 ($6,3 \times 10^3$ células.L⁻¹) e abundâncias mínimas no Outono-Inverno (ver Fig. 5.7 D). A abundância e biomassa de *Mesodinium rubrum* correlacionaram-se positiva e significativamente com a temperatura ($p < 0,0000001$), I_m ($p < 0,0001$) e com a biomassa ($p < 0,001$) e abundância de

criptofíceas ($p < 0,0001$). A ocorrência de densidades máximas deste ciliado coincidiu com uma diminuição notória na abundância de criptofíceas na Estação Barra (ver Capítulo III, Fig. 3.25 A). Quando consideradas apenas as situações de maior influência costeira (preia-mar e enchente), a abundância e biomassa de *M. rubrum* correlacionaram-se positiva e significativamente com a temperatura e com a abundância de criptofíceas, diatomáceas ($p < 0,05$) e nanoflagelados applastídicos ($p < 0,01$).

3.1.2.3.5 Estrutura da comunidade de protistoplâncton fagotrófico

No período de Março 1991 a Março 1992, a variação sazonal da abundância de protistoplâncton fagotrófico nas Estações Laguna e Barra foi completamente dominada pela variabilidade dos nanoflagelados applastídicos que representaram, no mínimo, 93% da abundância total de protistoplâncton fagotrófico nas duas estações (ver Figs. 5.3 e 5.4). Relativamente à variação sazonal da biomassa, as duas estações exibiram valores máximos na Primavera e valores mínimos no Outono-Inverno. Na Estação Laguna, a biomassa média de protistoplâncton foi igualmente reduzida no período de Verão (ver Fig. 5.8). A nível da biomassa, a composição média da comunidade de protistoplâncton fagotrófico nas quatro fases de maré analisadas na Estação Laguna foi dominada, durante a maior parte do ciclo anual, pelos ciliados, em particular pelos tintinídeos e microciliados aloricados. Este facto foi igualmente observado na Estação Barra, em situação de máxima influência costeira (preia-mar e meia-enchente; ver Fig. 5.8).

A contribuição média dos tintinídeos foi máxima na Primavera nas duas estações (69%, Maio 1991, Estação Laguna; 39%, Março 1991, Estação Barra) e no Outono (69%, Outubro 1991) na Estação Laguna. Na Estação Barra, o contributo médio dos tintinídeos foi pontualmente elevado em Outubro 1991 (49%). A contribuição relativa dos microciliados aloricados foi máxima na Primavera, nas duas estações (Abril 1991, 77-83%), e igualmente elevada em Novembro 1991 na Estação Barra onde representou 77% da biomassa total (Fig. 5.8). A contribuição média do ciliado autotrófico obrigatório *Mesodinium rubrum* foi máxima no Verão na Estação Laguna (38%, Julho 1991) e em Julho (11%) e Dezembro 1991 (14%) na Estação Barra. Os protistas fagotróficos inferiores a 20 μm foram relativamente mais importantes no período de Verão na Estação Laguna e atingiram um contributo máximo de 56% no final de Setembro 1991. Nesta estação, o período dominado por protistas fagotróficos de dimensões inferiores coincidiu com o período onde a comunidade fitoplanctónica foi claramente dominada por microfítoplanctontes, diatomáceas e dinoflagelados (ver Capítulo III, Fig. 3.31). Na Estação Barra, os protistas fagotróficos inferiores a 20 μm apresentaram uma contribuição máxima de 58% em Julho 1991 e valores relativamente elevados no Inverno (ver Fig. 5.8).

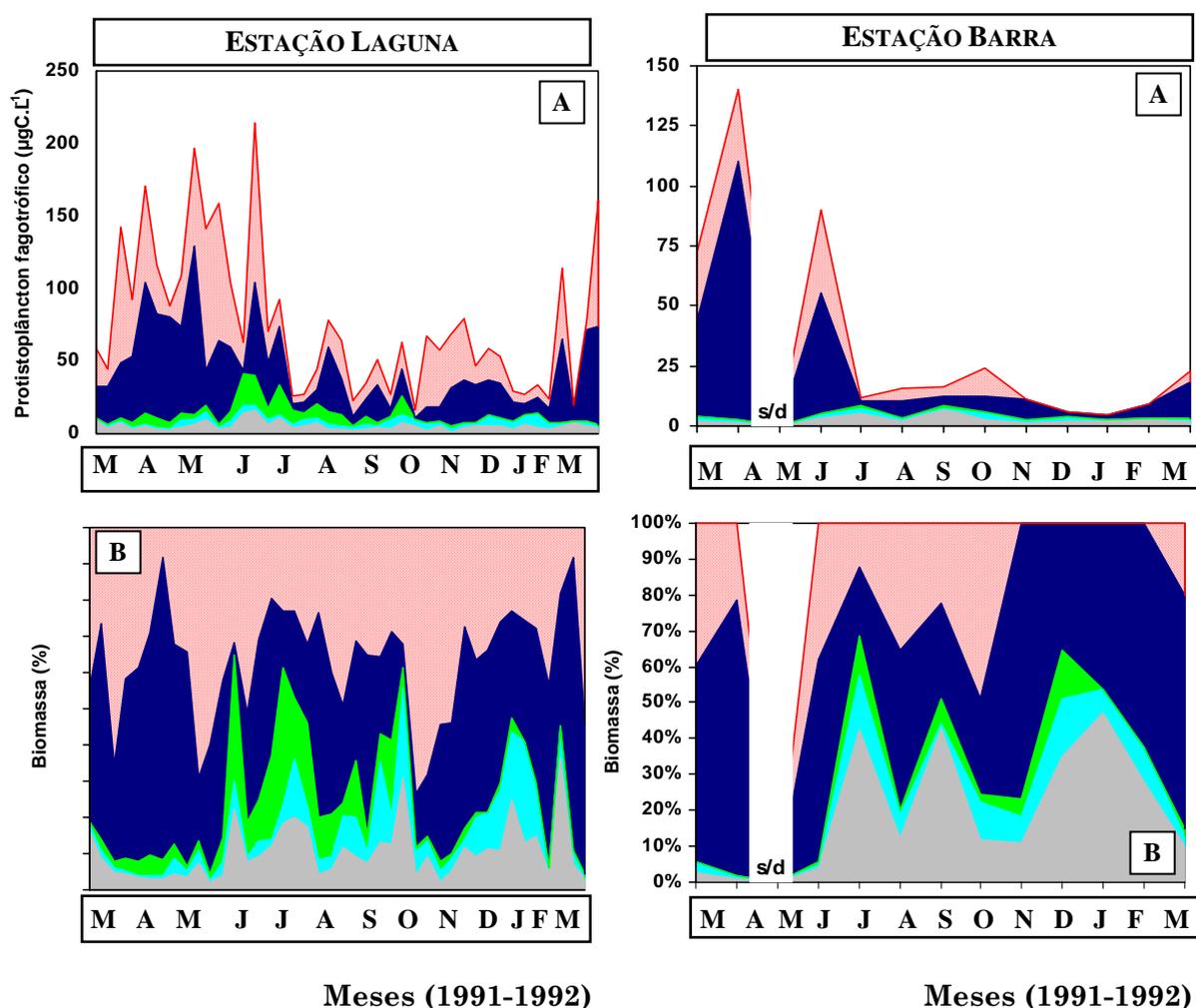


Figura 5.8 - (A) Variação da biomassa média de diferentes grupos funcionais de protistas fagotróficos no interior da Ria Formosa (Estação Laguna, n=4) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (Estação Barra), em situação de maior influência costeira (n=2), no período de Março de 1991 a Março de 1992, e **(B)** sua contribuição relativa para a biomassa total de protistoplâncton fagotrófico. Legenda - ■: nanoflagelados aplastídicos; ■: nanociliados aloricados; ■: *Mesodinium rubrum*; ■: microciliados aloricados; ■: tintinídeos. s/d: ausência de dados.

3.1.3 Fluxos de biomassa de protistoplâncton fagotrófico entre a Ria Formosa e a zona costeira

Os fluxos de biomassa de protistoplâncton fagotrófico associados às fases de enchente e vazante foram calculados com base no somatório dos volumes de enchente e de vazante (ca. $68 \times 10^6 \text{ m}^3$) das principais barras do sector oeste da Ria Formosa, a Barra de Faro-Olhão (Estação Barra), e a Barra da Armona (ver Capítulo II, Fig. 2.1). Na maior parte das ocasiões amostradas (7:12), a biomassa média de protistas fagotróficos no fluxo de enchente foi superior à observada no fluxo de vazante (Fig. 5.9). Este diferencial, controlado essencialmente pelos ciliados com dimensões superiores a $20 \mu\text{m}$, foi

notoriamente superior na Primavera. No período de Verão, o diferencial entre a biomassa média de protistas fagotróficos em vazante e enchente foi mínimo. No Outono-Inverno a situação foi oposta à observada na Primavera e o fluxo de vazante foi superior ao observado em enchente. Porém, a diferença foi notoriamente inferior à associada ao período de Primavera.

Em média, o sector oeste da Ria Formosa importou, através das duas barras referidas, 1156 kgC de biomassa de protistoplâncton fagotrófico por ciclo de maré semi-diurno, ou seja 2312 kg C.dia⁻¹ equivalentes a 0,84 Mkg.ano⁻¹. Este valor foi cerca de 2x superior à estimativa da biomassa de fitoplâncton importada a partir da zona costeira adjacente (0,37 Mkg.ano⁻¹, ver Capítulo III, Fig. 3.34) e foi similar à estimativa da biomassa de bacterioplâncton heterotrófico exportada do sector oeste da Ria Formosa para a zona costeira adjacente (0,88 Mkg.ano⁻¹, ver Capítulo IV, Fig. 4.5). Porém, é importante enfatizar que as datas de amostragem analisadas na Primavera, inseridas num período de elevada variabilidade inter-semanal da biomassa de protistoplâncton fagotrófico na Estação Laguna, coincidiram com valores de biomassa de ciliados relativamente reduzidos (ver Fig. 5.6 A).

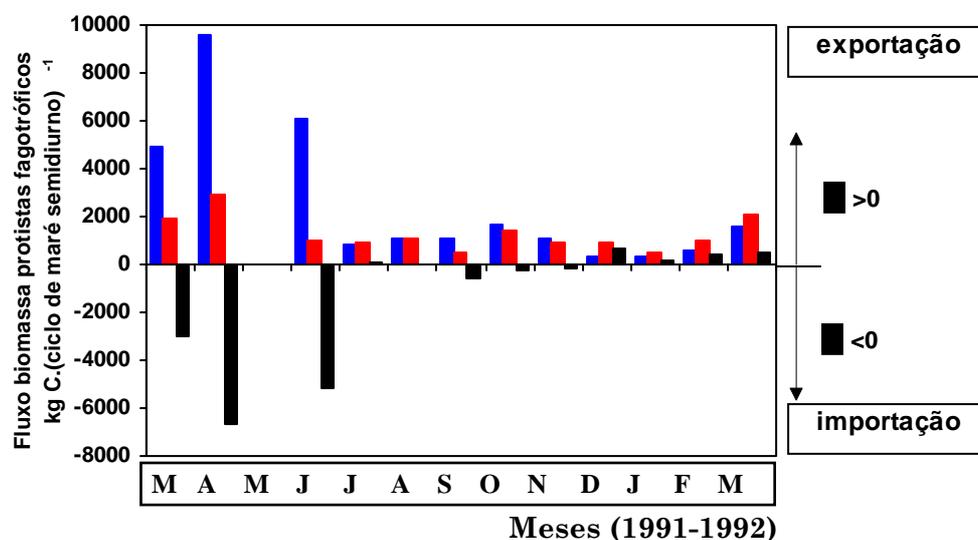


Figura 5.9 - Variação dos fluxos de biomassa de protistoplâncton fagotrófico entre o sector oeste da Ria Formosa e a zona costeira adjacente através das Barras de Faro-Olhão e da Armonia, no período de Março 1991 a Março 1992. ■: fluxo total na fase de enchente (E); ■: fluxo total na fase de vazante (V); ■: diferencial entre os fluxos de vazante e enchente ($\Delta V-E$). Valores de $\Delta V-E$ superiores a zero indicam exportação de biomassa de protistoplâncton fagotrófico para a zona costeira adjacente e valores inferiores a zero indicam importação a partir da zona costeira adjacente para o sector oeste da Ria Formosa.

3.2 Estudo experimental

3.2.1 Caracterização geral no início das experiências

A variabilidade sazonal das taxas de crescimento das assembleias de nanoflagelados applastídicos e ciliados, da taxa de predação exercida por planctontes inferiores a 100 μm sobre os nanoflagelados applastídicos e da dieta alimentar dos protistas fagotróficos foi avaliada em sete experiências efectuadas entre Julho 1991 e Janeiro 1993, junto à Estação Laguna. No início de cada experiência, a temperatura variou entre 11,7 °C e 25,8 °C, registados em Julho 1991 e Janeiro 1993, e a concentração de clorofila *a* apresentou valores máximos nas experiências de Verão (3,9-9,2 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) e valores mínimos nas experiências de Inverno (0,7-0,9 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$). A caracterização do ambiente luminoso, da composição da comunidade fitoplanctónica, da taxa de crescimento e produção particulada de diversos grupos de fitoplanctontes e do impacto da predação exercida por planctontes inferiores a 100 μm foram apresentados no Capítulo III (ver Tab. III.8, Fig. 3.35 e Fig. 3.41 A). A análise da abundância, biomassa, crescimento e produção do bacterioplâncton heterotrófico e do impacto da predação exercida por planctontes inferiores a 100 μm foram efectuados no Capítulo IV (ver Tab. IV.5 e Fig. 4.9 A).

A biomassa total de picoplâncton, dominada pelo bacterioplâncton heterotrófico, variou entre 45 e 211 $\mu\text{gC}\cdot\text{L}^{-1}$ e apresentou valores máximos no Verão e valores inferiores mas pouco variáveis nas restantes experiências (Fig. 5.10 A). A biomassa de planctontes com dimensões entre 2 e 30 μm , inferiores a ca. 45% do diâmetro oral máximo da lórica dos tintinídeos observados neste estudo, dominada pelos flagelados plastídicos, variou entre 24 e 93 $\mu\text{gC}\cdot\text{L}^{-1}$ e apresentou valores superiores no período de Primavera-Verão e mínimos no Inverno (Fig. 5.10 B). A biomassa de fitoplanctontes com dimensões superiores a 30 μm , geralmente dominada por diatomáceas cêntricas coloniais (*Chaetoceros* spp., *Thalassiosira* spp.), apresentou valores máximos no Verão, em particular na experiência efectuada em Julho 1991 (ver Fig. 5.10 C). As contribuições médias ($n=7$) do picoplâncton, plâncton com dimensões entre 2 e 30 μm e fitoplâncton superior a 30 μm para a biomassa total de presas potencialmente disponíveis para o protistoplâncton fagotrófico foram 43%, 30% e 27%, respectivamente.

A abundância de nanoflagelados applastídicos variou entre 2,2 e $4,9 \times 10^6$ células. L^{-1} e foi relativamente reduzida nas experiências efectuadas no Verão, Junho 1992 e Janeiro 1993. A abundância de ciliados variou entre 11,7 e $78,8 \times 10^3$ células. L^{-1} e foi mínima no Inverno e superior nas experiências efectuadas em Junho e Setembro 1992 (ver Tab. V.4). A biomassa de protistoplâncton fagotrófico variou entre 28,2 e 115,6 $\mu\text{gC}\cdot\text{L}^{-1}$ e apresentou valores mínimos no Inverno e valores máximos no final da Primavera (Junho 1992) e em Setembro 1992 (ver Tab. V.4 e Fig. 5.11). Este comportamento re-

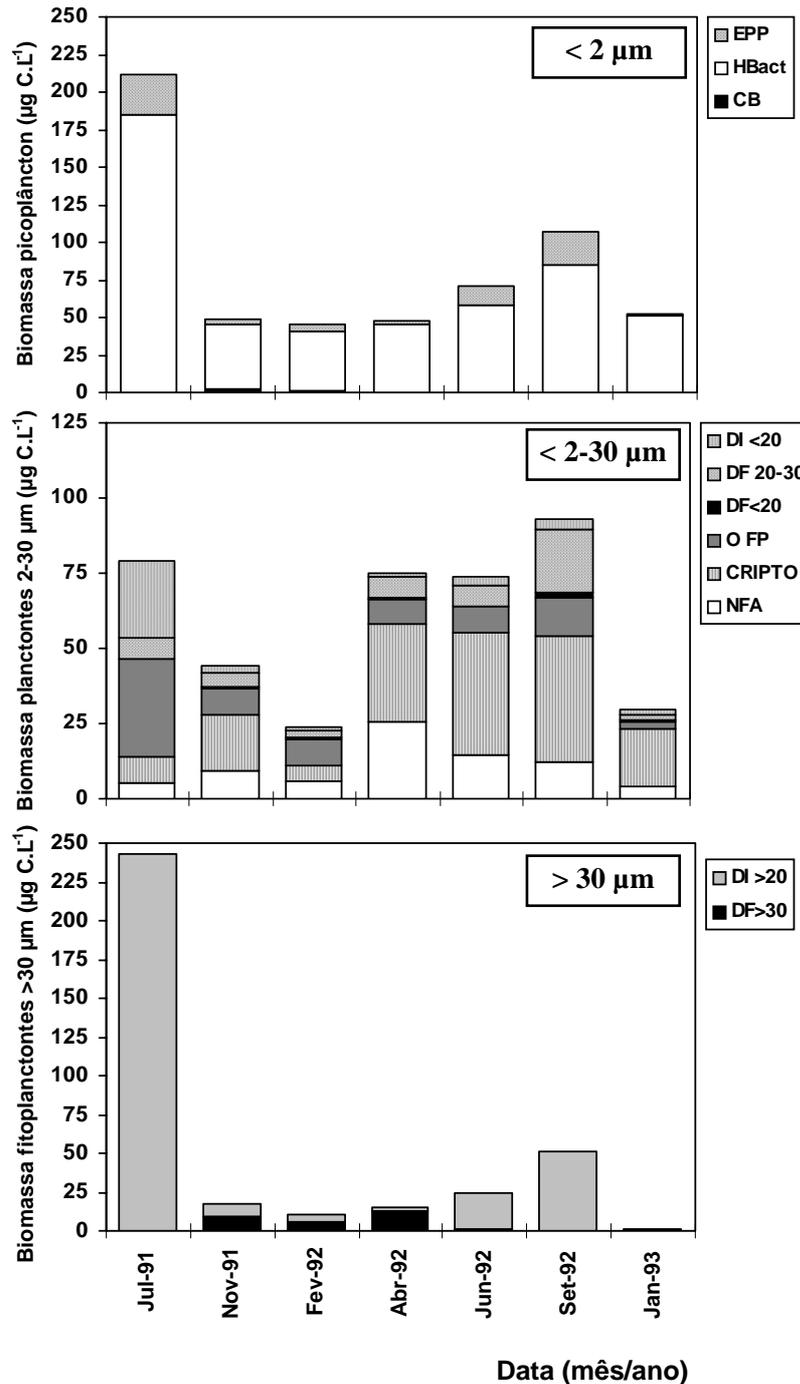


Figura 5.10 - Biomassa ($\mu\text{g C.L}^{-1}$) de diferentes classes dimensionais de alimento potencialmente disponível para o protistoplâncton fagotrófico no início das experiências de crescimento e predação efectuadas na Ria Formosa (Estação Laguna). Legenda - CB: cianobactérias *Synechococcus*; CRIPTO: criptofíceas; DF<20: dinoflagelados plásticos inferiores a 20 μm ; DF 20-30: dinoflagelados plásticos com dimensões entre 20 e 30 μm ; DI<20: diatomáceas com dimensões inferiores a 20 μm ; DI>20: diatomáceas com dimensões superiores a 20 μm ; EPP: picofitoplâncton eucariótico; HBact: bacterioplâncton heterotrófico; NFA: nanoflagelados apalísticos; O FP: outros flagelados plásticos.

Tabela V.4 - Caracterização geral das condições no início das experiências de crescimento e predação efectuadas na Ria Formosa, junto à Estação Laguna. Legenda - B<2: biomassa total de picoplâncton ($\mu\text{gC.L}^{-1}$); B.2-30: biomassa de planctontes com dimensões entre 2 e 30 μm com exclusão de ciliados ($\mu\text{gC.L}^{-1}$); B.PF: biomassa de protistoplâncton fagotrófico, com exclusão de dinoflagelados ($\mu\text{gC.L}^{-1}$); CIL: abundância de ciliados com exclusão de *M. rubrum* ($\times 10^3$ células. L^{-1}); Mr: abundância de *M. rubrum* ($\times 10^3$ células. L^{-1}); NFA: abundância de nanoflagelados applastídicos ($\times 10^6$ células. L^{-1}); Temp: temperatura da água ($^{\circ}\text{C}$).

Data	Temp	B<2	B.2-30	NFA	CIL	Mr	B.PF
03 Julho 91	25,8	211	79	2,5	20,9	28,1	34,5
27 Novembro 91	15,0	49	44	4,0	27,2	3,1	42,5
25 Fevereiro 92	12,8	45	24	4,9	19,7	1,6	41,6
09 Abril 92	15,9	48	75	4,8	37,1	0	68,4
09 Junho 92	19,5	71	74	2,2	56,9	19,6	110,4
16 Setembro 92	25,1	107	93	2,4	78,8	10	115,6
18 Janeiro 93	11,7	52	30	2,4	11,7	1,9	28,2

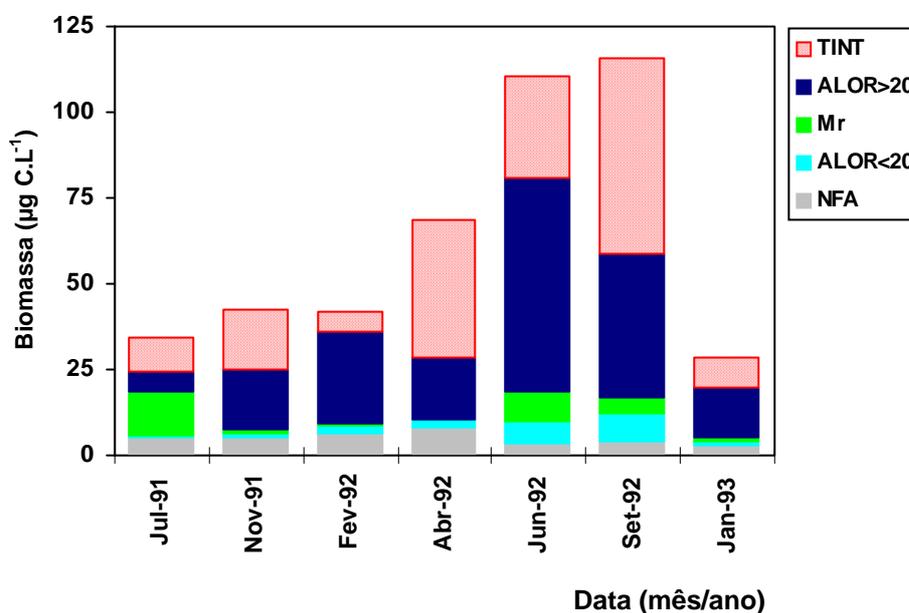


Figura 5.11 - Biomassa de diferentes grupos funcionais de protistas fagotróficos ($\mu\text{gC.L}^{-1}$) no início das experiências de crescimento e predação efectuadas na Ria Formosa, junto à Estação Laguna, entre Julho 1991 e Janeiro 1993. Legenda - ALOR <20; ciliados aloricados com dimensões inferiores a 20 μm ; ALOR >20; ciliados aloricados com dimensões superiores a 20 μm ; Mr: *Mesodinium rubrum*; NFA: nanoflagelados applastídicos; TINT: tintinídeos.

flectiu a variabilidade dos tintinídeos e microciliados aloricados, grupos com biomassas máximas na Primavera e final do Verão. O volume celular médio dos ciliados variou entre 9891 e 26231 $\mu\text{m}^3\cdot\text{ciliado}^{-1}$ e apresentou um valor mínimo em Julho 1991, em simultâneo com uma contribuição reduzida dos tintinídeos para a biomassa de ciliados (28%). O valor máximo foi observado em Abril 1992, quando os tintinídeos apresentaram uma contribuição máxima (58%) para a biomassa de ciliados e as espécies *Undella* sp. e *Tintinnopsis* cf. *rotundata* representaram 44% e 29% da biomassa de tintinídeos, respectivamente.

3.2.2 Taxa de crescimento de nanoflagelados applastídicos e ciliados

A Tabela V.5 apresenta os valores médios e respectivos extremos de variação da taxa de crescimento (μ) e tempo de duplicação (DT) das assembleias de nanoflagelados applastídicos e ciliados. Os nanoflagelados applastídicos apresentaram uma taxa de crescimento entre 0,028 e 0,070 h^{-1} , com um valor médio de $0,048\pm 0,006 \text{ h}^{-1}$, e um período de duplicação médio de $15,6\pm 2,0 \text{ h}$. A taxa de crescimento média dos nanoflagelados applastídicos foi 1,6x superior à taxa de crescimento média do bacterioplâncton heterotrófico (ver Capítulo IV, Fig. 4.7) e representou, em média, $28\pm 4\%$ das taxas de crescimento máximas previstas pelo modelo de Hansen *et al.* (1997) com base no volume celular médio.

Os ciliados, com exclusão de *Mesodinium rubrum*, apresentaram uma taxa de crescimento líquido entre 0,010 e 0,044 h^{-1} , com um valor médio de $0,023\pm 0,004 \text{ h}^{-1}$, e um período de duplicação médio de $39,8\pm 6,9 \text{ h}$. Estes valores representaram, em média, $48\pm 18\%$ das taxas de crescimento máximas previstas pelo modelo de Muller & Geller (1993), com base na temperatura registada *in situ* e no volume celular médio dos ciliados. As taxas de crescimento médias dos tintinídeos ($0,034\pm 0,005 \text{ h}^{-1}$) e dos nanociliados aloricados ($0,033\pm 0,005 \text{ h}^{-1}$) foram superiores mas não significativamente diferentes das associadas ao crescimento da comunidade, de *Mesodinium rubrum* e dos ciliados aloricados microplanctónicos (ver Tab. V.5). As taxas de crescimento dos tintinídeos, microciliados aloricados e nanociliados aloricados representaram, em média, $102\pm 26\%$ (41-217%), $54\pm 24\%$ (0-168%) e $33\pm 9\%$ (8-67%) das taxas de crescimento máximas previstas pelo modelo de Muller & Geller (1993).

A taxa de crescimento dos ciliados foi significativamente inferior à taxa de crescimento dos flagelados applastídicos ($p<0,05$). No decorrer das experiências, períodos de forte aumento da abundância de tintinídeos por vezes coincidiram com a diminuição da abundância de nanociliados aloricados facto que pareceu evidenciar uma relação trófica directa entre ambos. De facto, os nanociliados aloricados foram observados no interior dos vacúolos digestivos de várias espécies de tintinídeos e, numa das experiências (Abril 1992), foi detectado um forte aumento da abundância de nanociliados no tratamento experimental $<10 \mu\text{m}$, após 54 h do início da experiência, equivalente a

uma taxa de crescimento de $0,034 \pm 0,012 \text{ h}^{-1}$. Durante este evento, a abundância de nanociliados atingiu um valor máximo de $232,4 \times 10^3 \text{ células.L}^{-1}$.

Tabela V.5 - Valores médios e gama de variação (min-max) da taxa de crescimento (μ , em h^{-1}) e tempo de duplicação (DT, em h) das assembleias de nanoflagelados applastídicos e ciliados com exclusão de *Mesodinium rubrum* e de diferentes grupos funcionais de ciliados no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) entre Julho 1991 e Janeiro 1993. *in*: valor não significativamente distinto de zero.

Grupo	Taxa de crescimento (h^{-1})		Tempo de duplicação (h)		
	média \pm 1SE	min-max	$\mu > 0$	médio	min-max
FLAGELADOS APLASTÍDICOS	0,048 \pm 0,006	0,028-0,070	7:7	15,6	9,9-24,8
CILIAADOS	0,023 \pm 0,004	0,010-0,044	7:7	39,8	22,0-67,3
Tintinídeos	0,034 \pm 0,005	0,018-0,055	7:7	25,2	12,7-39,6
Ciliados aloricados < 20 μm	0,033 \pm 0,005	0,01-0,046	7:7	29,3	15,1-67,3
Ciliados aloricados > 20 μm	0,023 \pm 0,007	<i>in</i> - 0,051	5:7	30,7	15,1- ∞
<i>Mesodinium rubrum</i>	0,026 \pm 0,009	<i>in</i> - 0,055	4:6	26,7	12,5 - ∞

Relativamente à variabilidade sazonal, a taxa de crescimento dos nanoflagelados applastídicos apresentou valores significativamente superiores na Primavera-Verão ($p < 0,05$; $\mu > 0,048 \text{ h}^{-1}$) e valores mínimos no Inverno ($\mu < 0,030 \text{ h}^{-1}$; ver Fig. 5.12 A). As taxas de crescimento da assembleia de nanoflagelados applastídicos representaram entre 14 e 41% das taxas máximas de crescimento previstas pelo modelo de Hansen *et al.* (1997). Este valor foi inferior nas experiências efectuadas no Verão (14-18%), superior nas restantes experiências (24-34%) e máximo em Abril 1992 (41%). A abundância e biomassa de nanoflagelados applastídicos no início das experiências não se correlacionaram de forma significativa com a taxa de crescimento ($n=7$, $p > 0,05$). O período de Verão, em particular, caracterizou-se por abundâncias mínimas e taxas de crescimento muito elevadas (ver Figs. 5.4 A e 5.11). A taxa de crescimento dos nanoflagelados applastídicos não se relacionou de forma significativa com as variáveis ambientais analisadas. Porém, para temperaturas inferiores a 20°C , a relação com a temperatura foi positiva e significativa ($p < 0,05$; Fig. 5.13 A). No geral, valores reduzidos de temperatura, biomassa e produção de picoplâncton coincidiram com taxas de crescimento reduzidas (ver Fig. 5.13).

Ao contrário dos nanoflagelados applastídicos, a taxa de crescimento líquido da comunidade de ciliados, com exclusão de *Mesodinium rubrum*, não apresentou uma variação sazonal significativa ($p > 0,05$) e exibiu valores reduzidos em Novembro 1991 e Junho 1992 ($< 0,013 \text{ h}^{-1}$) e um valor máximo em Janeiro 1993 ($0,044 \text{ h}^{-1}$; ver Fig. 5.12

A). A abundância e biomassa de ciliados no início das experiências não se correlacionaram de forma significativa com a taxa de crescimento ($p > 0,05$). De facto, taxas de crescimento relativamente elevadas coincidiram com valores elevados de abundância e biomassa de ciliados ($0,022-0,032 \text{ h}^{-1}$ e $98-107 \mu\text{gC.L}^{-1}$, Abril 1992 e Setembro 1992), mas taxas de crescimento equivalentes ($0,020-0,023 \text{ h}^{-1}$; Julho 1991 e Fevereiro 1992) ou superiores ($0,044 \text{ h}^{-1}$; Janeiro 1993) coincidiram com biomassas de ciliados extremamente reduzidas ($17-33 \mu\text{gC.L}^{-1}$, ver Fig. 5.11). As taxas de crescimento da assembleia de ciliados, com exclusão de *M. rubrum*, representaram en-

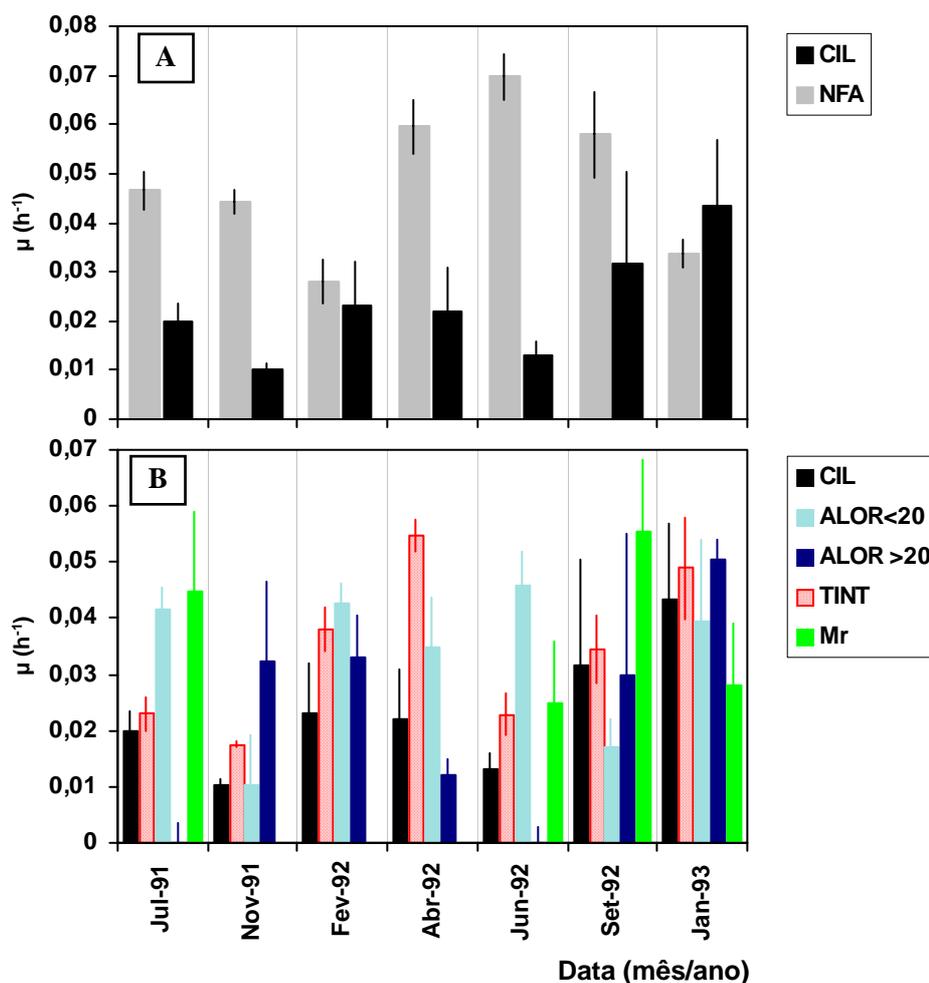


Figura 5.12 - (A) Variação das taxas de crescimento ($\mu \pm 1\text{SE}$, em h^{-1}) das assembleias de nanoflagelados aplastídicos, ciliados com exclusão de *Mesodinium rubrum* e **(B)** de diferentes grupos funcionais de ciliados no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993. Os valores não apresentados representam taxas de crescimento não significativamente diferentes de zero ou abundância inferior ao limite de detecção (*M. rubrum*, Abril 1992). Legenda - CIL: ciliados com exclusão de *Mesodinium rubrum*; ALOR <20; ciliados aloricados com dimensões inferiores a $20 \mu\text{m}$; ALOR >20; ciliados aloricados com dimensões superiores a $20 \mu\text{m}$; Mr: *Mesodinium rubrum*; NFA: nanoflagelados aplastídicos; TINT: tintinídeos.

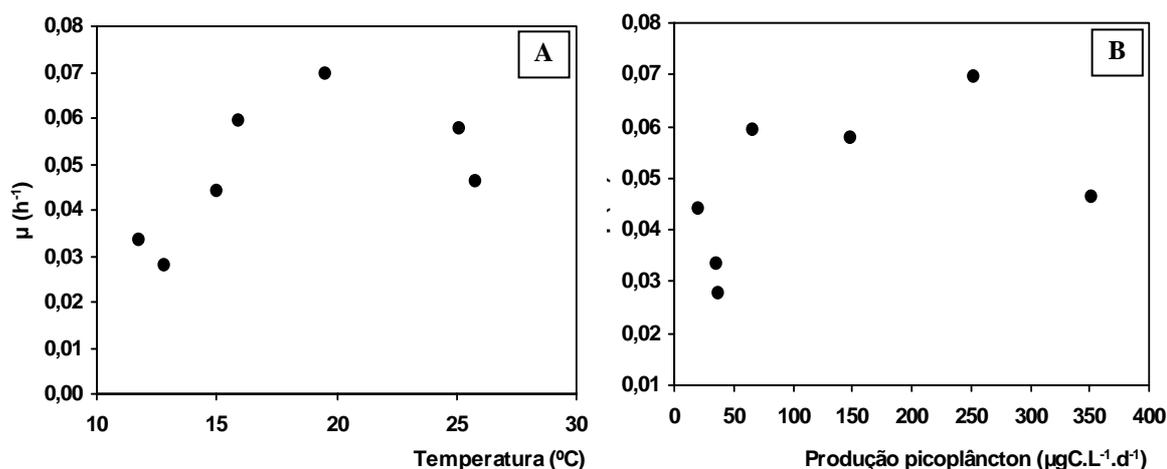


Figura 5.13 - Relação entre a taxa de crescimento da assembleia de nanoflagelados aplastídicos e a temperatura (A) e a produção total do picoplâncton (bacterioplâncton heterotrófico, picofitoplâncton eucariótico e *Synechococcus*) (B) nas experiências efectuadas na Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993.

tre 15 e 147% das taxas máximas de crescimento previstas pelo modelo de Muller & Geller (1993). Esta razão foi inferior nas experiências efectuadas no Verão e Outono (15-29%), variável na Primavera (18-45%) e máxima nas experiências efectuadas no Inverno (61-147%).

A taxa de crescimento (líquido) dos ciliados aloricados inferiores a 20 μm exibiu valores mínimos, inferiores a 0,017 h⁻¹, em Novembro 1991 e Setembro 1992 e uma reduzida variabilidade nas restantes experiências, com valores entre 0,035 e 0,046 h⁻¹ (ver Fig. 5.12 B). A abundância e biomassa deste grupo de ciliados não se relacionaram de forma significativa com a taxa de crescimento líquido (p>0,05). De facto, taxas de crescimento líquido relativamente elevadas (0,035-0,043 h⁻¹), observadas em Julho 1991, Abril 1992 e nas experiências de Inverno, coincidiram com valores de abundância e biomassa reduzidos (0,8-2,2 μgC.L⁻¹).

A taxa de crescimento líquido dos ciliados aloricados superiores a 20 μm exibiu valores significativamente superiores (p<0,05) no período de Outono-Inverno (0,033-0,051 h⁻¹) relativamente ao período de Primavera-Verão (<0,030 h⁻¹). Porém, a variabilidade nas experiências de Primavera (0-0,01 h⁻¹) e Verão (0-0,030 h⁻¹) foi particularmente elevada (ver Fig. 5.12 B). A abundância e biomassa deste grupo de ciliados não se relacionaram de forma significativa com a taxa de crescimento (p>0,05). Em Junho 1992, por exemplo, foi detectada a biomassa máxima e uma taxa de crescimento líquido não significativamente diferente de zero.

A taxa de crescimento líquido dos tintinídeos apresentou valores superiores nas experiências de Inverno e em Abril 1992 (0,038-0,055 h⁻¹) e valores inferiores, em Julho

1991, Novembro 1991 e Junho 1991 (0,018-0,023 h⁻¹). A variabilidade do crescimento nas experiências efectuadas no período de Verão (0,023-0,035 h⁻¹) e, em particular, na Primavera (0,023-0,035 h⁻¹), foi elevada (ver Fig. 5.12 B). A abundância e biomassa deste grupo de ciliados não se relacionaram de forma significativa com a taxa de crescimento (p>0,05). Em Novembro 1991 foram observados valores de abundância, biomassa (17,5 µgC.L⁻¹) e taxa de crescimento reduzidos (0,018 h⁻¹) e em Abril 1992 e Setembro 1992 foram detectados valores máximos de biomassa (57,0-61,1 µgC.L⁻¹) e taxas de crescimento elevadas ou máximas (0,035-0,055 h⁻¹). Porém, em particular nas experiências efectuadas no Inverno, taxas de crescimento relativamente elevadas (0,038-0,049 h⁻¹) coincidiram com valores de biomassa de tintinídeos extremamente reduzidos (8,3-10,3 µgC.L⁻¹; ver Fig. 5.11).

A relação entre a temperatura e a taxa de crescimento dos ciliados, nanociliados aloricados e tintinídeos não foi significativa. No caso dos microciliados aloricados, esta relação foi negativa e significativa (p<0,05). As relações entre a taxa de crescimento dos ciliados e dos nanociliados aloricados, microciliados aloricados e tintinídeos e a biomassa ou produção de picoplâncton, nanoplâncton, microplâncton ou de cada um dos componentes considerados individualmente não foi significativa (p>0,05). De facto, foram observadas taxas de crescimento quase máximas para todos os grupos funcionais de ciliados em Janeiro 1993, em simultâneo com valores de biomassa de nanoplâncton extremamente reduzidos (30 µgC.L⁻¹; ver Tab. V.4).

A taxa de crescimento de *Mesodinium rubrum* apresentou valores máximos no Verão (0,045-0,055 h⁻¹; ver Fig. 5.12 B), para valores elevados de temperatura. Porém, a taxa

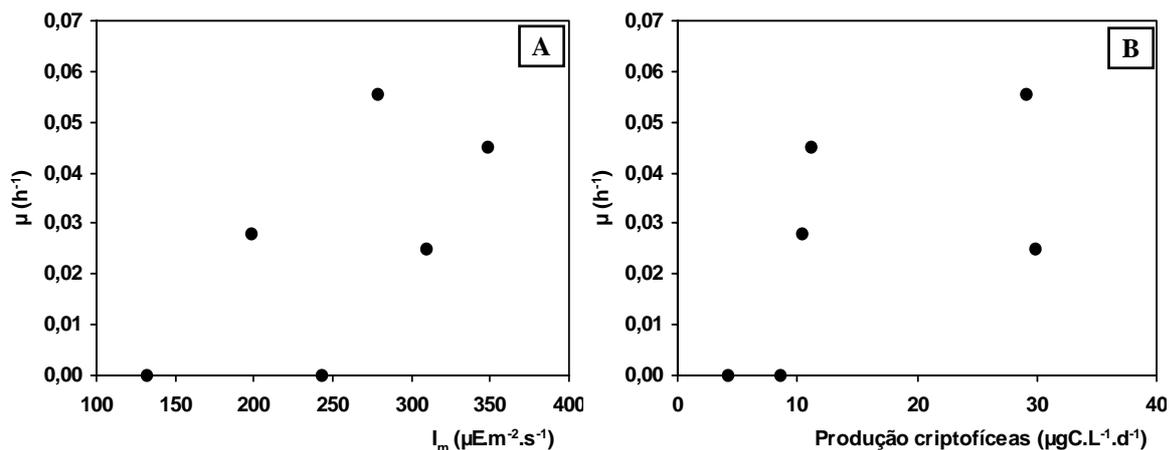


Figura 5.14 - Relação entre a taxa de crescimento (μ , em h⁻¹) de *Mesodinium rubrum* e a intensidade média da radiação na camada de mistura (I_m , em $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) (A) e a produção particulada de criptofíceas (em $\mu gC \cdot L^{-1} \cdot d^{-1}$) (B) em experiências efectuadas na Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993.

de crescimento foi similar nas experiências de Janeiro 1993 e Junho 1992, com valores de temperatura bastante variáveis (11,7 e 19,5°C). As taxas máximas de crescimento de *Mesodinium rubrum* coincidiram com valores de intensidade média da radiação PAR na camada de mistura, I_m (ver Fig. 5.14 A) e de produção particulada de criptofíceas (ver Fig. 5.14 B) elevados.

3.2.3 Produção do protistoplâncton fagotrófico

A produção do protistoplâncton fagotrófico, estimada conservativamente com base no somatório da produção de nanoflagelados applastídicos, nanociliados aloricados, microciliados aloricados, tintinídeos e *Mesodinium rubrum*, apresentou um valor médio de $79,1 \pm 17,1 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$ (ver Fig. 5.15). O contributo médio de cada grupo funcional para a produção total foi, por ordem decrescente de importância, $35 \pm 8\%$ (12-76%) para os tintinídeos, $30 \pm 11\%$ (0-63%) para os microciliados aloricados, $20 \pm 5\%$ (6-43%) para os nanoflagelados applastídicos, $9 \pm 6\%$ (0-42%) para *Mesodinium rubrum* e $6 \pm 3\%$ (1-23%) para os nanociliados aloricados. A produção de protistoplâncton fagotrófico variou entre $39,3 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$ (Novembro 1991) e valores próximos de $150,0 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$, registados em Abril 1992 e Setembro 1992. A produção de nanoflagelados applastídicos variou entre 6,1 e $25,6 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$, com um valor médio de $13,9 \pm 3,2 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$, e a produção total de

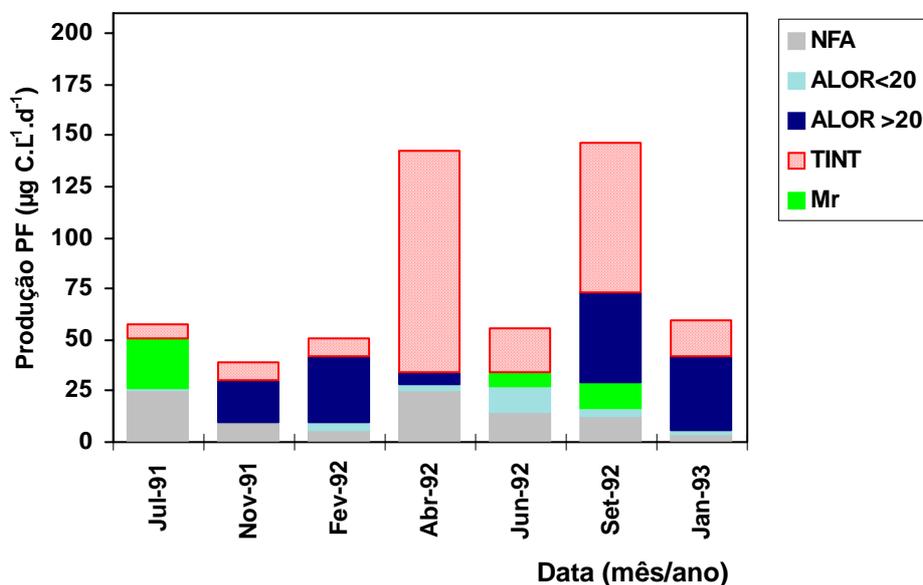


Figura 5.15 - Variação da produção de diferentes grupos funcionais de protistas fagotróficos (PF, em $\mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$) no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), no período de Julho 1991 a Janeiro 1993. Legenda - ALOR <20; ciliados aloricados com dimensões inferiores a $20 \mu\text{m}$; ALOR >20; ciliados aloricados com dimensões superiores a $20 \mu\text{m}$; Mr: *Mesodinium rubrum*; NFA: nanoflagelados applastídicos; TINT: tintinídeos.

ciliados variou entre 29,9 e 134,2 $\mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$ e apresentou um valor médio de $65,2\pm 16,1$ $\mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$. O ciclo sazonal de produção dos protistas fagotróficos reflectiu essencialmente o comportamento dos tintinídeos (ver Fig. 5.15). Os tintinídeos apresentaram contribuições máximas nas experiências efectuadas na Primavera e no final do Verão (38-76%) e os microciliados aloricados no período de Outono-Inverno (52-63%). No início de Verão (Julho 1991), *Mesodinium rubrum* e os nanoflagelados applastídicos apresentaram contribuições equivalentes, entre 42 e 43% da produção de protistoplâncton fagotrófico (ver Fig. 5.15).

A produção de nanoflagelados applastídicos e de microciliados aloricados correlacionou-se de forma positiva e significativa com a respectiva taxa de crescimento ($p < 0,01$) e a produção de nanociliados aloricados correlacionou-se positiva e significativamente com a biomassa deste grupo ($p < 0,05$). A produção de tintinídeos correlacionou-se positiva e significativamente com a biomassa de criptofíceas ($p < 0,05$) e os valores de produção elevados, superiores a $70 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$, coincidiram com valores de produção particulada de criptofíceas superiores a ca. $30 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$.

3.2.4 Taxa de predação dos nanoflagelados applastídicos e impacto da predação

A taxa de predação exercida por protistas fagotróficos com dimensões entre $10 \mu\text{m}$ e $100 \mu\text{m}$ sobre os nanoflagelados applastídicos (Fig. 5.16) variou entre $0,006$ e $0,039 \text{ h}^{-1}$ e apresentou um valor médio de $0,020\pm 0,005 \text{ h}^{-1}$. A predação removeu entre 20 e 81%,

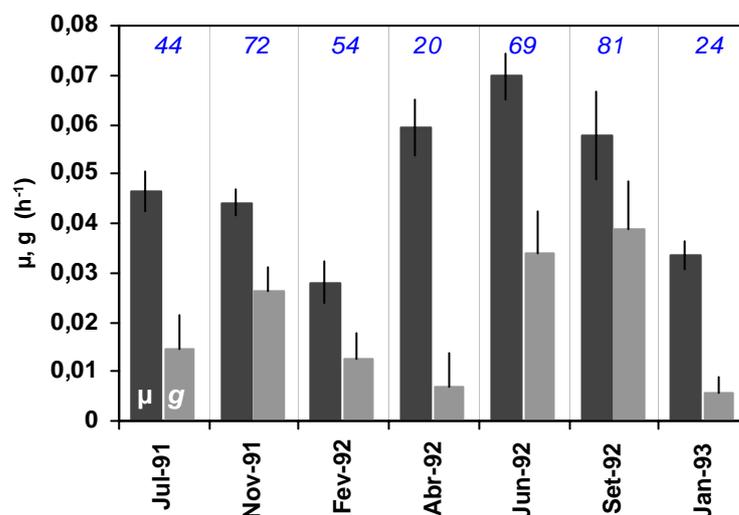


Figura 5.16 - Variação da taxa de crescimento da assembleia de nanoflagelados applastídicos (μ , ■) e da taxa de predação exercida por planctontes com dimensões entre 10 e $100 \mu\text{m}$, numericamente dominados por ciliados (g , ■), no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993. Os valores a azul representam a percentagem da produção de nanoflagelados applastídicos predaada diariamente por planctontes com dimensões entre 10 e $100 \mu\text{m}$.

em média $52\pm 9\%$, da produção de nanoflagelados applastídicos por dia. A taxa de predação exercida por planctontes com dimensões entre $10\ \mu\text{m}$ e $100\ \mu\text{m}$ sobre os nanoflagelados applastídicos foi superior em Junho 1992 e Setembro 1992 ($0,034$ - $0,039\ \text{h}^{-1}$) e mínima em Abril 1992 e Janeiro 1992 ($<0,01\ \text{h}^{-1}$). Em média, o impacto da predação foi mínimo no Inverno (24 - 54%) e extremamente variável na Primavera (20 - 69%). A taxa de predação de nanoflagelados applastídicos relacionou-se positiva e significativamente com a abundância de ciliados com exclusão de *Mesodinium rubrum* ($p < 0,05$) e mais fortemente com a abundância de ciliados aloricados com dimensões superiores a $20\ \mu\text{m}$ ($p < 0,01$; ver Fig. 5.17).

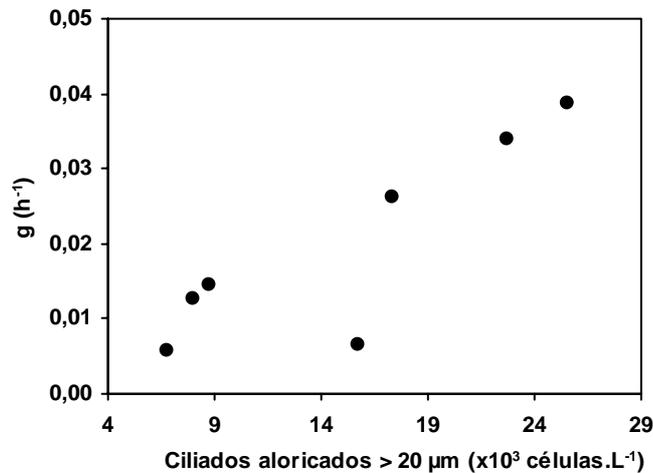


Figura 5.17 - Relação entre a taxa de predação exercida por planctontes com dimensões entre $10\ \mu\text{m}$ e $100\ \mu\text{m}$ sobre a assembleia de nanoflagelados applastídicos (g) e a abundância de ciliados aloricados com dimensões superiores a $20\ \mu\text{m}$ no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993.

3.2.5 Actividade alimentar per capita da assembleia de nanoflagelados applastídicos

A taxa de filtração *per capita* dos nanoflagelados applastídicos, estimada com base na ingestão de diferentes presas picoplânctónicas (*Synechococcus*, picofitoplâncton eucariótico e bacterioplâncton heterotrófico), variou entre $1,4$ e $13,7\ \text{nL.célula}^{-1}.\text{h}^{-1}$ e apresentou um valor médio de $5,7\pm 1,6\ \text{nL.célula}^{-1}.\text{h}^{-1}$. As taxas de filtração estimadas com base na ingestão de bacterioplâncton heterotrófico não foram significativamente diferentes das associadas ao consumo de picofitoplâncton eucariótico ($p > 0,05$). Porém, em Junho 1992, a taxa de filtração baseada no consumo de bacterioplâncton heterotrófico foi claramente inferior (ver Fig. 5.18).

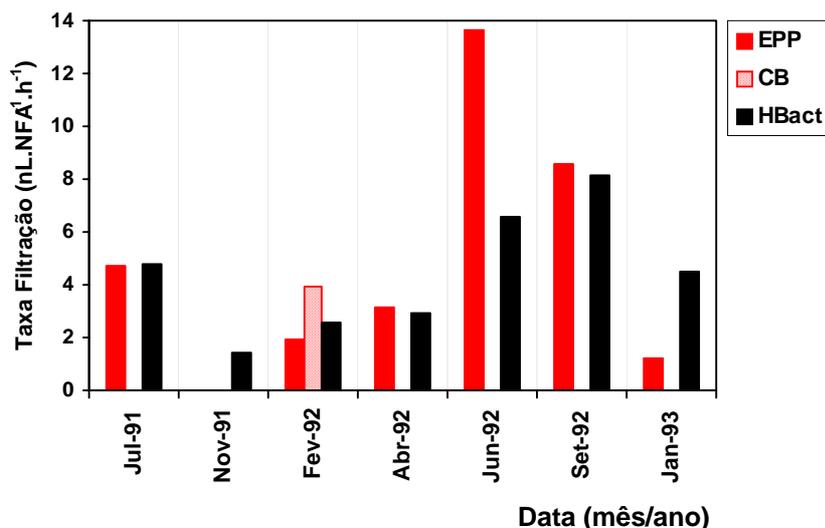


Figura 5.18 - Variação da taxa de filtração *per capita* da assembleia de nanoflagelados applastídicos, estimada com base na ingestão de diferentes tipos de presas, no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993. Legenda - CB: *Synechococcus*; EPP: picofitoplâncton eucariótico; HBact: bacterioplâncton heterotrófico.

A taxa de filtração *per capita* dos nanoflagelados applastídicos apresentou valores mínimos em períodos com biomassa picoplânctónica reduzida, geralmente inferior a $50 \mu\text{gC.L}^{-1}$, e temperatura igual ou inferior a 15°C e exibiu um declínio para biomassas de picoplâncton superiores a ca. $70 \mu\text{gC.L}^{-1}$ (ver Fig. 5.19 A). A relação entre a ingestão total de picoplâncton *per capita* e a biomassa de picoplâncton foi logarítmica e a inges-

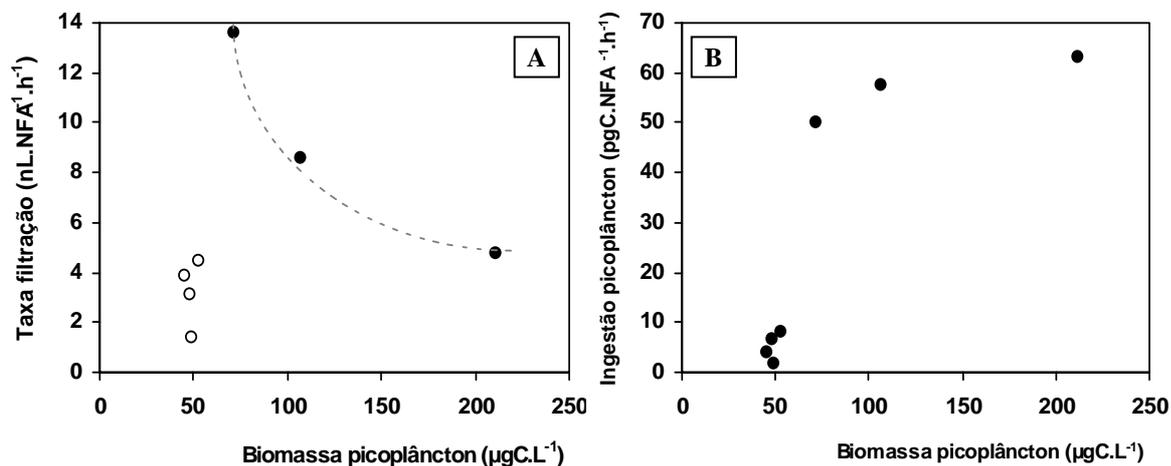


Figura 5.19 - (A) Relação entre a biomassa total de picoplâncton e a taxa de filtração *per capita* de nanoflagelados applastídicos ($\text{nL.NFA}^{-1}.\text{h}^{-1}$). \circ : temperatura igual ou inferior a 16°C ; \bullet : temperatura superior a 16°C . Linha cinzenta a tracejado ajustada visualmente; e (B) Relação entre a biomassa total de picoplâncton e a ingestão total de picoplâncton *per capita* ($\text{pgC.célula}^{-1}.\text{h}^{-1}$) da assembleia de nanoflagelados applastídicos (NFA) no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993.

tão *per capita* aumentou de forma notória para valores de biomassa entre ca. 50 (11,7-15,9°C) e 71 $\mu\text{gC.L}^{-1}$ (19,5°C) e apresentou uma estabilização relativa para valores de biomassa total de picoplâncton superiores a 71 $\mu\text{gC.L}^{-1}$ (25,1-25,8 °C; ver Tab. V.4 e Fig. 5.19 B).

3.2.6 Dieta alimentar do microzooplâncton

A ingestão de presas picoplanctónicas pela assembleia de nanoflagelados applastídicos variou entre 8 e 237 $\mu\text{gC.L}^{-1}\text{.d}^{-1}$, com um valor médio de $74,1\pm 30,9$ $\mu\text{gC.L}^{-1}\text{.d}^{-1}$, e apresentou valores máximos no final da Primavera-Verão e valores mínimos no Outono-Inverno. A eficiência de crescimento da assembleia de nanoflagelados applastídicos, estimada com base nos valores da produção e da ingestão de picoplâncton, variou entre 9% e 120% e apresentou um valor médio de $41\pm 16\%$. Os valores mínimos, entre 9 e 14%, foram observados nas experiências de Junho 1992 e de Verão (Julho 1991 e Setembro 1992) e coincidiram com uma ingestão de picofitoplâncton eucariótico superior (ver Fig. 5.20 A). A eficiência de crescimento dos nanoflagelados applastídicos apresentou valores intermédios, entre 20 e 30%, no Inverno (Fevereiro 1992 e Janeiro 1993) e valores máximos em Abril 1992 (81%) e Novembro 1991, onde foi estimado um valor superior a 100% (120%).

De uma forma geral, com excepção da experiência efectuada em Junho 1992, a ingestão foi dominada pelo consumo de bacterioplâncton heterotrófico que representou, em média, $80\pm 9\%$ da ingestão total. O contributo do picofitoplâncton eucariótico foi máximo em Junho 1992 (61%) e a ingestão de *Synechococcus* foi significativa apenas em Fevereiro 1992 onde representou 4,2% da ingestão total de picoplâncton (ver Fig. 5.20 A). A ingestão de picoplâncton pela assembleia de nanoflagelados applastídicos relacionou-se positiva e significativamente com a temperatura e com a biomassa e produção de picoplâncton ($p < 0,001$). Em média, a actividade alimentar destes protistas removeu $57\pm 4\%$ da produção de bacterioplâncton heterotrófico (42-72%; ver Capítulo IV, Fig. 4.10), $40\pm 4\%$ da produção de picofitoplâncton eucariótico (21-48%; ver Capítulo III, Fig. 3.40) e $63\pm 10\%$ da produção total de picoplâncton no interior da Ria Formosa.

A ingestão total de presas picoplanctónicas e nanoplanctónicas por planctontes com dimensões entre 10 μm e 100 μm , numericamente dominados por ciliados, variou entre 8 e 820 $\mu\text{gC.L}^{-1}\text{.d}^{-1}$, com um valor médio de 165 ± 112 $\mu\text{gC.L}^{-1}\text{.d}^{-1}$, e apresentou valores máximos em Julho 1991 e Junho 1992 e valores mínimos no período de Outono-Inverno (ver Fig. 5.20 B). A relação percentual entre a produção de ciliados e o consumo total de picoplâncton e nanoplâncton apresentou valores inferiores a 100% nas experiências efectuadas em Julho 1991 (4%) e Junho 1992 (21%) e foi superior a 100% nas restantes experiências atingindo valores máximos (511-542%) nas experiências efectuadas no Inverno.

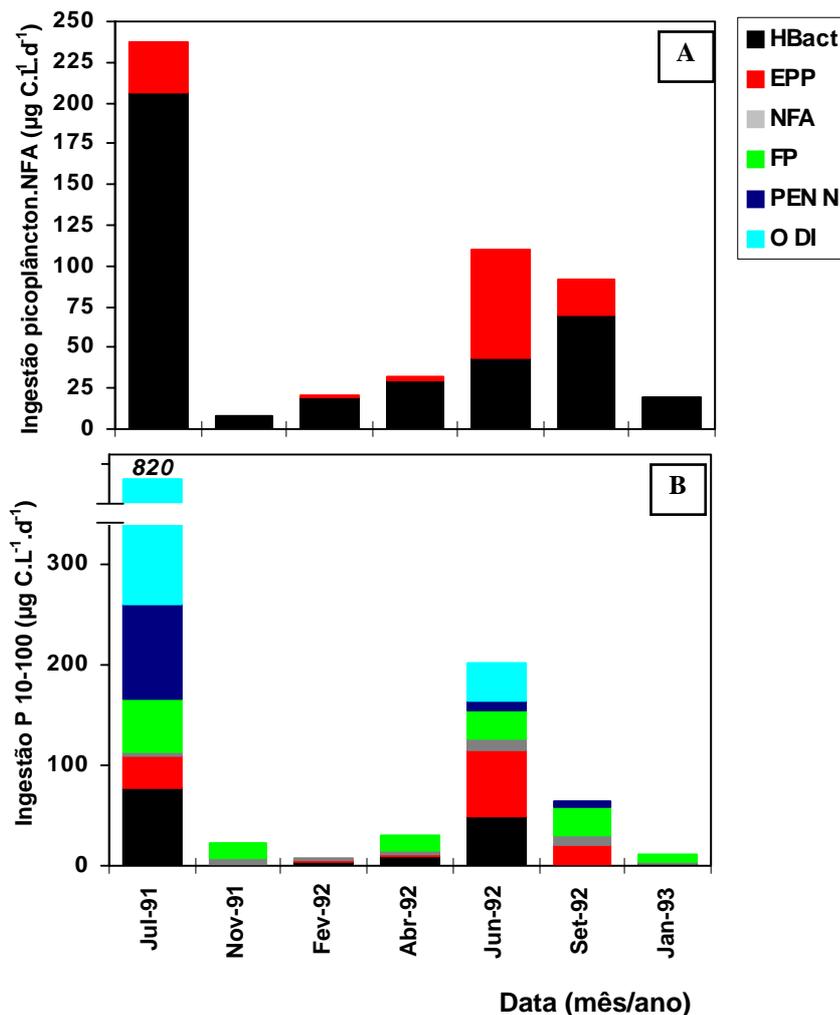


Figura 5.20 - Ingestão de diferentes tipos de presas ($\mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$) pela assembleia de nanoflagelados applastídicos (A) e por planctontes com dimensões entre 10 μm e 100 μm , dominados numericamente por ciliados (B) no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993. Legenda - CB: cianobactérias *Synechococcus*; EPP: picofitoplâncton eucariótico; FP: flagelados plastídicos; HBact: bacterioplâncton heterotrófico; NFA: nanoflagelados applastídicos; O DI: diatomáceas com exclusão de formas pinuladas não coloniais inferiores a 20 μm ; PENN: diatomáceas pinuladas não coloniais inferiores a 20 μm .

As contribuições médias de cada tipo de presa na dieta dos planctontes com dimensões entre 10 μm e 100 μm , foram, por ordem decrescente de importância, $36\pm 11\%$ (0-73%) para os flagelados plastídicos, 18 ± 6 (0-42%) para o bacterioplâncton heterotrófico, $17\pm 5\%$ (1-40%) para os nanoflagelados applastídicos, $13\pm 6\%$ (0-33%) para o picofitoplâncton eucariótico, $12\pm 10\%$ para as diatomáceas microplanctónicas e $4\pm 2\%$ (0-12%) para as diatomáceas pinuladas não coloniais inferiores a 20 μm . Os flagelados plastídicos representaram o principal componente da dieta dos planctontes com dimensões entre 10 μm e 100 μm em quatro das sete experiências (Novembro 1991,

Abril 1992, Setembro 1992 e Janeiro 1993), com contribuições entre 41 e 73% da ingestão total avaliada. Em Julho 1991, as diatomáceas representaram o principal alimento ingerido, com uma contribuição de 79% da ingestão total. Em Fevereiro 1992, a dieta alimentar avaliada experimentalmente foi dominada pela ingestão de presas heterotróficas (82%) e o consumo de bactérias heterotróficas e nanoflagelados applastídicos representaram 42% e 40% da ingestão total, respectivamente. Em Junho 1992, a dieta alimentar foi dominada pela ingestão de presas picoplânctónicas (57%) e o consumo de picofitoplâncton eucariótico e bacterioplâncton heterotrófico representaram 33% e 24% da ingestão total, respectivamente (ver Fig. 5.20 B).

As relações entre a temperatura e o consumo de picoplâncton ($p < 0,05$), nanoplâncton e a ingestão total ($p < 0,01$) efectuada por planctontes com dimensões entre 10 μm e 100 μm foram positivas e significativas. A relação entre o consumo de nanoplâncton e a biomassa e produção de nanoplâncton foram igualmente positivas e significativas ($p < 0,05$). Em média, a actividade alimentar destes planctontes removeu $73 \pm 15\%$ (0-110%) da produção de flagelados plastídicos, $66 \pm 18\%$ (0-100%) da produção de diatomáceas pinuladas não coloniais inferiores a 20 μm , $36 \pm 7\%$ (0-47%) da produção de picofitoplâncton eucariótico, $18 \pm 12\%$ (0-73%) da produção de dinoflagelados plastídicos inferiores a 20 μm , $14 \pm 10\%$ (0-64%) da produção total de diatomáceas (ver Capítulo III, Fig. 3.40), $16 \pm 7\%$ (0-55%) da produção de bacterioplâncton heterotrófico (ver Capítulo IV) e $52 \pm 9\%$ (20-81%) da produção de nanoflagelados applastídicos (ver Fig. 5.16).

O consumo de bacterioplâncton heterotrófico representou, em média, $47 \pm 8\%$ (27-75%) da ingestão total de picoplâncton e nanoplâncton efectuada por planctontes inferiores a 100 μm no interior da Ria Formosa. A ingestão total de picoplâncton por planctontes inferiores a 100 μm , somatório da ingestão de bacterioplâncton heterotrófico, picofitoplâncton eucariótico e *Synechococcus*, correlacionou-se de forma positiva e significativa com a produção total de picoplâncton no interior da Ria Formosa. A relação entre as duas variáveis traduziu-se num modelo de regressão linear (ver Fig. 5.21 A) com um declive não significativamente diferente de 1 ($1,00 \pm 0,04$) e uma ordenada na origem significativamente inferior a zero ($-18,12 \pm 6,36$). Assim, a nível global, os planctontes inferiores a 100 μm , dominados por protistas fagotróficos, consumiram 100% da produção de picoplâncton no interior da Ria Formosa e a ingestão de picoplâncton é positiva para valores de produção de picoplâncton superiores a $18,2 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$.

A ingestão total de nanoplâncton, somatório da ingestão de flagelados plastídicos, nanoflagelados applastídicos, diatomáceas pinuladas não coloniais inferiores a 20 μm e dinoflagelados inferiores a 20 μm , por planctontes inferiores a 100 μm correlacionou-se de forma positiva e significativa com a produção total de nanoplâncton no interior da Ria Formosa. A relação entre estas variáveis traduziu-se num modelo de regressão linear com uma ordenada na origem não significativamente diferente de zero e um

declive de $0,73 \pm 0,07$ (ver Fig. 5.22), significativamente inferior ao declive do modelo anterior (ver Fig. 5.21 B). Assim, a nível global, os planctontes inferiores a $100 \mu\text{m}$, dominados por protistas fagotróficos, consumiram 73% da produção de nanoplâncton no interior da Ria Formosa.

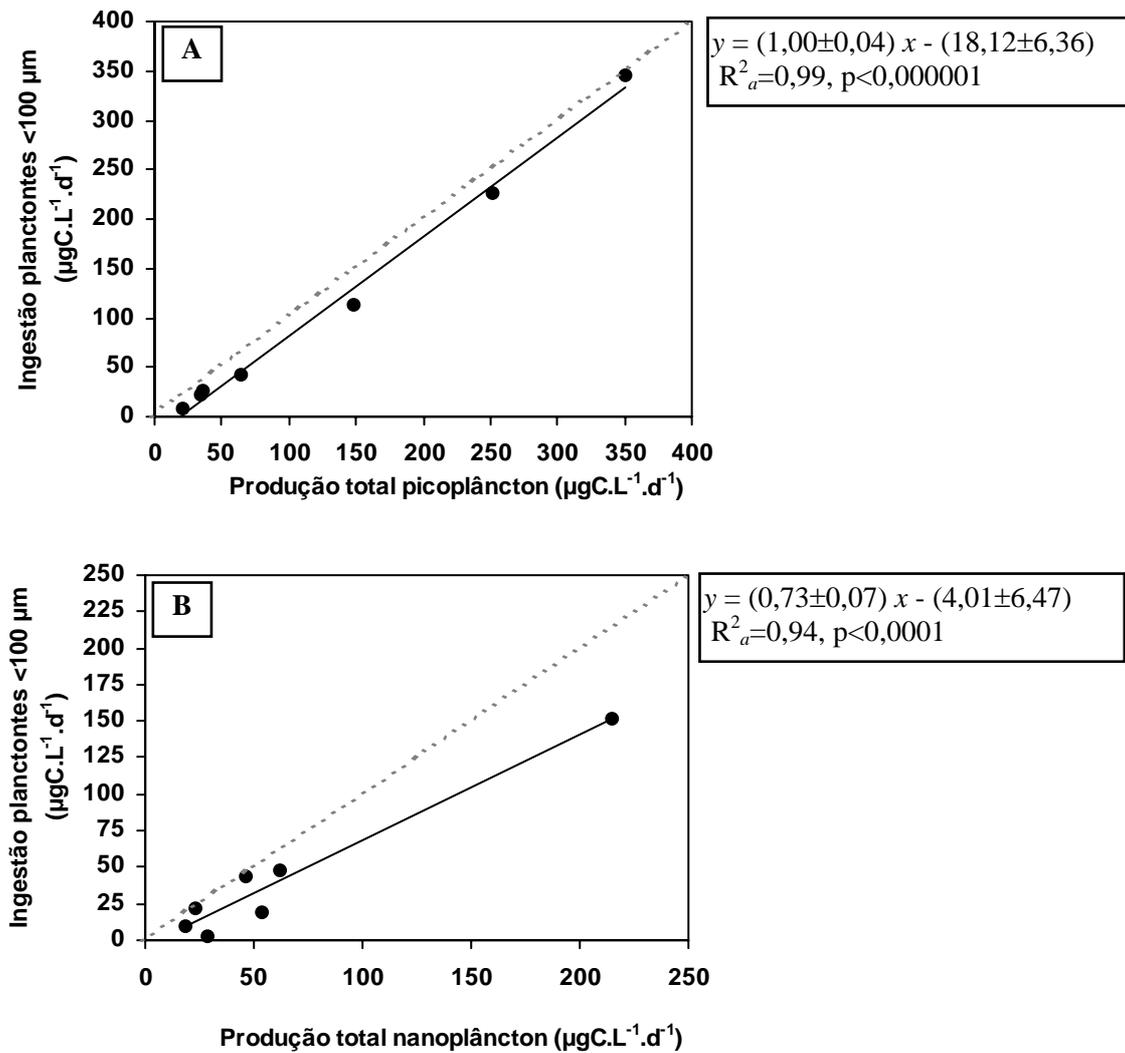


Figura 5.21 - (A) Relação entre a produção total de picoplâncton e a ingestão total de picoplâncton por planctontes inferiores a $100 \mu\text{m}$; e **(B)** Relação entre a produção total de nanoplâncton e a ingestão total de nanoplâncton por planctontes inferiores a $100 \mu\text{m}$ no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), entre Julho 1991 e Janeiro 1993. A linha descontínua cinzenta indica $y=x$ e as linhas contínuas negras representam as relações lineares entre o consumo e a produção de picoplâncton e nanoplâncton.

4. Discussão

4.1 Variabilidade espacial

4.1.1 Abundância e biomassa de protistoplâncton fagotrófico

As Estações Laguna e Barra, localizadas no interior da bacia oeste do sistema lagunar Ria Formosa e numa região fronteira em contacto com a zona costeira adjacente, respectivamente, apresentaram valores de abundância e biomassa de nanoflagelados applastídicos e ciliados significativamente distintos, cerca de duas a três vezes superiores no interior da laguna. Os valores médios anuais para a abundância e biomassa de nanoflagelados applastídicos variaram entre $1,6 \pm 0,1 \times 10^6$ células.L⁻¹ e $2,9 \pm 0,1 \times 10^6$ células.L⁻¹ e entre $2,6 \pm 0,2$ µgC.L⁻¹ e $5,7 \pm 0,3$ µgC.L⁻¹ nas Estações Barra e Laguna, respectivamente. Os valores médios anuais para a abundância e biomassa de ciliados variaram entre $12,4 \pm 1,1 \times 10^3$ células.L⁻¹ e $39,4 \pm 1,8 \times 10^3$ células.L⁻¹ e entre $24,6 \pm 5,0$ µgC.L⁻¹ e $73,2 \pm 5,1$ µgC.L⁻¹ nas Estações Barra e Laguna, respectivamente. Porém, é importante referir que estas estimativas não incluíram o contributo de ciliados menos abundantes e de dinoflagelados heterotróficos, dominantes a nível da biomassa dos protistas fagotróficos em alguns sistemas marinhos (Levinsen *et al.*, 1999; Levinsen & Nielsen, 2002).

A ocorrência de valores de abundância ou biomassa de protistas fagotróficos superiores no interior da Ria Formosa, igualmente referida para a Ria Formosa (Thiele-Gliesche, 1992) e para outros sistemas costeiros protegidos (Sherr *et al.*, 1984; Revelante & Gilmartin, 1987; Sanders, 1987; Leakey *et al.*, 1992; Martin & Montagnes, 1993; Verity *et al.*, 1993b; Urrutxurtu *et al.*, 2003), provavelmente reflectiu a maior disponibilidade de alimento (picoplâncton, nanoplâncton e micropoplâncton; ver Fig. 5.1) e a redução das perdas por advecção horizontal no interior da Ria Formosa. Porém, alguns sistemas costeiros protegidos apresentam valores máximos em regiões intermédias (Urrutxurtu *et al.*, 2003) e valores reduzidos nas regiões mais interiores devido à intensificação da predação exercida pela comunidade bentónica (Krsinic, 1987; Lam-Hoai *et al.*, 1997).

Tal como referido em outros sistemas, a assembleia de nanoflagelados applastídicos foi dominada por células com dimensões inferiores a 3 µm (Wright & Coffin, 1984a,b; Kuosa & Kivi, 1989; Vaqué *et al.*, 1992). As abundâncias de nanoflagelados obtidas na Estação Laguna são comparáveis aos valores referidos por Caetano (1999) para estações localizadas no sector oeste da Ria Formosa. No geral, os valores obtidos nas duas estações ($0,5-9,1 \times 10^6$ células.L⁻¹) enquadram-se igualmente na gama referida para diversos sistemas costeiros protegidos (Fenchel, 1982b; Sherr *et al.*, 1984; Davis & Sieburth, 1984; Andersen & Sorensen, 1986; Fritz, 1986; Coffin & Sharp, 1987; Wright *et al.*, 1987; Dolan & Coats, 1990; Galvão, 1990; Galvão & Fritz, 1991; Wikner &

Hagstrom, 1991; Vaqué *et al.*, 1992; Coffin & Connolly, 1997; Brandt & Sleight, 2000; Urrutxurtu *et al.*, 2003) e expostos (Linley *et al.*, 1983; Weisse, 1989; McManus & Fuhrman, 1990; Kuuppo, 1994; Solic & Krstulovic, 1994; Tanaka *et al.*, 1997; Vaqué *et al.*, 1997; Solic *et al.*, 1998; Tanaka & Taniguchi, 1999; Sanders *et al.*, 2000; Lee *et al.*, 2001; Tsai *et al.*, 2005), com valores geralmente entre $0,2 \times 10^6$ e 10×10^6 células.L⁻¹.

Os valores de biomassa de nanoflagelados applastídicos ($0,8-22,3 \mu\text{gC.L}^{-1}$) são comparáveis aos referidos para ambientes costeiros expostos (Linley *et al.*, 1983; Nielsen & Richardson, 1989; Soto *et al.*, 1993; Solic & Krstulovic, 1994, 1995; Wallberg *et al.*, 1999) e protegidos (Sherr *et al.*, 1986b; Wright *et al.*, 1987; Tobiensen, 1991; Abreu *et al.*, 1992; Coffin & Connolly, 1997; Ferrier-Pagès & Gattuso, 1997), com valores máximos geralmente entre 3 e $30 \mu\text{gC.L}^{-1}$. Porém, alguns sistemas apresentam biomassas médias ou máximas de nanoflagelados applastídicos notoriamente superiores, que atingem valores entre $39 \mu\text{gC.L}^{-1}$ (Verity *et al.*, 1999) e ca. $300 \mu\text{gC.L}^{-1}$ (Galvão, 1990; van Duyl *et al.*, 1990; Tobiensen, 1991; Brussard *et al.*, 1995). Tal como referido para outros sistemas, a biomassa de nanoflagelados applastídicos foi significativamente inferior à biomassa de ciliados (Linley *et al.*, 1983; Tobiensen, 1991; Abreu *et al.*, 1992; Brussard *et al.*, 1995; Uitto *et al.*, 1997; Witek *et al.*, 1997).

A abundância e biomassa de ciliados nas Estações Laguna ($5-86 \times 10^3$ células.L⁻¹ e $2-328 \mu\text{gC.L}^{-1}$) e Barra ($2-28 \times 10^3$ células.L⁻¹ e $2-148 \mu\text{gC.L}^{-1}$) foi notoriamente inferior aos valores referidos por Thiele-Gliesche (1992) para a Ria Formosa (ver Tab. V.6). Esta discrepância pode ser explicada devido à metodologia utilizada pela autora. De facto, de acordo com Sime-Ngando *et al.* (1990) e Strom (1991), a concentração inicial de amostras não fixadas por uma rede de pequenas dimensões ($10 \mu\text{m}$), processo utilizado por Thiele-Gliesche (1992), pode resultar em perdas de 15 a 56% da abundância de ciliados. Adicionalmente, a análise de amostras em microscopia de inversão não permite a avaliação quantitativa dos nanociliados (Sherr *et al.*, 1986b; Stoecker *et al.*, 1989), em especial de formas sem cílios orais conspícuos, por vezes com dimensões mínimas entre 8 e $10 \mu\text{m}$. Em média, os nanociliados aloricados representaram entre 28 e 33% da abundância de ciliados nas Estações Laguna e Barra, respectivamente.

No geral, as abundâncias e biomassas de ciliados obtidas na Estação Laguna enquadram-se na gama superior de valores referidos para diversos sistemas costeiros protegidos (ver Tab. V.6). Com excepção do estudo de Sherr *et al.* (1986b), os estudos constantes na Tabela V.6 utilizaram microscopia de inversão para a quantificação dos ciliados, facto que pode ter subestimado a concentração de nanociliados aloricados (ver Sherr *et al.*, 1986b). Porém, a observação de abundâncias superiores aos máximos observados neste estudo foi efectuada em onze sistemas estuarinos ($92-2079 \times 10^3$ células.L⁻¹; ver Tab. V.6). Em observações recentes da zona costeira adjacente à Ria

Tabela V.6 - Distribuição dos valores mínimo, máximo e médio (entre parêntesis) da abundância ($\times 10^3$ células.L⁻¹) e biomassa ($\mu\text{gC.L}^{-1}$) de ciliados em diversos sistemas costeiros protegidos. S: apenas nanociliados aloricados; T: apenas tintinídeos; *: não inclui tintinídeos.

Sistema, localização	Abundância	Biomassa	Referência
Gulmarfjord, Suécia	0,0002-0,07 T	-	Hedin, 1975
Long Island Sound, EUA	0,4-12,5 T	-	Capriulo & Carpenter 1980
Baía Narragansett, EUA	0,03-13,9 T	-	Hargraves 1981
Baía de Kiel, Alemanha	0,02-92,0	1-56	Smetacek 1981
Laguna de Veneza, Itália	(17,0)	-	Sorokin 1981
The Solent, Reino Unido	1,3-6,5	0,6-6,1 (1,7)	Burkill 1982
Fjord Oslo, Suécia	2,2-14,7	-	Paasche & Kristiansen 1982
Long Island Sound, EUA	1,1-12,6	-	Capriulo & Carpenter 1983
Estuário Rio Pó, Adriático	0,22-56,0	-	Revelante & Gilmartin 1983
Estuário Ems-Dollard, Holanda	0-80 T	-	Admiraal <i>et al.</i> 1985
Limfjorden, Dinamarca	1-162 (17,0)	-	Andersen & Sorensen 1986
Duplin River, EUA	0-185 S	0-36,8 (S)	Sherr <i>et al.</i> 1986b
Baía Sul Noruega, Noruega	0,8-2079	max 2500 T	Dale & Dahl 1987
Ria Pontevedra, Espanha	1-56 *	-	Figueiras & Niell 1987a
B. Passamaquoddy e Fundy, Can.	0,1-5,5 T	-	Middlebrook <i>et al.</i> 1987
Estuário Gulf of Maine, EUA	-	0,4-33,0 (7,6)	Revelante & Gilmartin 1987
Estuário Damariscotta, EUA	1-540	-	Sanders 1987
Baía Narragansett, EUA	max. 270 (3,2) T	max 87 (8) T	Verity 1987
Estuário Pullavazhi, Índia	0,05-0,2 T	-	Srinivasan <i>et al.</i> , 1988
Baía Chesapeake, EUA	3-23	5-16	Dolan & Coats 1990
Estuário Rhode River, EUA	10-400 (7,4)	-	Dolan & Gallegos 1991
Rias Baixas, Espanha	10-100	-	Figueiras & Pazos 1991
Estuário Laguna Patos, Brazil	-	4,0-35,0	Abreu <i>et al.</i> 1992
Estuário Baía Blanca, Argentina	0,5-11,3 T	-	Barría de Cao, 1992
Southampton Water, Reino Unido	0,7-16	1,4-219	Leakey <i>et al.</i> , 1992
Ria Formosa (interior Sector W)	0,2-23,44(1,4-4,1)	0,2-33,8 (4-8)	Thiele-Gliesche 1992
Ria Formosa (Barra), Portugal	0,002-3,2 (0,8)	0,004-15,1 (2)	Thiele-Gliesche 1992
Estuário de Hudson, EUA	10-35	-	Vaqué <i>et al.</i> 1992
Estuário Nueces, EUA	5-400 (38)	-	Buskey 1993
Indian Arm, Canada	0,6-7,9	0,4-6,9	Martin & Montagnes 1993
Wassaw Sound, EUA	4-40	-	Verity <i>et al.</i> 1993b
Baía Hiroshima, Japão	max 20,0	-	Kamyama 1994
Estuário St. Lawrence, Canadá	0,2-19,0 (3,1)	0,2-51,6	Sime-Ngando <i>et al.</i> 1995
Baía Hiroshima, Japão	0,02-5,7 (0,4) T	-	Kamyama & Tsujino 1996
Baias Long Island, EUA	max > 20	-	Lonsdale <i>et al.</i> 1996
Estuário Lena, Rússia	(0,9-6,2)	-	Sorokin & Sorokin 1996
Ellis Fjord, Antartida	<0,02-2,2	-	Grey <i>et al.</i> 1997
Laguna Thau, França	(0,08) T	-	Lam-Hoai <i>et al.</i> 1997
Baía Chesapeake, EUA	(3,0)	(12,7)	Parke & Choi 1997
Lagoas costeiras Atlântico, França	10-300	64,0	ver Dupuy <i>et al.</i> 1999
Estuário Schelde, Holanda	max 450,0 (65)	-	Muylaert <i>et al.</i> 2000
Estuário Parangipettai, Índia	0,002- 0,4 T	0,02-3,0 T	Godhantaraman 2002
Estuário Nervión, Espanha	0,1-540,0	-	Urrutxurtu <i>et al.</i> , 2003
Ria de Ferrol, Espanha	(12,5)	-	Bode <i>et al.</i> 2005
Ria Formosa (interior Sector W)	5-86 (39)	2-328 (69)	presente estudo
Ria Formosa (Barra), Portugal	2-28 (11)	2-148 (24)	presente estudo

Formosa (Praia de Faro), biomassas de ciliados superiores ao valor máximo detectado neste estudo, entre 197,2 e 345 $\mu\text{gC.L}^{-1}$, dominadas por *Stenosemella* sp. e *Strombidium* sp., foram observadas em 11 Março 2003 e 12 Março 2005, em situação de “pós-bloom” de Primavera (Barbosa, dados não publicados).

As abundâncias de tintinídeos detectadas neste estudo ($0-48,3 \times 10^3$ células. L^{-1}) foram elevadas relativamente à gama geralmente referida para sistemas estuarinos (ver Tab. V.6). Todavia, valores máximos superiores aos observados ($118-729 \times 10^3$ células. L^{-1}) foram referidos por Admiraal & Venekamp (1986), Dale & Dahl (1987) e Verity (1987). As abundâncias de tintinídeos referidas por Pinto (1993) para a plataforma algarvia (Abril-Maio 1992) foram notoriamente reduzidas ($1-15$ células. L^{-1}) e, em conjunto com a composição específica dominada por *Dictyocysta reticulata*, reflectem uma situação pontual de grande influência oceânica na plataforma algarvia. As abundâncias de *Mesodinium rubrum*, entre 0 e $73,6 \times 10^3$ células. L^{-1} , são similares às referidas para diversos sistemas costeiros expostos (Montagnes & Lynn, 1989) e protegidos (Leakey *et al.*, 1992; Kifle & Purdie, 1993; Sanders, 1995; Crawford *et al.*, 1997; Litaker *et al.*, 2002b). Valores notoriamente superiores, entre 100 e 4000×10^3 células. L^{-1} , foram observados durante “blooms” em vários sistemas costeiros (Lindholm, 1981; Owen *et al.*, 1992; Garcia *et al.*, 1993; Bulit *et al.*, 2004), incluindo a costa portuguesa (Sampayo & Cabeçadas, 1981; Cabeçadas *et al.*, 1983).

De uma forma geral, em sistemas costeiros expostos, os valores de abundância (Rassoulzadegan & Gostan, 1976; Leppanen & Bruun, 1986; Montagnes *et al.*, 1988; Stoecker *et al.*, 1989; Quevedo & Anadón, 2000; Ota & Taniguchi, 2003; Setala & Kivi, 2003) e biomassa (Beers & Stewart, 1970; Linley *et al.*, 1983; Leppanen & Bruun, 1986; Rassoulzadegan *et al.*, 1988; Stoecker *et al.*, 1989; Revelante & Gilmartin, 1990; Lynn *et al.*, 1991; Nielsen & Kiorboe, 1994; Edwards & Burkill, 1995; Witek, 1998; Wallberg *et al.*, 1999; Rodriguez *et al.*, 2000; Zhang & Wang, 2000; Levinsen & Nielsen, 2002; Ota & Taniguchi, 2003) de ciliados são menores, com valores máximos geralmente inferiores a ca. 10×10^3 células. L^{-1} e $30 \mu\text{gC.L}^{-1}$. Contudo, alguns sistemas costeiros expostos podem apresentar valores superiores aos valores máximos detectados na Estação Barra ($20-50 \times 10^3$ células. L^{-1} e $96-400 \mu\text{gC.L}^{-1}$; Tamigneaux *et al.*, 1997; Vaqué *et al.*, 1997; Modigh, 2001; Setalla & Kivi, 2003).

A dimensão dos ciliados dominantes é geralmente considerada um indicador do estado trófico dos sistemas aquáticos e a dominância de nanociliados, considerados bacterívoros, é geralmente referida para diversos sistemas eutróficos (Beaver & Crisman, 1982; Laybourn-Parry *et al.*, 1992; Muylaert *et al.*, 2000; Urrutxurtu *et al.*, 2003). Porém, neste estudo, o contributo médio dos nanociliados aloricados para a abundância de ciliados variou entre 28 e 33% e não foi significativamente diferente nas duas estações ($p > 0,05$). A contribuição dos ciliados mixotróficos com exclusão de

Mesodinium rubrum, que representaram em média, 19-22% da abundância e 26-27% da biomassa de ciliados, foi similar aos valores referidos para diversos sistemas costeiros marinhos, geralmente entre 10 e 50% (ver Pitta & Giannakourou, 2000 e referências associadas; Modigh, 2001). Todavia, foi claramente superior às estimativas apresentadas para alguns sistemas estuarinos com elevada turbidez (Dolan & Coats, 1990; Laybourn-Parry *et al.*, 1992; Urrutxurtu *et al.*, 2003).

As assembleias de ciliados nas duas estações foram dominadas por formas sem lóricas, padrão observado na maior parte dos sistemas aquáticos (ver revisão de Pierce & Turner, 1992). A reduzida contribuição relativa de ciliados não pertencentes à Sub-Classe Choreotrichia foi igualmente referida para vários sistemas costeiros (Dolan & Coats, 1990; Leakey *et al.*, 1993; Vaqué *et al.*, 1997). Porém, a dominância de tintinídeos foi referida para alguns ambientes costeiros (Burkill, 1982; Capriulo & Carpenter, 1980; Verity, 1987; Kamiyama, 1994; Zhang & Wang, 2000). A contribuição relativa dos tintinídeos para a abundância (13 *versus* 19%) e biomassa de ciliados (28% *versus* 40%, ver Fig. 5.2) foi significativamente superior na Estação Laguna. O aumento da contribuição relativa de tintinídeos foi igualmente observado em regiões mais eutrofizadas de diversos sistemas costeiros (Sorokin, 1981; Burkill, 1982; Revelante *et al.*, 1985; Revelante & Gilmartin, 1987; Kamiyama, 1994), embora nas zonas superiores dos estuários se verifique, por vezes, uma redução deste grupo (Urrutxurtu *et al.*, 2003). Este padrão pode reflectir a maior disponibilidade de nanoplâncton (Kamiyama, 1994) e/ou de predadores do nanoplâncton que podem ser igualmente ingeridos pelos tintinídeos (Stoecker & Evans, 1985; Revelante & Gilmartin, 1987). De facto, a disponibilidade total de nanoplâncton e de vários componentes nanoplânctónicos foi significativamente superior na Estação Laguna (ver Fig. 5.1). Adicionalmente, dada a sua elevada densidade específica celular, a observação de concentrações elevadas de tintinídeos ocorre geralmente em ambientes com forte turbulência (Capriulo & Carpenter, 1983).

Ao contrário dos tintinídeos, cuja dieta é limitada pela dimensão oral da lórica (Spitler, 1973; Heinbokel, 1978b), os microciliados aloricados, cuja contribuição foi significativamente superior na Estação Barra ($p < 0,01$), podem ingerir presas de maiores dimensões, como diatomáceas cêntricas coloniais ou microciliados aloricados (Smetacek, 1981; Gifford, 1985; Sime-Ngando *et al.*, 1995; Urrutxurtu *et al.*, 2003). Neste contexto, é interessante lembrar que, apesar da disponibilidade total de fitoplâncton ser superior na Estação Laguna, a proporção do microfitoplâncton para a biomassa total de fitoplâncton foi superior na Estação Barra relativamente à Estação Laguna (46% *versus* 36%, ver Capítulo III, Fig. 3.10).

As espécies dominantes de microciliados aloricados (*Strombidium cf. oculatum*) e de tintinídeos (*Tintinnopsis cf. rotundata* no interior e *Stenosemella* spp. no exterior da

laguna) no estudo de Thiele-Gleische (1992) foram igualmente importantes no presente estudo e, no conjunto, representaram em média 56% da biomassa de ciliados na Estação Laguna (ver Fig. 5.2). Os géneros de tintínídeos referidos são classificados como neríticos e geralmente dependem do ambiente sedimentar para a construção da lórica e/ou deposição dos cistos de descanso (Pierce & Turner, 1993). A dominância da comunidade de ciliados por um reduzido número de espécies é uma característica observada em diversos sistemas marinhos (Montagnes *et al.*, 1988; Rassoulzadegan *et al.*, 1988; Lynn *et al.*, 1991) e pode relacionar-se com a rápida resposta numérica de determinadas espécies sob condições favoráveis (Lynn *et al.*, 1991).

4.1.2 Crescimento e produção de protistoplâncton fagotrófico

A assembleia de nanoflagelados applastídicos apresentou taxas de crescimento elevadas (0,028-0,070 h⁻¹, 0,048±0,006 h⁻¹), equivalentes a períodos de duplicação entre 9,9 e 24,8 h. Estas taxas de crescimento foram superiores às observadas para o bacterioplâncton heterotrófico (0,015-0,039 h⁻¹, 0,030±0,004 h⁻¹, ver Capítulo IV, Fig. 4.7), principal componente da dieta alimentar destes protistas, e idênticas às taxas de crescimento do fitoplâncton (0,016-0,079 h⁻¹, 0,040±0,008 h⁻¹, ver Capítulo III, Fig. 3.37). As taxas de crescimento obtidas foram similares às referidas para a assembleia de nanoflagelados applastídicos em diversos sistemas costeiros protegidos (Sherr *et al.*, 1984; Galvão, 1990; Galvão & Fritz, 1991; Ferrier-Pagès & Gattuso, 1997) e expostos (Landry *et al.*, 1984; Kuuppo-Leinikki, 1990; Solic & Krstulovic, 1994, 1995). Porém, alguns sistemas apresentam valores máximos superiores a 0,10 h⁻¹, equivalentes a tempos de duplicação inferiores a 7 h (Weisse & Scheffel-Moser, 1991; Wallberg *et al.*, 1999; Ferrier-Pagès & Furla, 2001). A ocorrência de taxas de crescimento máximas notoriamente inferiores foi observada em diversos sistemas costeiros expostos (<0,025 h⁻¹, Verity & Vernet, 1992; Witek *et al.*, 1997; Samuelsson & Andersson, 2003).

As taxas de crescimento *in situ* da assembleia de nanoflagelados applastídicos representaram apenas 28±4% (14-41%) das taxas máximas previstas pelo modelo de Hansen *et al.* (1997). As taxas máximas de crescimento de diversas espécies, obtidas laboratorialmente, atingem valores até 0,25 h⁻¹ (ver Eccleston-Parry & Leadbeater, 1994 e referências associadas). No geral, esta diferença pode reflectir a limitação do crescimento no ambiente natural, discutida posteriormente, ou resultar da selecção laboratorial de espécies particularmente oportunistas (ver Galvão, 1990).

A produção da assembleia de flagelados applastídicos representou apenas entre 6 e 43%, em média 20±5%, da produção total do protistoplâncton fagotrófico. Os valores obtidos, entre 6,1 e 25,6 µgC.L⁻¹.d⁻¹, com uma média de 13,9±3,2 µgC.L⁻¹.d⁻¹, são comparáveis aos referidos para diversos ambientes costeiros protegidos (Sherr *et al.*, 1984; Sherr *et al.*, 1986b; Galvão, 1990; Coffin & Connolly, 1997; Ferrier-Pagès & Gattuso, 1997; Ferrier-Pagès & Furla, 2001) e expostos (Landry *et al.*, 1984; Hagstrom *et al.*, 1988; Solic &

Krstulovic, 1995; Tsai *et al.*, 2005), geralmente inferiores a 25 $\mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$. A produção de nanoflagelados applastídicos representou entre 4 e 51%, em média $22\pm 6\%$ da produção do bacterioplâncton heterotrófico, valor inferior ao referido para diversos sistemas costeiros (29-39%; Galvão, 1990; Solic & Krstulovic, 1995; Coffin & Connolly, 1997).

Os ciliados, com exclusão de *Mesodinium rubrum*, apresentaram uma taxa de crescimento líquida significativamente inferior aos nanoflagelados applastídicos ($p < 0,05$), entre 0,010 e 0,044 h^{-1} ($0,023\pm 0,004 \text{ h}^{-1}$), equivalente a períodos de duplicação (DT) entre 22,0 e 67,3 h, com um valor médio de 39,8 h. Estes valores são similares aos referidos para a comunidade de ciliados em diversos ambientes costeiros protegidos (McManus & Ederington-Cantrell, 1992; Thiele-Gliesche, 1992; Leakey *et al.*, 1994b; Lonsdale *et al.*, 1996; Ferrier-Pagès & Gattuso, 1997) e expostos (Tumantseva & Kopylov, 1985; Verity *et al.*, 1993a; Pérez *et al.*, 1997; Wallberg *et al.*, 1999; Granéli & Turner, 2002), geralmente inferiores a 0,03-0,05 h^{-1} . Contudo, alguns estudos de sistemas marinhos (0,060-0,104 $\text{h}^{-1} \cong 7 \text{ h} < \text{DT} < 12 \text{ h}$; Verity *et al.*, 1993b; Wallberg *et al.*, 1999) e dulçaquícolas (0,080-0,095 $\text{h}^{-1} \cong 7 \text{ h} < \text{DT} < 9 \text{ h}$; Carrick *et al.*, 1982; Carrias *et al.*, 2001; Nakano *et al.*, 2001) reportam taxas máximas de crescimento dos ciliados notoriamente superiores. As taxas de crescimento dos ciliados no sector oeste da Ria Formosa referidas por Thiele-Gliesche (1992) foram superiores, mas não significativamente distintas, das obtidas neste estudo.

As taxas de crescimento obtidas para os tintinídeos são comparáveis às referidas para diversos ambientes costeiros (Verity, 1986b; Heinbokel, 1988; Rassoulzadegan *et al.*, 1988; Gilron & Lynn, 1989b). Contudo, o valor máximo obtido para os tintinídeos, dominados por *Tintinnopsis cf. rotundata* (0,044 h^{-1}), foi claramente inferior aos valores máximos referidos para diversas espécies de tintinídeos por Stoecker *et al.* (1983), Andersen & Sorensen (1986), Verity (1986b) e Gilron & Lynn (1989b), geralmente entre 0,060 e 0,117 h^{-1} (DT, 5,9-11,6 h). Os valores da taxa de crescimento dos ciliados aloricados (0,01-0,051 h^{-1}) enquadram-se nos valores referidos por Dolan (1991b), Nielsen & Kiorboe (1994) e Pérez *et al.* (1997). Porém, o valor máximo obtido foi inferior aos valores máximos referidos para diversas espécies ou classes dimensionais de ciliados aloricados marinhos (Stoecker *et al.*, 1983; Smetacek, 1984; Tumantseva & Kopylov, 1985; Andersen & Sorensen, 1986; Sheldon *et al.*, 1986; Dolan, 1991b; Nielsen & Kiorboe, 1994), entre 0,070 e 0,173 h^{-1} (DT, 4-10 h). No caso de *Mesodinium rubrum*, uma espécie extremamente sensível e raramente cultivada com sucesso, as taxas de crescimento máximas obtidas neste estudo (0,055 h^{-1}) são notoriamente superiores aos valores máximos referidos para estirpes polares (ca. 0,008 h^{-1} , 0-2°C; Johnson & Stoecker, 2005) e temperadas (0,022 h^{-1} , 15°C; Yih *et al.*, 2004).

As taxas de crescimento *in situ* da comunidade de ciliados foram inferiores às taxas máximas de crescimento referidas para diversas espécies de ciliados marinhos (ver Montagnes, 1993, 1996 e referências associadas; Kamiyama, 1997), incluindo espécies com volumes celulares similares aos observados da Ria Formosa, que podem atingir

períodos de duplicação de 4 h. De facto, a taxa de crescimento da comunidade de ciliados representou, em média, $48 \pm 18\%$ (15-147%) das taxas máximas previstas pelo modelo de Muller & Geller (1993). Porém, dada a relação inversa entre a taxa máxima de crescimento e o volume celular (Montagnes *et al.*, 1988; Muller & Geller, 1993; Nielsen & Kiorboe, 1994) e o elevado volume celular médio dos tintinídeos, a taxa de crescimento dos nanociliados aloricados foi a que mais se afastou da taxa máxima ($34 \pm 9\%$, 0-68%) e a taxa de crescimento dos tintinídeos foi a mais próxima da máxima prevista pelo modelo referido ($102 \pm 26\%$, 41-217%).

No geral, esta diferença pode reflectir a limitação do crescimento dos ciliados no ambiente natural, discutida posteriormente, resultar da selecção laboratorial de espécies particularmente oportunistas ou reflectir a acção diferencial de factores de remoção da biomassa no tratamento experimental $<100 \mu\text{m}$. Tal como previamente referido (ver Capítulo II, Secção 2.2.10), as taxas de crescimento dos ciliados integraram o efeito do stress físico imposto pela manipulação experimental e a predação eventualmente exercida por micrometazoários, dinoflagelados fagotróficos ou mesmo ciliados. Neste contexto, parece mais provável que a predação seja mais intensa sobre os nanociliados e menos intensa sobre os tintinídeos, facto que pode explicar a menor proximidade entre as taxas de crescimento *in situ* e as taxas de crescimento máximas previstas no caso dos nanociliados e e maior proximidade no caso dos tintinídeos.

A produção total dos ciliados representou entre 57 e 94%, em média, $80,1 \pm 5\%$, da produção total do protistoplâncton fagotrófico. A comparação dos valores obtidos neste estudo ($29,9\text{-}134,2 \mu\text{gC.L}^{-1}\text{.d}^{-1}$; $65,2 \pm 16,1 \mu\text{gC.L}^{-1}\text{.d}^{-1}$) com os resultados disponíveis para ambientes semelhantes é dificultada pela utilização de diferentes estratégias de quantificação da biomassa dos ciliados e de avaliação do seu crescimento. A análise directa do crescimento da comunidade de ciliados em ambientes costeiros protegidos (McManus & Ederington-Cantrell, 1992; Thiele-Gliesche, 1992; Verity *et al.*, 1993b; Lonsdale *et al.*, 1996) e expostos (Verity & Vernet, 1992; Nielsen & Kiorboe, 1994; Levinsen *et al.*, 1999; Wallberg *et al.*, 1999) foi efectuada apenas num reduzido número de estudos. Adicionalmente, a avaliação de apenas grupos específicos, como os tintinídeos (Stoecker *et al.*, 1983; Verity, 1986b; Gilron & Lynn, 1989b), nanociliados aloricados (Sherr *et al.*, 1986b) ou ciliados aloricados (Dolan, 1991b; Pérez *et al.*, 1997), foi efectuada em alguns sistemas. Assim, vários estudos recorrem aos modelos de previsão de Montagnes *et al.* (1988) ou Muller & Geller (1993) para estimar, indirectamente, a produção de ciliados.

A produção de ciliados, avaliada directamente (Nielsen & Kiorboe, 1994) ou estimada indirectamente (Leppanen & Bruun, 1986; Montagnes *et al.*, 1988; Nielsen & Kiorboe, 1994; Witek, 1998; Modigh, 2001), geralmente varia entre $1 \mu\text{gC.L}^{-1}\text{.d}^{-1}$ e $30 \mu\text{gC.L}^{-1}\text{.d}^{-1}$, valores claramente inferiores aos obtidos no interior da Ria Formosa. No geral, estes valores elevados de produção devem-se não a uma elevada taxa de crescimento mas a

uma biomassa relativamente elevada. Uma situação similar foi igualmente observada por Leakey *et al.* (1992) numa estação interior do Estuário de Southampton (Reino Unido). Neste sistema, Leakey *et al.* (1992) estimam valores máximo e médio de produção de ciliados de $141,0 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$ e $24,6 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$, próximos dos obtidos no presente estudo. De acordo com o estudo de Sherr *et al.* (1986b), só a produção dos nanociliados aloricados, componente geralmente negligenciada na maior parte dos estudos, pode atingir valores de ca. $30 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$

A produção dos tintinídeos, grupo que representou $35\pm 8\%$ da produção total de protistoplâncton, variou entre 7,2 e $108,4 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$ ($35\pm 15 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$), e foi superior à estimada directa ou indirectamente para diversos sistemas costeiros protegidos e expostos (Burkill, 1982; Middlebrook *et al.*, 1987; Gilron *et al.*, 1991; Leakey *et al.*, 1992; Godhantaraman, 2002), com valores geralmente inferiores a $4 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$. Contudo, Verity (1987) refere um valor máximo para a produção de tintinídeos na Baía de Narragansett (EUA) de $147 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$, superior ao obtido no presente estudo.

No geral, a produção de protistoplâncton fagotrófico (com exclusão de *Mesodinium rubrum*) no interior da Ria Formosa representou uma fracção muito elevada da produção fitoplanctónica, em média $157\pm 57\%$. Este resultado indica claramente a importância de outros recursos alimentares para além do fitoplâncton. Efectivamente, o consumo de bacterioplâncton heterotrófico representou, em média, $47\pm 8\%$ (27-75%) da ingestão total de picoplâncton e nanoplâncton efectuadas pelos planctontes inferiores a $100 \mu\text{m}$. Na Ria Formosa, a actividade do bacterioplâncton depende não apenas do fitoplâncton mas também da produção primária efectuada por produtores primários bentónicos e da importação de matéria orgânica alóctone (ver Capítulo IV, Secção 4.3.1.3). A produção de protistoplâncton fagotrófico representou, em média, $69\pm 21\%$, do somatório da produção do fitoplâncton e do bacterioplâncton heterotrófico, valor discutido posteriormente.

4.2 Variabilidade tidal

Apesar deste estudo incidir sobre a dinâmica sazonal do protistoplâncton fagotrófico, o conhecimento da variabilidade em escalas temporais menores é importante para avaliar a variabilidade sazonal e os seus factores reguladores. A variabilidade de curto período (ex.: horária, semi-diária, quinzenal) das comunidades planctónicas pode ser regulada por processos meteorológicos, hidrodinâmicos, biológicos e fisiológicos. Contudo, em ambientes mesotidais e macrotidais, como a Ria Formosa e zona costeira adjacente, o efeito da maré pode ser determinante a nível semi-diurno e quinzenal (Demers *et al.*, 1986; Eldridge & Sieracki, 1993). Neste estudo, os coeficientes médios de variação semi-diurna da biomassa de ciliados e da abundância de nanoflagelados applastídicos, tintinídeos, nanociliados aloricados e *Mesodinium rubrum* foram significativamente inferiores aos coeficientes médios de variação sazonal na Estação

Laguna (ver Tab. V.3). Assim, e tal como observado no caso do fitoplâncton (ver Capítulo III, Tab. III.5) e do bacterioplâncton heterotrófico (ver Capítulo IV, Tab. IV.2), a amplitude de variação tidal destes grupos de protistas fagotróficos foi inferior à variabilidade sazonal.

Porém, a variabilidade sazonal e semi-diurna da abundância de ciliados e de microciliados aloricados na Estação Laguna e da abundância de todos os grupos funcionais de protistas fagotróficos na Estação Barra não foram significativamente distintas (ver Tab. V.3). No caso dos ciliados, a elevada variabilidade semi-diurna relativamente à variabilidade sazonal foi igualmente reportada para a Ria Formosa por Thiele-Gliesche (1992). A ocorrência de uma variabilidade diária intensa, por vezes superior à sazonal, foi igualmente referida no caso dos nanoflagelados aplastídicos (Fritz, 1986) e ciliados (Gilron *et al.*, 1991).

De uma forma geral, a análise da variabilidade tidal semi-diurna na Estação Laguna, que integrou a variabilidade espacial em torno desta estação e a variabilidade temporal de curto-período, destacou a situação de baixa-mar. Assim, a abundância e biomassa totais de ciliados e de microciliados aloricados e a biomassa de nanociliados aloricados, significativamente superiores na Estação Laguna relativamente à Estação Barra, foram significativamente inferiores em situação de baixa-mar relativamente às restantes fases de maré. *Mesodinium rubrum*, significativamente mais abundante na Estação Laguna, apresentou valores de abundância e biomassa significativamente superiores em situação de preia-mar ($p < 0,01$). Thiele-Gliesche (1992) refere uma variabilidade tidal próxima da observada neste estudo com abundâncias de ciliados aloricados superiores em situação de enchente e abundâncias de tintinídeos superiores em preia-mar. O padrão observado no caso dos ciliados foi claramente distinto do observado no caso da concentração de clorofila *a*, biomassa de fitoplâncton e abundância e biomassa de flagelados plastídicos, criptofíceas, picofitoplâncton eucariótico (Capítulo III) e bacterioplâncton heterotrófico (Capítulo IV). Nestes casos, as abundâncias foram significativamente superiores na Estação Laguna e significativamente inferiores em preia-mar, resultado que reflectiu o efeito de diluição tidal.

Neste contexto, é interessante lembrar que na Estação Laguna, a variabilidade tidal semi-diurna dos fitoplanctontes de dimensões superiores, diatomáceas e dinoflagelados, não pareceu reflectir de forma tão clara a advecção tidal passiva. A elevada mobilidade, capacidade de formação de agregados, apresentação de estratégias de retenção e migração vertical, características comuns a dinoflagelados e ciliados, em particular *Mesodinium rubrum* (Stoecker *et al.*, 1984; Dale, 1987; Crawford & Purdie, 1992 e referências associadas; Montagnes *et al.*, 1999; Bulit *et al.*, 2004), podem gerar uma distribuição não monotónica entre as estações interior e exterior e mascarar o efeito da advecção tidal passiva. Por exemplo, *Mesodinium rubrum* exhibe uma variabilidade

semi-diurna com agregação nas camadas superficiais durante as fases de enchente e preia-mar e dispersão para camadas profundas em situação de vazante (Crawford & Purdie, 1992). Este comportamento pode explicar a ocorrência de abundâncias superiores em preia-mar na Estação Laguna (ver Fig. 6.6 E). *Strombidium oculatum*, espécie aloricada importante no interior da laguna, apresenta um ritmo circadiano de formação de cistos e desaparecimento da coluna de água que permite a retenção no sistema (Jonsson, 1994). O tintinídeo dominante no interior da Ria Formosa, *Tintinnopsis* cf. *rotundata*, parece migrar para as camadas junto ao sedimento durante a vazante noturna, estratégia que pode permitir a sua retenção no sistema (ver Thiele-Gliesche, 1992 e referências associadas). Porém, a migração para os níveis superficiais no período noturno é o padrão geralmente referido para diversos ciliados (Vitiello, 1964; Krsinic, 1987).

Este tipo de ritmos circadianos (Thiele-Gliesche, 1992; Jonsson, 1994), aparentemente regulados por fototaxia ou mecanorecepção, gerariam uma variabilidade tidal variável dado que as mesmas fases de maré ocorrem em períodos do dia distintos. Assim, a observação de abundâncias de ciliados inferiores em situação de baixa-mar, em particular na Primavera-Verão, parece reflectir a acção de outros mecanismos. A ocorrência de abundâncias de ciliados inferiores em situação de baixa-mar pode por exemplo resultar da intensificação da predação exercida pela comunidade bentónica sobre os protistas fagotróficos, provável devido à diminuição da profundidade. De facto, as comunidades de bivalves podem exercer uma predação intensa sobre diferentes tipos de ciliados planctónicos (Le Gall *et al.*, 1997; Dupuy *et al.*, 1999, 2001a, b). A partir de Outubro 1991, a diferença entre a baixa-mar e as restantes fases de maré diminuiu e, no caso dos tintinídeos, microciliados aloricados e *M. rubrum*, a abundância foi geralmente superior em baixa-mar (ver Figs. 5.6 e 5.7). Este resultado pode traduzir a diminuição da actividade da comunidade bentónica no período de Outono-Inverno (C. Rocha, comunicação pessoal, 2004).

No caso de *Mesodinium rubrum* registou-se uma relação negativa e significativa entre a taxa de crescimento líquido e a amplitude de maré no período de Primavera-Verão ($p < 0,01$). Esta relação, igualmente observada no caso de alguns grupos de fitoplâncton, pode ter resultado do aumento da disponibilidade de nutrientes inorgânicos ou da diminuição das perdas de biomassa por advecção tidal (ver Capítulo 3, ver Secção 4.2.2). No caso de *M. rubrum*, a relação negativa e significativa entre a abundância de criptofíceas e a amplitude de maré pode ter contribuído para a ocorrência de taxas de crescimento superiores em maré-morta. Adicionalmente, a estratégia de retenção activa característica de *Mesodinium rubrum* (Crawford & Purdie, 1992) é provavelmente mais eficiente em situação de menor velocidade de corrente, isto é, em maré-morta. De facto, a ocorrência de “blooms” desta espécie é mais frequente em situação de maré-morta (Kifle & Purdie, 1993; Cloern *et al.*, 1994; Crawford *et al.*, 1997).

Apesar da biomassa dos flagelados plastídicos ser superior em situação de maré-morta, os restantes grupos funcionais de ciliados, seus predadores, não exibiram uma variação significativa ao longo do ciclo quinzenal de maré. Este resultado pode ter reflectido a intensificação da predação exercida pelos filtradores bentónicos (Sprung *et al.*, 2001) e provavelmente pelos metazoários planctónicos (Sprung, 1994a; Chícharo & Chícharo, 2001), em situação de maré-morta. Neste contexto, é interessante enfatizar que devido ao seu padrão de mobilidade, com paragens e saltos e uma velocidade muito elevada, *M. rubrum* é geralmente menos susceptível à actividade dos predadores (Jonsson & Tiselius, 1990).

4.3 Variabilidade sazonal no interior da Ria Formosa

No geral, a abundância ($0,8-92 \times 10^6$ células.L⁻¹) e biomassa (9-337 µgC.L⁻¹) de protistoplâncton fagotrófico no interior do sector oeste da Ria Formosa (Estação Laguna) apresentaram uma variação sazonal unimodal ampla com valores máximos na Primavera e valores inferiores no Verão, em particular no caso da abundância, e no Inverno no caso da biomassa (ver Fig. 5.3 A). A variabilidade da abundância foi controlada pelo comportamento dos nanoflagelados applastídicos enquanto que a variabilidade da biomassa reflectiu o comportamento dos ciliados, em particular das formas micro-planctónicas. Face às diferenças entre os dois grupos a nível do crescimento, do comportamento alimentar (ver Figs. 5.12 e 5.20) e da dimensão, as assembleias de nanoflagelados applastídicos e ciliados serão discutidas separadamente.

4.3.1 Nanoflagelados applastídicos

A abundância e biomassa dos nanoflagelados applastídicos exibiram uma variação sazonal clara com valores máximos, mas bastante variáveis, na Primavera, e valores mínimos no Verão (Fig. 5.4 A). A ocorrência de abundâncias máximas de nanoflagelados applastídicos na Primavera e abundâncias reduzidas no Verão foi igualmente referida para a Ria Formosa por Caetano (1999). Os ciclos sazonais dos nanoflagelados applastídicos em diversos sistemas costeiros protegidos de clima temperado apresentam geralmente máximos no final da Primavera (Davis *et al.*, 1985; Coffin & Sharp, 1987; Dolan & Coats, 1990; Tobiesen, 1991; Wikner & Hagstrom, 1991; Vaqué *et al.*, 1992; Coffin & Connolly, 1997) ou no Verão (Sherr *et al.*, 1984; Wright *et al.*, 1987; Kuosa & Kivi, 1989; Galvão, 1990; Abreu *et al.*, 1992; Soto *et al.*, 1993; Verity *et al.*, 1993b; Brandt & Sleight, 2000; Gilabert, 2001a; Urrutxurtu *et al.*, 2003). Porém, alguns estudos referem ciclos sazonais pouco definidos (McManus & Fuhrman, 1990; Galvão & Fritz, 1991). Mesmo no período de abundância máxima, em particular na Primavera 1991, a abundância de flagelados applastídicos exibiu uma forte variabilidade de curto período, observadas também em outros sistemas costeiros (Davis *et al.*, 1985; Andersen & Sorensen, 1986; Coffin &

Sharp, 1987; Wright *et al.*, 1987; Kuosa & Kivi, 1989; Galvão, 1990; Wikner & Hagstrom, 1991; Brussaard *et al.*, 1995; Tanaka & Taniguchi, 1999).

Apesar das relações significativas detectadas entre a abundância de nanoflagelados applastídicos e a temperatura em diversos sistemas costeiros protegidos (Coffin & Sharp, 1987; Wright *et al.*, 1987), a variação sazonal deste grupo é frequentemente associada à variação da biomassa ou actividade do bacterioplâncton heterotrófico (Sorokin, 1977; Fenchel, 1982b; Davis *et al.*, 1985; Coffin & Sharp, 1987; Wright *et al.*, 1987; Galvão, 1990; Tobiesen, 1991; Wikner & Hagstrom, 1991; Solic & Krstulovic, 1994). Em alguns sistemas, a variação da abundância ou biomassa de flagelados plastídicos (Dolan & Coats, 1990; Galvão, 1990) pode igualmente explicar os ciclos sazonais dos nanoflagelados applastídicos. Porém, a acção dos predadores, em particular dos ciliados, foi igualmente implicada no controlo sazonal destes protistas (Andersen & Sorensen, 1986; Kuosa & Kivi, 1989; Dolan & Coats, 1990; McManus & Fuhrman, 1990; Tobiesen, 1991; Vaqué *et al.*, 1992; Solic & Krstulovic, 1995; Solic *et al.*, 1998).

No interior da Ria Formosa, as abundâncias mínimas de nanoflagelados applastídicos foram detectadas precisamente no Verão, período em que as condições ambientais foram, aparentemente, mais adequadas. De facto, os valores máximos de temperatura (ver Capítulo 3, Fig. 3.4) e de biomassa de bacterioplâncton heterotrófico e picofitoplâncton (ver Fig. 5.1) ocorreram no Verão. Este resultado pode reflectir uma limitação do crescimento neste período ou a intensificação da predação exercida sob este grupo. A integração da variabilidade sazonal da biomassa de nanoflagelados applastídicos, picoplâncton e ciliados, obtida ao longo do programa de amostragem regular, e da variabilidade sazonal das taxas de crescimento e predação *in situ*, obtida experimentalmente, permite explorar estas hipóteses.

4.3.1.1 Regulação do crescimento

A taxa de crescimento *in situ* da assembleia de nanoflagelados applastídicos variou entre 0,028 e 0,070 h⁻¹ e foi significativamente superior no período de Primavera-Verão (p<0,05) onde se registou um período de duplicação celular mínimo de 9,9 h (ver Fig. 5.12 A). A ocorrência de taxas de crescimento de nanoflagelados applastídicos superiores no Verão (Kuosu, 1991; Witek *et al.*, 1997), correlacionadas de forma significativa com a temperatura (Solic & Krstulovic, 1994, 1995; Weisse, 1997) e com a produção bacteriana (Solic & Krstulovic, 1994, 1995), foi referida para outros ambientes aquáticos. Porém, Galvão (1990), Galvão & Fritz (1991) e Ferrier-Pagès & Rassoulzadegan (1994) não detectaram uma variação sazonal clara na taxa de crescimento dos nanoflagelados applastídicos.

Apesar da inexistência de relações significativas entre a taxa de crescimento dos nanoflagelados applastídicos e a temperatura, biomassa e produção de picoplâncton, os valores máximos de crescimento dos nanoflagelados applastídicos ocorreram em períodos com temperatura superior a 16°C e valores de biomassa e produção totais de picoplâncton superiores a ca. 50 $\mu\text{gC.L}^{-1}$ e 50 $\mu\text{gC.L}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$, respectivamente (ver Fig. 5.13). Assim, a acção conjunta destas variáveis pode explicar o aumento da taxa de crescimento na Primavera-Verão e indica que no período de Outono-Inverno a assembleia de nanoflagelados applastídicos foi mais intensamente regulada através do controlo do crescimento (“bottom-up”). A ampla variação da taxa de crescimento observada para valores de produção bacteriana próximos de 50 $\mu\text{gC.L}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ parece indicar que o efeito da temperatura foi mais importante em períodos de temperatura reduzida (ver Fig. 5.13). De facto, para valores de temperatura inferiores a 20°C, a relação entre a taxa de crescimento e a temperatura foi positiva e significativa ($p < 0,05$) e a temperatura explicou 79% da variação da taxa de crescimento. Porém, dado que o valor de Q_{10} associado a esta relação (3,2) foi ligeiramente superior aos geralmente referidos para os nanoflagelados applastídicos (2,1-2,8, ver revisões Peters, 1994 e Hansen *et al.*, 1997), a relação entre a temperatura e a taxa de crescimento de nanoflagelados applastídicos pode integrar igualmente o efeito do aumento da disponibilidade e da produção de picoplâncton.

O crescimento da assembleia de nanoflagelados applastídicos reflectiu a interacção global entre a ingestão de alimento e a eficiência de crescimento. No interior da Ria Formosa, a dieta alimentar deste grupo baseou-se essencialmente na ingestão de bacterioplâncton heterotrófico. De facto, este grupo representou, em média, $84 \pm 8\%$ da ingestão total de picoplâncton enquanto a ingestão de picofitoplâncton eucariótico representou, em média, apenas $16 \pm 8\%$ da ingestão total (ver Fig. 5.20 A). A predominância do bacterioplâncton heterotrófico na dieta dos nanoflagelados applastídicos foi referida em diversos estudos (Kuuppo-Leinniki *et al.*, 1994; Solic & Krstulovic, 1994, 1995; Christaki *et al.*, 2001).

Nas experiências efectuadas no final da Primavera-Verão, a ingestão de picofitoplâncton eucariótico foi claramente superior e, em Junho 1992, este grupo representou a principal presa na dieta dos nanoflagelados applastídicos (61%). Dado que a ingestão deste grupo se associou a uma taxa de filtração *per capita* dos nanoflagelados superior à estimada com base na ingestão de bactérias (ver Fig. 5.18), a ingestão de picofitoplâncton eucariótico foi aparentemente selectiva em Junho 1992. Nesta situação, a utilização da ingestão baseada apenas no consumo de bactérias sub-estimaria a ingestão total e sobre-estimaria a eficiência de crescimento dos nanoflagelados applastídicos. A utilização de picofitoplâncton pela assembleia de nanoflagelados applastídicos foi igualmente quantificada (Kuosa & Marcussen, 1988; Kuosa, 1991; Kuuppo-Leinniki *et al.*, 1994; Christaki *et al.*, 2001; Tsai *et al.*, 2005) ou sugerida (Bjornsen *et al.*, 1988; Hagstrom *et al.*, 1988; Kuosa & Kivi, 1989; Galvão, 1990; Kuuppo-Leinniki, 1990; Verity *et al.*, 1999) para diversos ambientes costeiros.

As experiências onde o consumo de picofitoplâncton foi elevado coincidiram com contribuições elevadas de picofitoplâncton eucariótico para a biomassa total de picoplâncton, entre 12 e 20% (ver Fig. 5.10 A), e com abundâncias muito elevadas de picofitoplâncton eucariótico, entre $3,5 \times 10^7$ e $6,6 \times 10^7$ células.L⁻¹. Dado que, com exceção de Junho 1992, as taxas de filtração associadas ao consumo de picofitoplâncton eucariótico e bacterioplâncton heterotrófico foram equivalentes (ver Fig. 5.18), a ingestão destas presas não foi aparentemente selectiva e reflectiu a sua densidade relativa nas amostras. Christaki *et al.* (2001) referem igualmente a predação não selectiva de picofitoplâncton autotrófico e heterotrófico. Contudo, este resultado não exclui a possibilidade de componentes específicos da assembleia de nanoflagelados applastídicos apresentarem um comportamento alimentar selectivo (ver revisão Barbosa, 1996a). Dado que a ingestão de picofitoplâncton eucariótico foi significativa mesmo em experiências com abundância mínima ($1,5 \times 10^6$ células.L⁻¹), como Janeiro 1993, a sua concentração parece não ter sido suficientemente reduzida para impedir o consumo pelos nanoflagelados applastídicos.

Pelo contrário, a cianobactéria *Synechococcus* apenas foi ingerida de forma significativa na experiência efectuada em Fevereiro 1992, quando se observou uma concentração relativamente elevada ($3,7 \times 10^6$ células.L⁻¹). De facto, com exceção da situação de Novembro 1991 ($9,1 \times 10^6$ células.L⁻¹), nas restantes experiências a concentração de *Synechococcus* ($0,031 \times 10^6$ - $0,30 \times 10^6$ células.L⁻¹) parece ter sido inferior à concentração limiar que permite a ingestão deste picofitoplâncton ("feeding threshold", $0,5 \times 10^6$ células.L⁻¹, Berninger *et al.*, 1991). Adicionalmente, *Synechococcus* é claramente uma presa discriminada negativamente por alguns nanoflagelados applastídicos (Caron *et al.*, 1991).

A eficiência de crescimento média da assembleia de nanoflagelados applastídicos, estimada com base na sua produção e na ingestão total de picoplâncton, apresentou uma amplitude de variação elevada (8-120%) e um valor médio de $41 \pm 16\%$. Este valor é comparável aos valores médios referidos para o crescimento de monoculturas (ver revisões de Caron & Goldman, 1990 e Straile, 1997) ou de assembleias naturais de nanoflagelados applastídicos (Roman *et al.*, 1988; Solic & Krstulovic, 1994, 1995; Tsai *et al.*, 2005), geralmente entre 20% e 45%. A ocorrência de um valor superior a 100% (Novembro 1991), igualmente documentada por Bjornsen *et al.* (1988), Galvão (1990) e Kuuppo-Leinikki (1990), indicou claramente que nesta experiência os nanoflagelados applastídicos utilizaram outras fontes de carbono orgânico para além do picoplâncton. A utilização de matéria orgânica dissolvida, partículas sub-micrométricas (Sherr, 1988; Marchand & Scott, 1993; Tranvik *et al.*, 1993), gâmetas de metazoários (Galvão *et al.*, 1989; Galvão & Fritz, 1991) ou nanoflagelados plastídicos ou applastídicos de dimensões

reduzidas (Wikner & Hagstrom, 1988; Ferrier-Pagès & Gattuso, 1997; Samuelsson & Andersson, 2003) são alternativas possíveis.

Os valores mínimos de eficiência de crescimento da assembleia de nanoflagelados applastídicos, entre 9 e 14%, foram observados em Julho 1991, Junho 1992 e Setembro 1992. Valores desta ordem de grandeza ou mesmo inferiores foram igualmente referidos para o crescimento de assembleias naturais de nanoflagelados applastídicos (0,6-12%, Bjornsen *et al.*, 1988; Roman *et al.*, 1988; Galvão, 1990; Kuuppo-Leinikki, 1990). A redução da eficiência do crescimento no período de final da Primavera-Verão associou-se a valores elevados de temperatura (19,5-25,8°C) e biomassa de picoplâncton (71-211 µgC.L⁻¹) e ao consumo elevado de picofitoplâncton eucariótico (ver Fig. 5.20 A). A diminuição da eficiência de crescimento de diversos protistas fagotróficos associada ao aumento da temperatura (Rassoulzadegan, 1982) ou a valores elevados e reduzidos de temperatura (Sherr *et al.*, 1983; Verity, 1985) foi referida para diversos protistas fagotróficos marinhos. De acordo com Caron & Goldman (1990), este comportamento pode reflectir o aumento das necessidades energéticas para processos anabólicos, em particular para níveis de temperatura próximos dos limites tolerados. Porém, a elevada biomassa de picoplâncton pode igualmente ter sido co-responsável pela redução da eficiência observada no Verão. De facto, a eficiência máxima de crescimento parece associar-se a valores intermédios de disponibilidade de alimento (Verity, 1985; ver revisão Straile, 1997). Para concentrações elevadas de presas, a sua assimilação parece ser menos eficiente e, em consequência, a produção de DOC é notoriamente superior (Jumars *et al.*, 1989; Nagata & Kirchman, 1991). Adicionalmente, dado que a composição química do alimento, em particular quando comparada com a composição do predador, pode controlar a eficiência de crescimento dos protistas fagotróficos (Caron & Goldman, 1990; Ohman & Snyder, 1991; Straile, 1997), a redução da eficiência de crescimento dos nanoflagelados applastídicos pode ter reflectido, em simultâneo com o aumento da temperatura e da biomassa de picoplâncton, o aumento do consumo de um grupo específico de presas, o picofitoplâncton eucariótico.

Independentemente da sua origem, a redução da eficiência do crescimento dos nanoflagelados applastídicos observada nas experiências efectuadas no final da Primavera-Verão implica que o potencial de egestão de DOC (ver Capítulo VI) e de remineralização da matéria orgânica foi provavelmente superior neste período (ver Caron & Goldman, 1990). Dado que este período do ano coincide com concentrações mínimas de macronutrientes inorgânicos (Falcão, 1996; Newton & Mudge, 2005), DON e DOP (Falcão, 1996), no interior da Ria Formosa, a acção dos nanoflagelados applastídicos pode eventualmente estimular as comunidades de fitoplâncton (ver Capítulo III) e de bacterioplâncton heterotrófico (ver Capítulo IV, Secção 4.3.1.3).

A variação da taxa de crescimento dos flagelados applastídicos reflectiu a variação das taxas de filtração e de ingestão *per capita* e da eficiência de crescimento. As taxas de filtração obtidas, entre 1,4 e 13,7 nL.celula⁻¹.h⁻¹ (ver Fig. 5.18), enquadram-se nos valores referidos para os nanoflagelados applastídicos em diversos sistemas costeiros (Galvão, 1990; Kuosa, 1991; Kuuppo-Leinniki *et al.*, 1994; Solic & Krstulovic, 1994). Tal como no caso da taxa de crescimento, a relação entre a temperatura e as taxas de filtração e de ingestão *per capita* dos nanoflagelados applastídicos não foi significativa mas os valores mínimos foram observados para valores de temperatura e biomassa de picoplâncton inferiores a 16°C e ca. 50 µgC.L⁻¹.d⁻¹, respectivamente (ver Fig. 5.19). Para valores de biomassa superiores, registou-se um declínio na taxa de filtração *per capita* dos flagelados que permitiu a estabilização relativa da ingestão *per capita*. Este comportamento é habitualmente classificado como uma resposta funcional dos protistas à variação da disponibilidade de alimento e foi descrito em diversos estudos laboratoriais (ver Eccleston-Parry & Leadbeater, 1994 e referências associadas).

A taxa de predação exercida pelos nanoflagelados applastídicos relacionou-se de forma positiva e significativa com a temperatura, a abundância total e a taxa de crescimento do bacterioplâncton heterotrófico ($p < 0,01$, ver Capítulo IV). A ocorrência de relações positivas entre a taxa de predação do bacterioplâncton por nanoflagelados e a temperatura (Fritz, 1986; Wright *et al.*, 1987; Wikner & Hagstrom, 1991; Marrasé *et al.*, 1992; Solic & Krstulovic, 1994) ou a abundância (Sherr *et al.*, 1986b; McManus & Fuhrman, 1988; Wikner & Hagstrom, 1991), produção (Wright *et al.*, 1987; Solic & Krstulovic, 1994) e taxa de crescimento de bacterioplâncton heterotrófico (Painchaud *et al.*, 1996), foi referida para diversos sistemas costeiros protegidos. Em alguns sistemas o efeito da temperatura parece mais importante, em especial em períodos de temperatura reduzida (Marrasé *et al.*, 1992), enquanto em outros sistemas o efeito da disponibilidade de alimento é determinante (Solic & Krstulovic, 1994, 1995).

A relação entre a taxa de ingestão *per capita* dos nanoflagelados applastídicos e as variáveis temperatura e disponibilidade ou actividade bacterianas foi observada em diversos sistemas costeiros. Peters (1994) e Vaqué *et al.* (1994) efectuaram a análise de uma extensa base de dados de diversos ambientes aquáticos e referem relações positivas entre a taxa de ingestão *per capita* dos nanoflagelados applastídicos e a temperatura e concentração de bactérias. De acordo com Vaqué *et al.* (1994), para valores de temperatura inferiores a 18°C, a temperatura funciona como principal regulador da ingestão *per capita* enquanto para valores superiores a disponibilidade de alimento (abundância de bactérias) parece mais importante. A análise da importância relativa da temperatura *versus* disponibilidade de alimento é problemática dado que estas variáveis correlacionaram-se significativamente ao longo do estudo (ver Weisse, 1997). Neste contexto, o conhecimento da biomassa de alimento que maximiza o crescimento dos nanoflagelados applastídicos é particularmente importante.

As concentrações de bactérias que permitem a obtenção de metade da taxa máxima de crescimento dos nanoflagelados applastídicos variam geralmente entre $2,3 \times 10^9$ e 15×10^9 bactérias.L⁻¹ (ver Eccleston-Parry & Leadbeater, 1994 e referências associadas). A inspecção visual da relação entre a taxa de ingestão *per capita* e a biomassa de picoplâncton mostra que o valor equivalente para este estudo foi um valor de biomassa de picoplâncton de ca. 60 µgC.L⁻¹. Este valor correspondeu a uma abundância de bactérias (22,1 pg C.bactéria⁻¹, ver Capítulo IV, Tab. IV.1) de $2,7 \times 10^9$ bactérias.L⁻¹, enquadrada na gama inferior referida por Eccleston-Parry & Leadbeater (1994). Assim, independentemente do efeito da temperatura, para valores de biomassa de picoplâncton inferiores a ca. 60 µgC. L⁻¹, registados na Estação Laguna no período de Outono-Inverno (ver Fig. 5.1), o crescimento dos nanoflagelados applastídicos foi provavelmente co-regulado pela disponibilidade de alimento. A situação de Verão representou a situação de limitação menos provável.

Apesar da estabilização relativa da ingestão *per capita* para biomassas de picoplâncton máximas, detectadas no Verão (Julho 1991 e Setembro 1992; ver Fig. 5.19), a taxa de crescimento da assembleia de nanoflagelados applastídicos apresentou uma redução relativa (ver Fig. 5.13) devido ao facto do alimento ingerido ser processado de forma menos eficiente. Assim, para além do efeito da temperatura e disponibilidade de alimento, a variabilidade sazonal da taxa de crescimento reflectiu a variação da eficiência de crescimento dos nanoflagelados applastídicos.

4.3.1.2 Regulação da biomassa

As taxas de crescimento relativamente elevadas observadas no interior da Ria Formosa no período de Verão associadas às abundâncias mínimas de nanoflagelados applastídicos implicam a intensificação dos processos de remoção directa da biomassa neste período do ano. A discussão dos processos de regulação directa da biomassa de nanoflagelados applastídicos na Ria Formosa deve contemplar o efeito da advecção tidal e da predação exercida por organismos planctónicos e bentónicos. Dado que este grupo foi dominado por células com dimensões inferiores a 3 µm, as perdas por sedimentação foram consideradas negligenciáveis. Os efeitos da autólise ou mortalidade fisiológica natural e da lise induzida por vírus (Nagasaki *et al.*, 1993) foram incluídos inadvertidamente nas experiências de crescimento e predação e provavelmente reduziram a taxa de crescimento *in situ* relativamente ao seu valor real.

A Ria Formosa é um sistema onde o prisma de maré é superior ao volume de água em baixa-mar pelo que apresenta um coeficiente de renovação médio da água extremamente elevado (Águas, 1986). De acordo com Neves & Martins (1996), o tempo necessário para que a renovação da água no sector oeste da Ria Formosa seja superior a

80% pode variar entre 2,5 d e mais de 7,5 d, sendo os valores mais elevados observados nas zonas mais interiores deste sector (ver Capítulo III, ver Secção 4.3.1.2). Estes valores são equivalentes a taxas de renovação tidal entre 0,11 e 0,32 d⁻¹ ou seja, à remoção diária de 11 e 32% da biomassa de nanoflagelados applastídicos nas zonas interiores e exteriores do sector oeste da Ria Formosa, respectivamente.

Utilizando as taxas de crescimento (μ) obtidas experimentalmente na Estação Laguna e assumindo que a água da Ria Formosa é substituída por uma massa de água sem nanoflagelados applastídicos, no período de Outono-Inverno ($0,67 < \mu < 1,10$ d⁻¹) a remoção diária de 11 e 32% da biomassa foi equivalente à remoção média diária de $8,7 \pm 1,6\%$ (6-12) e $25,4 \pm 4,8\%$ (17-33) da produção de flagelados applastídicos nas zonas interiores (Estação Laguna) e exteriores do sector oeste da Ria Formosa, respectivamente. No período de Primavera-Verão ($\mu > 1,13$ d⁻¹) o impacto da advecção tidal foi equivalente à remoção média diária de apenas $3,8 \pm 0,8\%$ produção. d⁻¹ (3-5%) e $11,0 \pm 2,4\%$ produção.d⁻¹ (7-16%) da produção de nanoflagelados applastídicos nas zonas interiores (Estação Laguna) e exteriores do sector oeste da Ria Formosa, respectivamente. Estes valores foram notoriamente inferiores ao impacto estimado para o bacterioplâncton heterotrófico, grupo com uma taxa de crescimento inferior (ver Capítulo IV) e provavelmente representam sobreestimativas do impacto médio da advecção tidal dado que a água da laguna é obviamente substituída por uma massa de água com uma biomassa de nanoflagelados applastídicos inferior mas não nula. No geral, o aumento da taxa de crescimento no período de Primavera-Verão permitiu reduzir o impacto das perdas por advecção tidal.

O impacto da predação exercida por metazoários é difícil de avaliar. Para além dos protistas fagotróficos bentónicos (ver revisão Capriulo, 1990), os nanoflagelados applastídicos podem ser consumidos por vários grupos de metazoários bentónicos existentes na Ria Formosa, incluindo bivalves (Kreeger & Newell, 1996; Findlay *et al.*, 1998). No caso da Ria Formosa, as estimativas apresentadas no Capítulo III (ver Secção 4.3.1.2) indicam que no período de maior actividade das comunidades bentónicas (C. Rocha, comunicação pessoal, 2004), na Primavera-Verão (23 a 36 L.m⁻².h⁻¹, ver Sprung *et al.*, 2001), a comunidade bentónica e epífitas associadas filtram 25 a 33% do volume de água da Ria Formosa por dia. Assumindo uma eficiência de retenção dos nanoflagelados applastídicos de 100%, a remoção diária de 25 a 33% da biomassa no período de Primavera-Verão correspondeu à remoção diária média de $8,5 \pm 1,3\%$ (6-12%) a $11,9 \pm 1,9\%$ (8-17%) da produção de nanoflagelados applastídicos. Estes valores representam certamente sobrestimativas dado que a eficiência da predação exercida pelos bivalves (adultos) é provavelmente pequena devido às dimensões relativamente reduzidas dos flagelados applastídicos (Dupuy *et al.*, 1999, 2000a, b; Sobral & Widdows, 2000). Adicionalmente, Wetz *et al.* (2002) referem um consumo de nanoflagelados applastídicos pela comunidade bentónica reduzido e independente da dimensão celular.

De uma forma geral, e com excepção dos apendiculários e cladóceros, considera-se que os metazoários planctónicos utilizam eficientemente partículas com dimensões superiores a 5 μm (ver Vaqué *et al.*, 1994; Legendre & Rassoulzadegan, 1996). Porém, a acção das fases larvares planctónicas, discutida posteriormente, pode ser importante na Ria Formosa. Assim, a predação exercida pelos metazoários bentónicos é provavelmente superior no período de Primavera-Verão enquanto o impacto da advecção tidal é máximo no período de Outono-Inverno, em que pode remover, em média, 9% e 25% da produção de nanoflagelados applastídicos por dia nas zonas interior e exterior do sector oeste da Ria Formosa, respectivamente. No conjunto, esta análise indica claramente que outros processos de remoção foram importantes na regulação da assembleia de nanoflagelados applastídicos.

4.3.1.3 Predação de nanoflagelados applastídicos pelo microzooplâncton

A predação exercida por planctontes com dimensões entre 10 μm e 100 μm , numericamente dominados por ciliados, removeu diariamente entre 24 a 72%, em média $52\pm 9\%$, da produção de nanoflagelados applastídicos. Assim, este processo é provavelmente o principal mecanismo de remoção dos nanoflagelados applastídicos no interior do sector oeste da Ria Formosa (ver Fig. 5.16). Este valor médio foi superior às estimativas médias do impacto da advecção tidal nas zonas interiores da Ria Formosa (6-17% produção.d⁻¹) e da predação exercida pela comunidade bentónica na Primavera-Verão, assumindo a retenção eficiente dos nanoflagelados applastídicos (ca. 9-12% produção.d⁻¹).

As abundâncias e dimensões relativas dos protistas fagotróficos e a análise da variabilidade temporal dos nanoflagelados applastídicos e ciliados evidenciaram os ciliados como os potenciais predadores dos flagelados applastídicos (Azam *et al.*, 1983; Andersen & Sorensen, 1986; Sheldon *et al.*, 1986; Kuosa & Kivi, 1989; Dolan & Coats, 1990; Tobiensen, 1991; Vaqué *et al.*, 1992). Posteriormente, a análise das taxas de crescimento dos nanoflagelados na ausência e presença de ciliados demonstrou, de forma clara, que a predação exercida pelo microzooplâncton, geralmente associada à acção dos ciliados, é uma via preferencial de remoção da biomassa de nanoflagelados applastídicos (Weisse, 1989; ver Tab. V.7). O impacto obtido neste estudo foi comparável às estimativas apresentadas para diversos ambientes costeiros (ver Tab. V.7).

Tabela V.7 - Valores mínimo, máximo e médio (entre parêntesis) do impacto da predação exercida por diferentes fracções de microzooplâncton sobre a produção da assembleia de nanoflagelados applastídicos (% produção removida.d⁻¹), avaliados experimentalmente em diversos sistemas costeiros protegidos. NF: amostra não fraccionada; S: indica análise experimental de 3 a 4 estações do ano.

Sistema	Fracção	Impacto (%)	Referência
Mar Báltico, Finlândia	<100 µm	48-108	Kuuppo-Leinniki 1990
Fjords, Noruega	<200 µm	79-84	Verity & Vernet 1992
S Wassaw Sound, EUA	NF	(60-63)	Verity <i>et al.</i> 1993b
Mar Báltico, Finlândia	<100 µm	0-43	Kuuppo-Leinniki <i>et al.</i> 1994
S Baía Kastela, Croácia	<100 µm	60-174 (106)	Solic & Krstulovic 1995
Baía Bora, Japão	<50 µm	23-40 (30)	Ferrier-Pagès & Gattuso 1997
N Mar Báltico, Suécia	NF	43-100	Samuelsson & Andersson 2003

Apesar dos planctontes com dimensões entre 10 µm e 100 µm incluírem diversos protistas fagotróficos e possivelmente micrometazoários, a relação positiva entre a taxa de predação exercida sobre os flagelados applastídicos e a abundância de ciliados com exclusão de *Mesodinium rubrum* ($p < 0,05$) e, em especial, a relação positiva entre a taxa de predação e a abundância de microciliados aloricados ($p < 0,01$; ver Fig. 5.17) parece indicar que estes foram os principais predadores dos nanoflagelados applastídicos. De facto, a relação entre a abundância dos dois grupos no período de Março 1991 a Março 1992 na Estação Laguna foi positiva e significativa ($p < 0,05$). A associação entre estes dois grupos ao longo da amostragem regular da Estação Laguna, em particular no período de Primavera 1991 (ver Fig.5.5), e a associação entre as taxas de predação e a abundância e microciliados aloricados (Fig. 5.17), indicaram que estes ciliados foram provavelmente responsáveis pela elevada variabilidade inter-semanal da abundância de nanoflagelados applastídicos observada na Primavera (ver Figs. 5.45). Em consequência, foram possivelmente responsáveis pela variabilidade observada no caso do bacterioplâncton heterotrófico (ver Capítulo IV, Fig. 4.3). A Primavera foi a estação do ano onde o impacto da predação sobre os nanoflagelados applastídicos foi mais variável (20-69% produção.d⁻¹) facto que pode explicar a variabilidade inter-semanal intensa. Dado que no Inverno, o impacto médio da predação foi mínimo (24-54% produção.d⁻¹), as abundâncias relativamente reduzidas de nanoflagelados applastídicos neste período devem reflectir a importância da regulação do crescimento pela temperatura e/ou disponibilidade de alimento e a consequente intensificação de outros mecanismos de remoção (ex.: advecção tidal).

A importância relativa da regulação da assembleia de nanoflagelados applastídicos pela disponibilidade de alimento, regulação “bottom-up”, e pela predação, regulação “top-down”, pode ser inferida através da aplicação do modelo de Gasol (1994). Numa representação gráfica da abundância de flagelados applastídicos (y , variável dependente)

em função da abundância de bacterioplâncton heterotrófico (x , variável independente), este modelo reconhece dois domínios de significado ecológico relevante, indicadores da limitação do crescimento da assembleia de nanoflagelados applastídicos (controlo “bottom-up”) e da importância dos processos de remoção da biomassa (controlo “top-down”). Estes domínios são separados entre si por duas rectas que representam a abundância máxima de nanoflagelados applastídicos suportada por cada nível de abundância de bacterioplâncton, designada MAA (*Maximum attainable abundance*), e a abundância média efectiva de nanoflagelados applastídicos, designada MRA (*Mean realized abundance*).

Nos períodos de Março 1991-Abril 1991 e Julho 1991-Outubro 1991, os pontos localizaram-se quase sistematicamente abaixo da recta MRA, indicando uma situação de provável regulação da assembleia de nanoflagelados do tipo “top-down”, por exemplo pela predação (ver Fig. 5.22). Pelo contrário, no período de Novembro 1991-Abril 1992, a generalidade dos pontos localizou-se acima da recta MRA indicando uma situação de provável regulação do tipo “bottom-up”, controlada pela disponibilidade de alimento. Os períodos mais dinâmicos foram observados no final da Primavera, entre Maio-Junho em ambos os anos avaliados. Nestes períodos ocorreu uma alternância semanal entre as duas vias de regulação (ver Fig. 5.22) coincidente com a elevada variabilidade da abundância de nanoflagelados applastídicos e microciliados aloricados (ver Fig. 5.5).

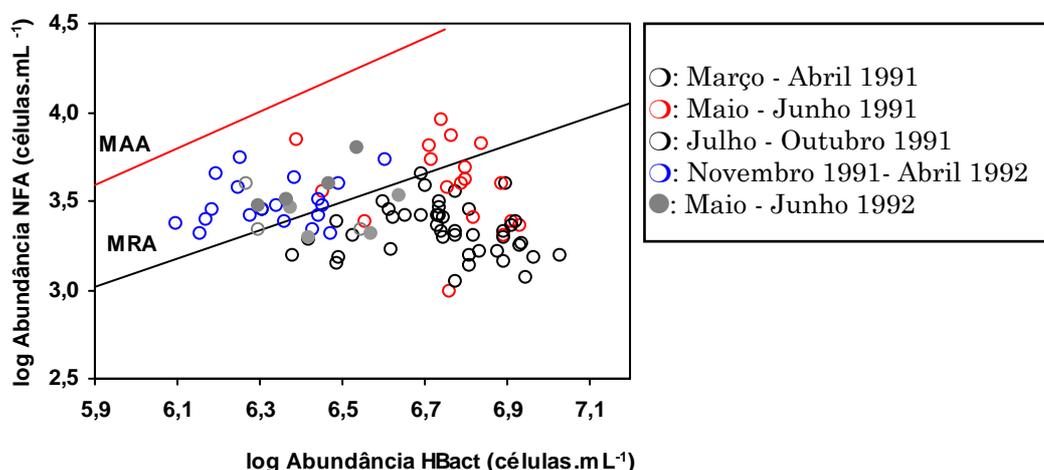


Figura 5.22 - Relação entre o logaritmo da abundância de nanoflagelados applastídicos (NFA) e o logaritmo da abundância de bacterioplâncton heterotrófico (HBact) no interior da Ria Formosa (Estação Laguna), no período entre Março 1991 e Junho 1992, em situação de baixa-mar e preia-mar. A linha vermelha indica a abundância máxima atingível (MAA) e a linha negra a abundância média efectiva (MRA) propostas pelo modelo de Gasol (1994).

Ao contrário de Solic *et al.* (1998), que referem um controlo “bottom-up” mais intenso no Verão, no interior da Ria Formosa a aplicação do modelo de Gasol (1994) e os

resultados experimentais sugerem um intenso controlo da assembleia de nanoflagelados applastídicos do tipo “top-down”, provavelmente exercido pelos predadores. A abundância relativamente reduzida de microciliados aloricados no período de Verão parece indicar que a ocorrência de abundâncias mínimas de nanoflagelados applastídicos neste período se deveu à acção de outros processos de remoção de biomassa. A relação entre a abundância de ciliados ou de microciliados aloricados, aparentemente associada à predação dos nanoflagelados nas experiências, e a diferença entre a abundância máxima de nanoflagelados applastídicos prevista pelo modelo de Gasol (1994) e a abundância observada na Estação Laguna, não se relacionaram de forma significativa (ver Solic *et al.*, 1998). Em particular no Verão, a predação exercida por metazoários parece ser mais relevante que a acção dos ciliados na regulação da assembleia de nanoflagelados applastídicos na Ria Formosa.

Na Ria Formosa, o período de Primavera-Verão é caracterizado por elevadas densidades de larvas meroplânctónicas que dominam por completo a comunidade de metazooplâncton (Sprung, 1994a; Chicharo, 1996; A. Marques, dados não publicados). O aumento da concentração de fases larvares meroplânctónicas, geralmente consumidoras de nanoplâncton (Jorgensen, 1981; Martin *et al.*, 1996), é especialmente pronunciado entre Maio e o início de Julho (Sprung, 1994a), em particular na Estação Laguna e no ano de 1991 (ver Fig. 4.9 em Chicharo, 1996). Dado que as formas larvares de algumas espécies de bivalves (Baldwin & Newell, 1991; Marrasé *et al.*, 1992) e poliquetas (Martin *et al.*, 1996) consomem eficientemente nanoflagelados applastídicos, a sua acção pode ter contribuído para a reduzida abundância de nanoflagelados applastídicos observada no período de Verão. Para além do provável controlo directo da assembleia de nanoflagelados applastídicos, a acção dos mero-planctontes pode ter possibilitado, indirectamente, o aumento da abundância de bacterioplâncton heterotrófico registado no Verão (ver Capítulo IV, Fig. 4.3 A). Este tipo de efeito, geralmente designado cascata trófica, foi igualmente descrito para as seguintes transferências tróficas: bactérias □ flagelados applastídicos □ metazooplâncton □ bivalves (Riemann *et al.*, 1990); bactérias □ flagelados applastídicos □ rotíferos (Dolan & Gallegos, 1991); bactérias □ flagelados applastídicos □ ciliados (Solic & Krstulovic, 1994); bactérias □ flagelados applastídicos □ larvas de poliqueta (Martin *et al.*, 1996); e bactérias □ flagelados applastídicos □ bivalves (Findlay *et al.*, 1998).

4.3.2 Ciliados

A biomassa de ciliados exibiu uma variação sazonal clara ($2\text{-}238 \mu\text{gC.L}^{-1}$) com valores máximos, mas bastante variáveis, na Primavera, e valores relativamente reduzidos e pouco variáveis no período de Verão-Inverno. O ciclo sazonal da abundância ($5 \times 10^3\text{-}86 \times 10^3$ células.L⁻¹) foi menos claro e, para além dos máximos registados entre Maio e Junho 1991, apresentou máximos relativos no final do Verão e Outono (Fig. 5.6 A). Apesar do padrão referido, registou-se uma elevada variabilidade inter-semanal e semi-

diurna, em particular no período de Primavera. A ocorrência de elevada variabilidade temporal em escalas inferiores à escala sazonal (diária-semanal: Hedin, 1975; Stoecker *et al.*, 1983; Andersen & Sorensen, 1986; Verity, 1987; bimensal-trimensal: Vaqué *et al.*, 1997; Bulit *et al.*, 2004) foi referida para este grupo em diversos sistemas costeiros. A variabilidade temporal de curto período associada à variabilidade espacial de pequena escala (Stoecker *et al.*, 1984) pode confundir o sinal sazonal no caso dos ciliados (ver Pierce & Turner, 1992, 1994).

A observação de abundâncias e biomassas máximas de ciliados na Primavera (Maio) foi previamente referida para o interior do sector oeste da Ria Formosa por Thiele-Gliesche (1992). A ocorrência de abundâncias ou biomassas máximas de ciliados na Primavera ou na transição Primavera-Verão, por vezes associada a uma elevação relativa no final do Verão-Outono, foi referida para diversos sistemas costeiros protegidos de clima temperado (Smetacek, 1981; Burkill, 1982; Capriulo & Carpenter, 1983; Andersen & Sorensen, 1986; Figueiras & Niell, 1987a; Revelante & Gilmartin, 1987; Dolan & Coats, 1990; Abreu *et al.*, 1992; Leakey *et al.*, 1992; Buskey, 1993; Sime-Ngando *et al.*, 1995; Gilabert, 2001a; Urruxurtu *et al.*, 2003).

No presente estudo, as relações positivas e significativas entre a abundância e biomassa de ciliados e a biomassa de flagelados plásticos parecem indicar que a variabilidade deste grupo foi condicionada pela disponibilidade de alimento. Este tipo de associação é geralmente utilizado para explicar a distribuição global de ciliados no ambiente marinho (ver Lynn & Montagnes, 1991; Suzuki *et al.*, 1998; Suzuki & Taniguchi, 1998) e o ciclo sazonal dos ciliados em diversos sistemas costeiros protegidos, e implica uma regulação do crescimento do tipo “bottom-up” (Burkill, 1982; Andersen & Sorensen, 1986; Revelante & Gilmartin, 1987; Dolan & Coats, 1990; Figueiras & Pazos, 1991; Leakey *et al.*, 1992; Sime-Ngando *et al.*, 1995). No caso particular dos tintinídeos e do género *Strombidium*, a evolução sazonal pode também reflectir a dinâmica de formação e eclosão de cistos de descanso, geralmente mediada por factores ambientais como a temperatura, intensidade luminosa e concentração de produtos extracelulares do fitoplâncton (Kamiyama, 1994; Kim & Taniguchi, 1997). Assim, as associações significativas observadas não reflectem obrigatoriamente uma relação causa-efeito e podem simplesmente traduzir o controlo das assembleias de ciliados e nanoflagelados plásticos por variáveis idênticas.

Todos os grupos funcionais de ciliados considerados neste estudo, *Mesodinium rubrum*, nanociliados aloricados, microciliados aloricados e tintinídeos, apresentaram um ciclo sazonal marcado. Os microciliados aloricados e os tintinídeos apresentaram valores máximos e bastante variáveis na Primavera enquanto os nanociliados e *Mesodinium rubrum* foram mais abundantes e apresentaram um contributo relativo superior no Verão (ver Fig. 5.7 e 5.8). A ocorrência de densidades máximas de tintinídeos na

Primavera, por vezes associada a aumentos relativos no final do Verão-Outono, foi igualmente referida para o interior da Ria Formosa (Thiele-Gliesche, 1992) e para diversos sistemas costeiros protegidos de clima temperado (Hargraves, 1981; Burkill, 1982; Admiraal *et al.*, 1985; Middlebrook *et al.*, 1987; Sanders, 1987; Lam-Hoai *et al.*, 1997). Contudo, alguns sistemas apresentam densidades máximas de tintinídeos no Verão, por vezes relacionadas com a temperatura (Capriulo & Carpenter, 1983; Verity, 1987; Urrutxurtu, 2004).

Neste estudo, as associações mais fortes entre os microciliados e as variáveis ambientais foram aquelas entre a biomassa de microciliados aloricados e a biomassa total de nanoflagelados plastídicos ($p < 0,00001$) e entre a biomassa de tintinídeos e a biomassa de criptofíceas ($p < 0,0000001$), grupo com dimensões entre 5 e 20 μm . De facto, os nanoflagelados são geralmente considerados o principal alimento dos ciliados microplânctónicos (Jonsson, 1986; Rassoulzadegan *et al.*, 1988; Bernard & Rassoulzadegan, 1990). As criptofíceas, especificamente, são frequentemente utilizadas para o estabelecimento de culturas de vários tipos de ciliados (Gifford, 1985; Montagnes, 1996), incluindo tintinídeos (Gold, 1973; Taniguchi & Kawakami, 1983; Verity & Villareal, 1986). Adicionalmente, a ocorrência de relações significativas entre ciliados e criptofíceas (Ibanez & Rassoulzadegan, 1977) e a predação selectiva de criptofíceas pelo microzooplâncton (Burkill *et al.*, 1987; McManus & Ederington-Cantrell, 1992), por ciliados (Muller & Schlegel, 1999) ou especificamente por tintinídeos (Blackbourn, 1974), indicam que este grupo de flagelados plastídicos parece funcionar como um elemento importante na dieta de alguns ciliados. Este facto pode dever-se à sua dimensão, geralmente superior à dos restantes flagelados plastídicos, ou a diferenças a nível de composição química (ver Barbosa, 1996a). Assim, a diminuição da abundância deste grupo no final da Primavera pode eventualmente explicar-se com base na redução da biomassa de nanoplâncton, em particular criptofíceas (ver Fig. 5.1).

No caso dos nanociliados aloricados, as associações positivas mais fortes envolveram a biomassa de picofitoplâncton eucariótico ($p < 0,000001$) e de flagelados plastídicos com dimensões entre 2 e 5 μm ($p < 0,0000001$). Dado que a concentração de planctontes com dimensões inferiores a 5 μm , incluindo flagelados plastídicos e picoplâncton heterotrófico e autotrófico, foi máxima no Verão, e que os nanociliados são geralmente associados ao consumo de picoplâncton (Rassoulzadegan *et al.*, 1988; Sherr & Sherr, 1987; Sherr *et al.*, 1987b, 1989a), a variabilidade sazonal deste grupo pode igualmente ter reflectido a disponibilidade de presas.

A abundância de ciliados mixotróficos relacionou-se positiva e significativa com a biomassa de flagelados plastídicos ($p < 0,0001$), de picofitoplâncton autotrófico ($p < 0,001$), potenciais dadores de cloroplastos, e de bacterioplâncton heterotrófico ($p < 0,01$). Porém, a associação positiva com a intensidade da radiação PAR na camada de mistura (I_m) foi

mais forte ($p < 0,0000001$). Uma relação menos intensa entre a abundância de ciliados mixotróficos e a disponibilidade de nanoplâncton (Suzuki *et al.*, 1998) e uma relação mais intensa com a intensidade luminosa foram igualmente referidos por Bernard & Rassoulzadegan (1994). A observação de abundâncias superiores de ciliados mixotróficos no período de Primavera e/ou Verão foi também observada em diversos sistemas costeiros (Stoecker *et al.*, 1987; Bernard & Rassoulzadegan, 1994; Modigh, 2001). Na Ria Formosa, a retenção de cloroplastos funcionais por ciliados microplanctónicos pode representar uma vantagem ecológica devido à diminuição da biomassa de nanoplâncton no período de Verão.

Mesodinium rubrum apresentou um ciclo sazonal unimodal com abundâncias máximas no Verão. A ocorrência de abundâncias máximas desta espécie na Primavera (Leppanen & Bruun, 1986; Revelante & Gilmartin, 1987; Montagnes & Lynn, 1989; Nielsen & Kiorboe, 1994; Sanders, 1995; Modigh, 2001; Litaker *et al.*, 2002b) e no Verão (Kifle & Purdie, 1993; Crawford *et al.*, 1997; Bulit *et al.*, 2004) foi referida para diversos sistemas costeiros. Dado que esta espécie foi considerada autotrófica obrigatória até à observação e quantificação da fagocitose de criptofíceas por Gustafson *et al.* (2000), os ciclos sazonais obtidos foram geralmente associados à variabilidade da intensidade luminosa, concentração de nutrientes inorgânicos (Revelante & Gilmartin, 1987; Bulit *et al.*, 2004), temperatura e turbulência (ver Crawford *et al.*, 1997). A sua elevada mobilidade, que permite a exploração dos gradientes verticais de intensidade luminosa e de concentração de macronutrientes inorgânicos, foi utilizada para justificar a ocorrência de “blooms” anteriores (Revelante & Gilmartin, 1987) ou posteriores ao “bloom” de fitoplâncton (Cloern *et al.*, 1994) e para classificar esta espécie como ecologicamente análoga aos dinoflagelados (Cloern *et al.*, 1994; Nogueira & Figueiras, 2005). Porém, de acordo com os estudos recentes de Gustafson *et al.* (2000), Yih *et al.* (2004) e Johnson & Stoecker (2005), o crescimento de *Mesodinium rubrum* depende da ingestão obrigatória e específica de criptofíceas.

No presente estudo, para além das relações positivas e significativas entre a abundância de *M. rubrum* e a temperatura e I_m ($p < 0,00001$), foi detectada uma relação positiva e significativa entre *Mesodinium rubrum* e a abundância de criptofíceas ($p < 0,05$). A ocorrência de densidades máximas deste ciliado coincidiu com uma diminuição notória na abundância de criptofíceas na Estação Laguna (ver Capítulo III, Fig. 3.24). Este resultado, integrado com a informação obtida nas experiências (ver Fig. 5.14), indica que *Mesodinium rubrum* pode apresentar um papel importante na regulação das criptofíceas, não apenas em ambiente experimental (Yih *et al.*, 2004) mas igualmente em ambiente natural. Em consequência, pode desempenhar uma função importante na regulação da composição da comunidade fitoplanctónica, em particular em sistemas estuarinos onde as criptofíceas são geralmente abundantes (ver Capítulo III, Secção 4.1.2).

No geral, a sucessão de ciliados registada no interior da Ria Formosa, com dominância de formas nanoplanctónicas no Verão, parece reflectir a variação na disponibilidade de alimento adequado. Este tipo de sucessão foi observado em vários sistemas costeiros temperados (Ibanez & Rassoulzadegan, 1977; Montagnes *et al.*, 1988; Arndt *et al.*, 1990; Dolan, 1991a; Tamigneaux *et al.*, 1997; Witek, 1998; Chiang *et al.*, 2003; Johnansson *et al.*, 2004). No caso específico dos tintinídeos, foi observada uma variação sazonal similar a nível do comprimento e do diâmetro oral da lórica (Gold & Morales, 1975; Middlebrook *et al.*, 1987; Verity, 1987; Gilron *et al.*, 1991; Urutxurtu, 2004). Na maior parte dos estudos referidos, a dominância da comunidade fitoplanctónica por células de dimensões reduzidas é geralmente utilizada para explicar a ocorrência de “assembleias de Verão” dominadas por ciliados nanoplanctónicos (Montagnes *et al.*, 1988; Tamigneaux *et al.*, 1997). De acordo com Dolan (1991a), a ocorrência de formas herbívoras seguidas de formas micrófagas, associadas potencialmente à ingestão de picoplâncton, pode simplesmente reflectir a transição de uma fase autotrófica para uma fase heterotrófica (ver Sorokin, 1977). Porém, na Ria Formosa, a dominância dos nanociliados no Verão coincidiu com a contribuição máxima de microfitoplâncton (ver Cap. III, Fig. 3.31) e com uma fase marcadamente autotrófica (ver Cap VI, Figs. 6.2-6.7). Revelante & Gilmartin (1987) e Leakey *et al.* (1992) referem uma sucessão sazonal oposta à obtida na Ria Formosa, com densidades máximas de nanociliados na Primavera e de microciliados no Verão. Revelante & Gilmartin (1987) sugerem que este padrão reflecte a capacidade de resposta mais rápida do grupo de menores dimensões devido ao maior potencial de crescimento.

No geral, as associações entre as variáveis ambientais e os diferentes grupos funcionais de ciliados observadas no interior da Ria Formosa parecem reflectir uma diferenciação a nível do controlo e das funções tróficas dos vários grupos de ciliados, igualmente referida para outros sistemas costeiros (Revelante & Gilmartin, 1987; Dolan, 1991a; Leakey *et al.*, 1992; Bernard & Rassoulzadegan, 1994; Nielsen & Kiorboe, 1994; Park & Choi, 1997; Tamigneaux *et al.*, 1997; Witek, 1998; Modigh, 2001; Urrutxurtu *et al.*, 2003), e uma sucessão basicamente dominada pela regulação do crescimento e por diferenciais de crescimento entre grupos.

Porém, a intensificação da predação exercida pelos metazoários e a predação selectiva de ciliados de maiores dimensões (Wiackowski *et al.*, 1994; Pérez *et al.*, 1997), podem igualmente explicar a redução da abundância total de ciliados no Verão e o aumento da contribuição relativa de nanociliados (Tamigneaux *et al.*, 1997; Witek, 1998; Johnansson *et al.*, 2004). A importância relativa das duas vias de controlo, “bottom-up” e “top-down” na variabilidade sazonal dos ciliados na Ria Formosa só pode ser esclarecida através do conhecimento da evolução das suas taxas de crescimento *in situ*.

4.3.2.1 Regulação do crescimento

A taxa de crescimento de *Mesodinium rubrum* ($0-0,055 \text{ h}^{-1}$) apresentou uma relação clara com os recursos e as taxas máximas de crescimento ocorreram quando, em simultâneo, se registaram valores de I_m superiores a $200 \mu\text{Em}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ e valores de produção de criptofíceas superiores a ca. $10 \mu\text{gC}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ (ver Fig. 5.14). Este valor de I_m situa-se no limite inferior dos valores referidos como saturantes para esta espécie, geralmente entre 275 e $460 \mu\text{Em}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Stoecker *et al.*, 1991). Assim, as associações positivas observadas entre a abundância de *Mesodinium rubrum*, a abundância de criptofíceas e a intensidade luminosa ao longo do programa de amostragem regular, e os resultados experimentais indicaram a limitação do crescimento desta espécie por recursos (regulação “bottom-up”).

A taxa de crescimento (líquido) *in situ* dos ciliados, com exclusão de *Mesodinium rubrum*, variou entre $0,011$ e $0,044 \text{ h}^{-1}$ e, ao contrário do padrão observado no caso do fitoplâncton (ver Capítulo III, Fig. 3.37), bacterioplâncton heterotrófico (ver Capítulo IV, Fig. 4.7) e nanoflagelados aplastídicos (ver Fig. 5.12 A), não exibiu uma variabilidade sazonal clara (ver Fig. 5.12 B). Ao contrário dos grupos mencionados, a relação entre a temperatura e a taxa de crescimento foi não significativa e taxas de crescimento relativamente elevadas foram observadas, para todos os grupos funcionais considerados, para uma temperatura reduzida (Janeiro 1993, $11,7^\circ\text{C}$). Este resultado foi igualmente obtido em outros sistemas costeiros (Wallberg *et al.*, 1999), incluindo na Ria Formosa (Thiele-Gliesche, 1992). Todavia, contrasta com as relações positivas e significativas entre o crescimento da comunidade ou de grupos específicos de ciliados e a temperatura referidas para diversos sistemas aquáticos naturais (Verity, 1986b; Dolan, 1991b; Nielsen & Kiorboe, 1994; Lonsdale *et al.*, 1996; Weisse & Muller, 1998) e para culturas laboratoriais (Stoecker *et al.*, 1983; Aelion & Chisholm, 1985; Verity, 1985). A ausência de resposta à variação da temperatura pode reflectir o efeito de outros factores, como a presença de espécies tóxicas ou inibitórias (exs.: *Olisthodiscus*, *Thalassiosira*, *Aureococcus anophagefferens*: Verity, 1987, Lonsdale *et al.*, 1996), a limitação do crescimento pela disponibilidade de alimento (Wallberg *et al.*, 1999), ou pode traduzir uma boa aclimação térmica das espécies existentes na Ria Formosa.

A relação entre a taxa de crescimento dos ciliados, tintinídeos, nanociliados aloricados e microciliados aloricados e a biomassa ou produção totais de alimento potencialmente disponível ou dos vários componentes considerados não foi significativa. Este resultado é contrário ao referido por Verity (1987) para o crescimento dos tintinídeos mas foi igualmente referido por Nielsen & Kiorboe (1994) e Lonsdale *et al.* (1996). A independência entre o crescimento dos ciliados e a disponibilidade de alimento, em particular quando associada à ocorrência de taxas de crescimento próximas das taxas máximas (Nielsen & Kiorboe, 1991, 1994), é considerada um indicador da não limitação

do crescimento dos ciliados pela disponibilidade alimentar. Esta interpretação contrasta com as relações positivas e significativas obtidas entre a abundância e biomassa de diversos grupos funcionais de ciliados no interior da Ria Formosa e a biomassa de criptofíceas (ex.: tintinídeos), flagelados plastídicos (ex.: microciliados aloricados) e picofitoplâncton (ex.: nanociliados aloricados), frequentemente utilizadas como evidências de um controlo do tipo “bottom-up”.

Considerando que os microciliados ingerem preferencialmente partículas entre 2 μm e 30 μm (Heinbokel, 1978a; Verity, 1985; Jonsson, 1986; Bernard & Rassoulzadegan, 1990) e que a ingestão de picoplâncton é negligenciável (mas ver Hollibaugh *et al.*, 1980; Bernard & Rassoulzadegan, 1993), as biomassas de planctontes com dimensões entre 2 e 30 μm , potencialmente disponíveis para estes ciliados (24 e 93 $\mu\text{gC.L}^{-1}$), situam-se na gama de concentrações que geralmente induz um aumento máximo da taxa de crescimento de diversas espécies de ciliados (10-640 $\mu\text{gC.L}^{-1}$, ver Montagnes, 1993, 1996 e referências associadas). Este facto parece indicar uma situação de limitação do crescimento pela disponibilidade de alimento. Adicionalmente, a relação positiva e significativa entre a produção de presas potenciais e a sua ingestão pelos planctontes com dimensões entre 10 μm e 100 μm (ver Fig. 5.21) parece indicar que a produção da assembleia de ciliados se encontra parcialmente limitada pela produção das presas (ver Sime-Ngando *et al.*, 1995).

No caso dos nanociliados aloricados, a inclusão da biomassa picoplanctónica como alimento disponível (ver Rassoulzadegan *et al.*, 1988; Tab. V.4) diminui a hipótese de limitação do crescimento face aos valores referidos por Montagnes (1993, 1996). O facto deste grupo apresentar a taxa de crescimento mais afastada da máxima prevista pelo modelo de Muller & Geller (1993) pode simplesmente traduzir a eliminação incompleta dos seus predadores no tratamento experimental $<100 \mu\text{m}$. A diminuição deste grupo de ciliados por vezes associada ao aumento da abundância de tintinídeos nas experiências, a ocorrência de um “bloom” de nanociliados no tratamento experimental $<10 \mu\text{m}$ (Abril 1992, $232 \times 10^3 \text{ células.L}^{-1}$) e a sua observação no interior de microciliados, parecem suportar esta hipótese. Os tintinídeos exibiram taxas de crescimento *in situ* superiores às previstas pelo modelo de Muller & Geller (1993) nas experiências efectuadas no Inverno e em Abril 1992 resultado que parece indicar que este grupo foi o menos limitado pela disponibilidade alimentar.

A ingestão total de presas picoplanctónicas e nanoplanctónicas por planctontes com dimensões entre 10 e 100 μm , numericamente dominados por ciliados, foi dominada pelo consumo de nanoflagelados plastídicos (36 \pm 11%), geralmente considerados os principais elementos da dieta alimentar dos ciliados (ver Fig. 5.20 B). A ingestão de bacterioplâncton heterotrófico, geralmente associada aos nanociliados (Rassoulzadegan *et al.*, 1998), representou em média 18 \pm 6% da ingestão total avaliada e, em Fevereiro

1993, representou quase metade desta fracção. Assim tal como referido por Sherr *et al.* (1986b), parte da produção bacteriana na Ria Formosa pode ser transferida directamente para os metazoários através dos ciliados, em particular no período de final de Primavera-Verão (ver Capítulo VI, Figs. 6.2-6.7). A ingestão de nanoflagelados applastídicos apresentou um contributo médio similar ao bacterioplâncton, $17\pm 5\%$, e variou entre 1 e 40%. Uma contribuição relativamente reduzida de nanoflagelados applastídicos para a dieta dos ciliados foi igualmente referida por Kuuppo-Leiniki (1990) e Kuuppo-Leiniki *et al.* (1994). Porém, de acordo com Solic & Krstulovic (1995), os nanoflagelados applastídicos podem representar 71% das necessidades nutricionais dos ciliados na Baía de Kastela (Croácia).

A ingestão de diatomáceas representou 16% da ingestão total avaliada e incluiu o consumo regular de formas pinuladas nanoplanctónicas mas igualmente a ingestão de diatomáceas coloniais cêntricas (*Thalassiosira* spp. e *Skeletonema costatum*) em Julho 1991 e Junho 1992. A ingestão destas diatomáceas coloniais representou a fracção principal da dieta em situação de “bloom” de Verão no interior da Ria Formosa (68%). De facto, ao contrário de diatomáceas com extensões externas e dimensões elevadas, as diatomáceas cêntricas de dimensões reduzidas e sem prolongamentos (*Cyclotella*, *Thalassiosira pseudonana* e *Skeletonema costatum*) podem ser ingeridas eficientemente por microciliados planctónicos (Capriulo & Carpenter, 1980; Verity & Villareal, 1986; Paranjape, 1990; Nielsen & Hansen, 1995; Nejstgaard *et al.*, 1997; Urrutxurtu *et al.*, 2003). A contribuição reduzida das diatomáceas para a dieta dos planctontes com dimensões entre 10 μm e 100 μm quando comparada com os flagelados plastídicos pode dever-se à abundância relativamente reduzida de dinoflagelados heterotróficos na Ria Formosa. De facto, devido às suas características a nível da captura e ingestão de alimento (Hansen & Calado, 1999), os dinoflagelados heterotróficos estão geralmente associados à predação intensa do microzooplâncton sobre o microfitoplâncton e/ou diatomáceas (Paranjape, 1990; Newer & Cowles, 1994; Sime-Ngando *et al.*, 1995; Strom & Strom, 1996; Latasa *et al.*, 1997; Uitto *et al.*, 1997; Schluter, 1998; Hall *et al.*, 1999; Levinsen *et al.*, 1999; Strom *et al.*, 2001; Saito *et al.*, 2005). Adicionalmente, no Verão, a concentração de microciliados aloricados na Ria Formosa, por vezes associados ao consumo de diatomáceas (Smetacek, 1981; Sime-Ngando *et al.*, 1995; Urrutxurtu *et al.*, 2003), foi notoriamente reduzida.

A produção dos ciliados representou entre 4% e 21% da ingestão total de presas picoplanctónicas e nanoplanctónicas (ver Fig. 5.20 B) efectuada pelos planctontes com dimensões entre 10 μm e 100 μm nas experiências efectuadas em Julho 1991 e Junho 1992. Assumindo que parte da ingestão pode ter sido efectuada por organismos que não os ciliados, estes valores podem ser considerados sub-estimativas da eficiência de crescimento. De facto, são inferiores aos valores geralmente referidos para os ciliados (ver Caron & Goldman, 1990).

Nas restantes experiências, o crescimento e a produção dos ciliados não reflectiram apenas a ingestão de presas avaliadas neste estudo. De facto, a produção de ciliados foi superior à ingestão total de pico- e nanoplâncton e atingiu valores máximos, extremamente elevados, nas experiências efectuadas em Abril 1992 e no Inverno (388-542%). Este resultado pode reflectir o impacto de problemas técnicos associados à determinação da abundância e biomassa dos ciliados ou das taxas de crescimento e de predação (ver Capítulo II, Secção 2.2.10), aspectos discutidos anteriormente. Por outro lado, pode indicar que as taxas de crescimento dos ciliados reflectem a história alimentar recente e não a actual, medida experimentalmente (ver revisão Barbosa, 1996a). Porém, a utilização de recursos alimentares distintos dos avaliados neste estudo, em particular em Abril e no Inverno, parece uma hipótese provável.

A ingestão de nano-detritos (Posch & Arndt, 1996), abundantes na Ria Formosa (ver Barbosa, 1989), de material particulado sub-micrométrico previamente produzido pelos protistas (coprofagia, Stoecker, 1984; Pelegrí *et al.*, 1999), de gâmetas masculinos de metazoários (Galvão *et al.*, 1989; Galvão & Fritz, 1991), de dinoflagelados microplanctónicos (Stoecker *et al.*, 1981, 1983; Hansen, 1989, 1995; Urrutxurtu *et al.*, 2003; Kamiyama & Matsuyama, 2005), a utilização de matéria orgânica dissolvida (Pavillon & Rassoulzadegan, 1980) e a utilização da mixotrofia, no caso de ciliados plastídicos, podem constituir transferências tróficas prováveis. A biomassa de ciliados plastídicos foi particularmente reduzida no período de Inverno (ver Fig. 5.7) pelo que não parece justificar os resultados obtidos. A existência de dinoflagelados no interior dos ciliados foi observada diversas vezes mas a observação de gâmetas foi pouco frequente.

Adicionalmente, a ingestão de ciliados, em particular a ingestão de nanociliados por microciliados, constitui uma hipótese igualmente provável. A observação microscópica da ingestão de nanociliados por microciliados, em particular tintinídeos, e a ocorrência de um “bloom” de nanociliados aloricados no tratamento experimental $<10 \mu\text{m}$ (232×10^3 células.L⁻¹, Abril 1992), coincidente com a produção máxima de tintinídeos (ca. 108 $\mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$), suportam esta hipótese. A ingestão de ciliados por ciliados de grupos funcionais distintos (Dolan, 1991b; Leakey *et al.*, 1992) ou idênticos (Robertson, 1983; Stoecker *et al.*, 1983; Gifford, 1985; Verity, 1986b) foi documentada em diversos sistemas costeiros. Ocasionalmente, os tintinídeos podem mesmo ingerir partículas com dimensão próxima do diâmetro oral da lórica (Capriulo, 1982).

A produção de ciliados (PC) representou entre 0,4 e 38,0% da produção particulada do fitoplâncton (PP) nas experiências efectuadas no final da Primavera e Verão. Porém, nas restantes experiências, a produção de ciliados foi superior à produção fitoplanctónica, o que indica claramente a utilização de outras fontes de carbono orgânico para além do fitoplâncton. De facto, o consumo de bacterioplâncton heterotrófico e de nanoflagelados

aplastídicos representou, em média, 35% do consumo total efectuado pelos planctontes com dimensões entre 10 e 100 µm, numericamente dominados pelos ciliados. Na Ria Formosa, o bacterioplâncton heterotrófico, e em consequência os seus principais predadores, não dependem apenas do fitoplâncton como fonte de carbono orgânico. O bacterioplâncton utiliza provavelmente DOC alóctone e DOC produzido pelos produtores primários bentónicos (ver Capítulo IV, Secção 4.3.1.3). Assim, a comparação entre a produção dos ciliados e o somatório da produção do fitoplâncton e do bacterioplâncton heterotrófico (PB) tem mais significado ecológico.

Apesar de inferior à relação entre a produção de ciliados e de fitoplâncton, esta razão percentual [$100 \cdot PC / (PB + PP)$] apresentou valores superiores a 100% em algumas experiências (Abril 1992 e Janeiro 1993). Esta situação implica que parte dos recursos alimentares utilizados pelos ciliados parece não estar associada/dependente do ambiente pelágico. Neste contexto, o ambiente sedimentar pode desempenhar um papel especialmente importante na Ria Formosa. Estes recursos podem ter incluído material detritico em suspensão na coluna de água, proveniente das comunidades de produtores primários bentónicos (Posch & Arndt, 1996), ou a ingestão directa de microrganismos bentónicos ou de microrganismos bentónicos em suspensão na coluna de água. O efeito estimulador da ressuspensão de sedimentos sobre diversos microrganismos heterotróficos, incluindo ciliados, foi previamente documentado por Wainright (1987, 1990) e Garstecki & Wickham (2001). Apesar das presas bentónicas ressuspendidas (exs.: diatomáceas pinuladas, bactérias heterotróficas) terem sido incluídas nas estimativas experimentais de produção, se o seu crescimento no ambiente sedimentar for superior ao obtido experimentalmente, a sua utilização pode explicar os valores elevados de produção dos ciliados relativamente à produção total do fitoplâncton e bacterioplâncton heterotrófico.

A ingestão directa de microrganismos bentónicos pelos ciliados não é uma hipótese inverosímil. De facto, algumas espécies morfológicamente muito similares às observadas na Ria Formosa e em outros ambientes pelágicos, como a espécie epibentónica *Strombidium sulcatum*, apresentam mecanismos de detecção de agregados de alimento e alimentam-se junto ao sedimento (Fenchel & Jonsson, 1988). Adicionalmente, diversos estudos referem a observação frequente de elevadas densidades de ciliados planctónicos em zonas junto ao sedimento. Em alguns casos esta observação associa-se à formação de cistos de descanso (Jonsson, 1994), enquanto no caso dos tintinídeos foi associada à utilização de material detritico para formação da lórica (Revelante & Gilmartin, 1990). A observação de ciliados planctónicos, incluindo diversas espécies aloricadas pertencentes à Ordem Oligotrichida e o tintinídeo *Tintinnopsis*, na camada suprajacente ao sedimento e no sedimento apenas em situação de baixa-mar, foi efectuada por Shimeta & Sisson (1999). Na Ria Formosa, por exemplo, Thiele-Gleische (1992) observou um padrão de migração nocturna para o fundo em alguns tipos de ciliados. No conjunto, estas

observações indicam que a deslocação de ciliados planctónicos ao ambiente sedimentar é possível, independentemente da sua finalidade.

Verity (1987) foi o único autor que sugeriu uma relação entre a associação de ciliados planctónicos ao sedimento e a actividade alimentar, após observar a agregação de tintinídeos junto ao fundo em períodos de reduzida concentração de clorofila *a*. Assim, dado que a comunidade planctónica não suporta a produção de ciliados obtida experimentalmente, e que o sedimento na Ria Formosa apresenta uma densa comunidade de microfítobentos e níveis de clorofila *a* relativamente elevados mesmo no período de Inverno (Hansen & Pollehne, dados não publicados), a utilização directa de presas bentónicas, em particular quando a disponibilidade de presas planctónicas é inferior, é uma hipótese a considerar.

4.3.2.2 Regulação da biomassa

A discussão dos processos de regulação directa da biomassa dos ciliados na Ria Formosa deve contemplar o efeito da advecção tidal e da predação exercida por organismos planctónicos e bentónicos. Tal como em outros ambientes misturados de profundidade reduzida, as perdas por sedimentação foram consideradas negligenciáveis. Utilizando as taxas de crescimento (μ) obtidas experimentalmente na Estação Laguna ($0,3 < \mu < 1,0 \text{ d}^{-1}$) e assumindo que a água da Ria Formosa é substituída por uma massa de água sem ciliados, a remoção diária de 11 e 32% da biomassa foi equivalente à remoção média diária de $11 \pm 3\%$ (6-26) e $32 \pm 8\%$ (16-76) da produção de ciliados nas zonas interiores (Estação Laguna) e exteriores do sector oeste da Ria Formosa, respectivamente. Estes valores, superiores ao impacto estimado para os nanoflagelados aplastídicos, indicam que em algumas ocasiões o impacto da advecção tidal pode ser importante na remoção dos ciliados da Ria Formosa.

Apesar dos ciliados serem consumidos por inúmeros zooplantontes, incluindo eufasiáceos, copépodes e larvas de peixes (ver revisão de Pierce & Turner, 1992), os copépodes são geralmente considerados os principais predadores (Lonsdale *et al.*, 1996; Sipura *et al.*, 2003; ver revisão Calbet & Saiz, 2005). O efeito destes predadores sobre os ciliados é particularmente intenso durante períodos de reduzida concentração de microfítoplâncton e foi utilizado para explicar a diminuição da abundância de ciliados no Verão em diversos sistemas costeiros (Hargraves, 1981; Smetacek, 1981; Revelante & Gilmartin, 1987; Sanders, 1987; Graziano, 1989; Nielsen & Kiorboe, 1994; Sime-Ngando *et al.*, 1995; Rodriguez *et al.*, 2000; Levinsen & Nielsen, 2002).

No caso do interior da Ria Formosa, os copépodes apresentam densidades máximas no Outono (Sprung, 1994a; A. Marques, dados não publicados). Porém, a estimativa da produção dos copépodes dominantes na Ria Formosa, *Acartia clausi* e *Euterpina*

acutifrons ($0,1-3,4 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$), efectuada pontualmente por Cunha & Massapina (1984) na Primavera, é claramente inferior à produção de ciliados obtida neste estudo ($29-134 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$). As estimativas das necessidades nutricionais do metazooplâncton apresentadas no Capítulo III (Secção 4.3.1.2), baseadas na aplicação do modelo de Huntley & Lopez (1992) e de uma eficiência de crescimento de 40% (Kiorboe *et al.*, 1985), aos resultados de Sprung (1994a), indicam valores ($3-32 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$) igualmente inferiores às estimativas da produção de ciliados planctónicos.

Assim, durante a maior parte do ciclo anual, a produção de ciliados no interior da Ria Formosa excedeu largamente a ingestão estimada para o metazooplâncton. A produção fitoplantónica no interior da Ria Formosa, com valores entre $17,2$ e $2001,3 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$ (ver Capítulo III, Fig. 3.41), também foi teoricamente suficiente para suportar o consumo estimado para os metazoários zooplantónicos durante todo o ciclo anual. Porém, dado que o micro-fitoplâncton constitui a fracção dominante do fitoplâncton apenas no período de Verão (ver Capítulo III, Fig. 3.31), a ingestão de ciliados por metazoários pode ser importante na maior parte do ciclo anual, em particular no Outono, período de densidade máxima de copépodes (Sprung, 1994a; A. Marques, dados não publicados). A estimativa média da ingestão total dos metazoários planctónicos no Outono ($13 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$) representou cerca de 50% da produção de ciliados na experiência de Novembro 1991. No Inverno, a ingestão média estimada para os metazoários planctónicos ($3 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$) foi claramente insuficiente para controlar a assembleia de ciliados, que exibiu valores de produção entre $44,4$ e $56,0 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$ e taxas de crescimento relativamente elevadas (ver Fig. 5.12). Assim, as reduzidas abundâncias de ciliados nos períodos de Verão e Inverno parecem indicar a acção de outros predadores.

Os ciliados, mesmo os tintinídeos, são eficientemente consumidos por diversos bivalves adultos (Krsinic, 1987; Le Gall *et al.*, 1997; Lam-Hoai *et al.*, 1997; Dupuy *et al.*, 1999, 2000a,b; Cerrato *et al.*, 2004). Assim, na Ria Formosa, a elevada densidade de bivalves pode exercer um impacto importante sobre a assembleia de ciliados. As estimativas da actividade dos bivalves apresentadas no Capítulo III (ver Secção 4.3.1.2) indicam que no período de maior actividade das comunidades bentónicas (C. Rocha, comunicação pessoal, 2004), na Primavera-Verão (23 a $36 \text{L.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$, ver Sprung *et al.*, 2001), a comunidade bentónica e epífitas associadas filtram 25 a 33% do volume de água por dia. Assumindo uma eficiência de retenção dos ciliados de 100%, a remoção diária de 25 a 33% da biomassa no período de Primavera-Verão correspondeu à remoção diária média de $27,3 \pm 10,7\%$ (13-59%) a $36,0 \pm 14,2\%$ (17-78%) da produção de ciliados. Dado que não se observou uma variabilidade sazonal a nível da taxa de crescimento dos ciliados, as abundâncias reduzidas observadas no Verão podem precisamente resultar da intensificação da actividade destes predadores. O impacto dos bivalves na diminuição da abundância de tintinídeos no final do Verão na Laguna de Thau (França) foi igualmente sugerido por Lam-Hoai & Rousier (2001). A ocorrência de abundâncias de ciliados

inferiores em situação de baixa-mar, em particular no período de maior temperatura e maior actividade dos bivalves (Março-Setembro 1991, ver Fig. 5.6 A), parece corroborar esta hipótese.

De acordo com Dupuy *et al.* (1999, 2000a, b), os protistas fagotróficos em geral, e os ciliados em particular, podem representar um importante componente da dieta alimentar de diversos bivalves bentónicos em sistemas costeiros protegidos e uma presa de elevada qualidade nutricional. Na Ria Formosa, a importância relativa deste grupo para a dieta dos bivalves pode ser particularmente elevada no período de Outono-Inverno, quando a intensidade luminosa parece limitar o crescimento do fitoplâncton (ver Capítulo III, Fig. 3.43) e a comunidade é dominada por células de dimensões inferiores a 5 µm (ver Capítulo III, Fig. 3.31), geralmente utilizadas menos eficientemente por várias espécies de bivalves (Dupuy *et al.*, 1999, 2000a, b; Sobral & Widdows, 2000). Efectivamente, a análise global dos fluxos de carbono na teia alimentar microbiana no interior da Ria Formosa indicou que os ciliados representaram entre 45% e 80% da produção total de planctontes com dimensões superiores a 5 µm nos períodos de Outono, Inverno e início de Primavera (ver Capítulo VI, Figs. 6.2-6.7).

Para além de remover a biomassa de ciliados, a intensificação da predação exercida pelos bivalves pode ter contribuído para a diminuição relativa do volume celular médio dos ciliados no período de Verão. De acordo com Dupuy *et al.* (1999), a retenção de ciliados com dimensões inferiores a 20 µm por *Crassostrea gigas* é inferior à retenção dos ciliados superiores, incluindo diversas espécies de *Tintinnopsis* sp.. Assim, a sucessão de ciliados observada no interior da Ria Formosa, com dominância de formas nanoplanctónicas no Verão, pode ser explicada através de uma regulação tipo “top down”.

4.4 Variabilidade sazonal na interface com a zona costeira adjacente

4.4.1 Nanoflagelados aplastídicos

No geral, a abundância ($0,5-4,4 \times 10^6$ células.L⁻¹) e biomassa (0,8-10,3 µgC.L⁻¹) de nanoflagelados aplastídicos na Estação Barra, em situação de máxima influência costeira (preia-mar e meia-enchente), exibiu valores máximos na Primavera e Verão, em particular na Primavera 1992 (ver Fig. 5.4 B). A ocorrência de abundâncias máximas de nanoflagelados aplastídicos no período de Primavera (Kuuppo, 1994; Brussard *et al.*, 1995; Verity *et al.*, 1999) ou no Verão (Solic & Krstulovic, 1994; Tanaka & Taniguchi, 1999; Lee *et al.*, 2001; Tsai *et al.*, 2005) foi igualmente referida para diversos sistemas costeiros expostos de clima temperado. Ao contrário do padrão observado no interior da Ria, a abundância de nanoflagelados aplastídicos na Estação Barra, em situação de máxima influência costeira, relacionou-se positiva e

significativamente com a temperatura. Este resultado, igualmente referido por Solic & Krstulovic (1995) e Lee *et al.* (2001), pode traduzir a acção da temperatura na regulação do crescimento deste grupo de protistas.

Porém, a disponibilidade de alimento, em particular bacterioplâncton heterotrófico (Marrasé *et al.*, 1992; Solic & Krstulovic, 1994, 1995; Tanaka *et al.*, 1997; Tsai *et al.*, 2005) e, por vezes flagelados plastídicos (Verity *et al.*, 1999) ou *Synechococcus* (Tsai *et al.*, 2005), é geralmente considerada a variável responsável pela regulação do crescimento e pela variabilidade sazonal da assembleia de nanoflagelados em diversos sistemas costeiros expostos. Neste estudo, a abundância de nanoflagelados e de bacterioplâncton heterotrófico não se relacionaram de forma significativa. Todavia, a reduzida variabilidade sazonal do bacterioplâncton heterotrófico pode indicar uma regulação eficiente pela predação exercida pelos nanoflagelados applastídicos, geralmente referida para diversos sistemas costeiros (Solic & Krstulovic, 1994; ver Cap. 4, Tab. IV.6).

A associação entre a abundância de *Synechococcus* e de nanoflagelados applastídicos foi mais clara. Fases de acentuado crescimento líquido dos nanoflagelados applastídicos coincidiram com fases de estabilização (Junho-Julho 1991, Agosto-Setembro 1991) ou declínio de *Synechococcus* (Maio 1992-Junho 1992) (ver Capítulo III, Fig. 3.20). Esta associação e a observação microscópica frequente de *Synechococcus* no interior dos vacúolos digestivos dos nanoflagelados applastídicos indica que, ao contrário do interior da Ria, as cianobactérias podem ter constituído um componente importante na dieta destes protistas fagotróficos. O contributo superior de *Synechococcus* para a biomassa total de picoplâncton (ver Fig. 5.1) e as abundâncias geralmente superiores a 10×10^6 células.L⁻¹, mais elevadas que a concentração limiar referida para a ingestão de *Synechococcus* por nanoflagelados applastídicos (“feeding threshold”, $0,5 \times 10^6$ células.L⁻¹, Berninger *et al.*, 1991), podem explicar a aparente importância de *Synechococcus* para os nanoflagelados applastídicos na Estação Barra.

A importância relativa da regulação da assembleia de nanoflagelados applastídicos pela disponibilidade de alimento, regulação “bottom-up”, e pela predação, regulação “top-down”, pode ser inferida através da aplicação do modelo de Gasol (1994). Em situação de baixa-mar (ver Fig. 5.23, símbolos vermelhos), cerca de metade (44%) das ocasiões amostradas situaram-se abaixo da linha MRA indicando uma situação de provável controlo do tipo “top-down”. Estas situações ocorreram em períodos da Primavera, Outono e de forma consistente no Verão. As situações de provável limitação do tipo “bottom-up” ocorreram em Junho 1991 e, de forma consistente, entre Dezembro 1991 e Junho 1992. Porém, em situação de máxima influência costeira (preia-mar), apenas 18% das ocasiões amostradas (Abril 1991, Novembro 1991 e Janeiro 1992) reflectiram a acção de um controlo do tipo “top-down” (ver Fig. 5.23, símbolos azuis). A elevada

abundância e biomassa de ciliados em Abril 1991 pode ter contribuído para este resultado, dado que este grupo parece controlar eficientemente a assembleia de nanoflagelados applastídicos em diversos sistemas costeiros (Solic & Krstulovic, 1995; Solic *et al.*, 1998; ver Tab. V.7).

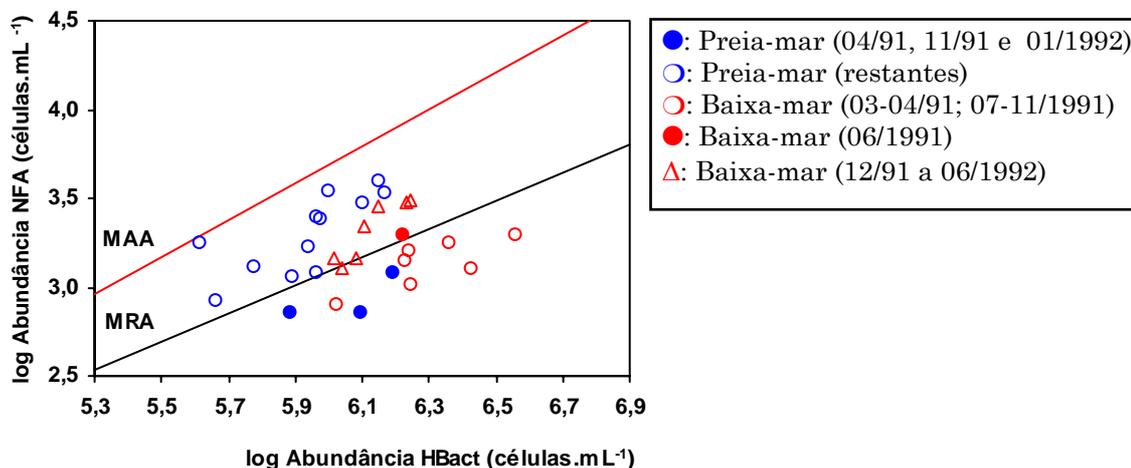


Figura 5.23 - Relação entre o logaritmo da abundância de nanoflagelados applastídicos (NFA) e o logaritmo da abundância de bacterioplâncton heterotrófico (HBact) na Estação Barra, em situação de baixa-mar e de preia-mar, no período entre Março 1991 e Junho 1992. A linha vermelha indica a abundância máxima atingível (MAA) e a linha negra a abundância média efectiva (MRA) propostas pelo modelo de Gasol (1994).

Assim, em situação de máxima influência costeira, a assembleia de nanoflagelados applastídicos pareceu controlada pela disponibilidade de alimento na maior parte dos casos. Em Fevereiro 1992, a localização do ponto, basicamente sobre a recta MAA (ver Fig. 5.23), pode indicar a influência de outros recursos alimentares para além do bacterioplâncton heterotrófico (Gasol, 1994). Esta situação coincidiu com a contribuição mínima do bacterioplâncton heterotrófico para a biomassa total de picoplâncton (45%) e com a contribuição máxima de presas autotróficas, em particular *Synechococcus* (41%).

4.4.2 Ciliados

A abundância ($1,5-27,9 \times 10^3$ células.L⁻¹) e biomassa (1,8-148,2 $\mu\text{gC.L}^{-1}$) de ciliados, com exclusão de *Mesodinium rubrum*, na Estação Barra apresentaram valores máximos na Primavera, em particular em situação de máxima influência costeira, e máximos relativos apenas a nível da abundância no Outono (ver Fig. 5.6 B). A ocorrência de abundâncias e biomassas máximas de ciliados na Primavera foi igualmente referida para uma barra da Ria Formosa por Thiele-Gliesche (1992). A observação de abundâncias ou biomassas máximas de ciliados na Primavera, por vezes associada a uma elevação relativa no final do Verão-Outono, foi referida para diversos sistemas costeiros expostos de clima temperado (Ibanez & Rassoulzadegan, 1977; Hagstrom & Larsson, 1984;

Montagnes *et al.*, 1988; Bernard & Rassoulzadegan, 1994; Nielsen & Kiorboe, 1994; Tamigneaux *et al.*, 1997; Vaqué *et al.*, 1997; Witek, 1998; Rodriguez *et al.*, 2000; Johansson *et al.*, 2004). A ocorrência de abundâncias máximas de tintinídeos na Primavera (ver Fig. 5.7) foi também referida para diversos sistemas costeiros expostos (Konovalova & Rogachenko, 1973; Travers, 1973; Hedin, 1975; Taguchi, 1976; Rassoulzadegan, 1977; Krsinic, 1987; Graziano, 1989).

A abundância de ciliados com exclusão de *M. rubrum* e a abundância de tintinídeos e de microciliados aloricados correlacionaram-se de forma positiva e significativa com a biomassa de dinoflagelados plastídicos. A maior abundância e contribuição relativa de dinoflagelados no exterior da Ria Formosa (ver Capítulo III, Fig. 3.31), as dimensões destes fitoplanctontes, dominados por formas inferiores a 30 µm, e a sua observação no interior dos ciliados indicam que podem constituir um recurso alimentar importante na dieta dos microciliados na zona costeira adjacente à Ria Formosa. De facto, os dinoflagelados são por vezes seleccionados positivamente por diversas espécies de ciliados marinhos (Stoecker *et al.*, 1981, 1983) e são utilizados frequentemente para a manutenção de culturas de ciliados (Gifford, 1985). No caso dos tintinídeos e de *Mesodinium rubrum* (ver Capítulo III, Fig. 3.25 A), a associação com as criptofíceas pode igualmente indicar uma relação trófica directa, discutida na Secção anterior.

No presente estudo, os ciliados apresentaram abundâncias máximas em Março 1991 e máximos relativos em Outubro 1991 (ver Fig. 5.6 B), coincidentes ou posteriores aos “blooms” de fitoplâncton observados em Março 1991 e Setembro 1991 (ver Fig. 5.1). Associações entre ciliados e “blooms” de fitoplâncton foram igualmente observadas em outros sistemas costeiros expostos (Bernard & Rassoulzadegan, 1994; Nielsen & Kiorboe, 1994; Vaqué *et al.*, 1997; Tamigneaux *et al.*, 1997; Witek, 1998; Rodriguez *et al.*, 2000; Modigh, 2001; Johansson *et al.*, 2004). Porém, as associações positivas entre os ciliados e as suas presas potenciais devem ser interpretadas com cuidado. De acordo com Nielsen & Kiorboe (1994), uma relação positiva e significativa entre o fitoplâncton e os ciliados pode resultar apenas da diminuição da predação dos ciliados pelos metazoários planctónicos, devido à saturação da ingestão causada pelo aumento da biomassa de fitoplâncton. De facto, as espécies de diatomáceas dominantes nos “blooms” observados em Março 1991 e Setembro 1991, *Guinardia striata* e *Leptocylindrus danicus*, não parecem presas adequadas para os ciliados observados nestes períodos. Assim, esta associação pode reflectir o facto destes protistas, tal como o fitoplâncton, serem controlados pela predação exercida pelo metazooplâncton, em particular no Verão, quando a biomassa de microfitoplâncton é reduzida (Smetacek, 1981; Nielsen & Kiorboe, 1994; Brussard *et al.*, 1995; Witek, 1998; Rodriguez *et al.*, 2000; ver Calbet & Saiz, 2005 e referências associadas).

A ocorrência de abundâncias máximas de copépodes na plataforma continental algarvia no Outono e Primavera (A. Marques, dados não publicados) e a observação de máximos relativos de biomassa de metazooplâncton em Março-Abril, Julho-Agosto e Outubro (Cunha, 1993) podem explicar a diminuição da abundância de ciliados no período de Verão (ver Fig. 5.6 B). A ocorrência de ciliados com volumes celulares médios inferiores no Verão (ver Fig. 5.6 B), frequentemente associada à predação diferencial do metazooplâncton (Wiackowski *et al.*, 1994; Tamigneaux *et al.*, 1997; Witek, 1998; Johansson *et al.*, 2004), e a reduzida variação da biomassa de pico- e nanoplâncton potencialmente disponíveis para os ciliados no período de Primavera-Verão (ver Fig. 5.1), parecem corroborar esta hipótese. O aumento relativo da biomassa de dinoflagelados plastídicos entre Outubro e Dezembro 1991 (ver Capítulo III, Fig. 3.32), aparentemente associado ao regime de convergência costeira, pode ter favorecido os ciliados neste período.

5. Síntese final

Este estudo avaliou a abundância e biomassa dos principais grupos de protistoplanctontes fagotróficos, nanoflagelados applastídicos e ciliados, no interior do sector oeste da Ria Formosa e numa região exterior, localizada na interface com a zona costeira adjacente. No interior da Ria Formosa, o programa de amostragem regular foi conjugado com uma estratégia experimental. A remoção dos predadores por filtração diferencial e a utilização de câmaras de difusão permitiu a análise do crescimento, da produção e da dieta alimentar de diferentes grupos funcionais de protistas fagotróficos.

A abundância e biomassa de nanoflagelados applastídicos e ciliados foi significativamente superior no interior da Ria Formosa, facto que certamente reflectiu a maior disponibilidade de presas. Os nanoflagelados applastídicos, dominados por células com dimensões inferiores a 3 μm , foram o grupo dominante a nível da abundância de protistas fagotróficos (93-99%) e os ciliados representaram o grupo dominante a nível da biomassa (37-99%). Os ciliados foram dominados, a nível da abundância, por formas aloricadas pertencentes às Ordens Oligotrichida e Choreotrichida e o contributo relativo das formas nanoplanctónicas e microplanctónicas foi similar. Os ciliados mixotróficos (incluindo a espécie mixotrófica obrigatória *Mesodinium rubrum*) representaram, em média, 29 e 38% da abundância total de ciliados no interior e exterior da Ria Formosa, respectivamente. A nível da biomassa, a contribuição relativa dos tintinídeos foi significativamente superior no interior da Ria Formosa (40%) e a contribuição dos microciliados aloricados foi significativamente superior na interface com a zona costeira adjacente (56%). No caso dos tintinídeos, este resultado pode ter reflectido a importância da turbulência e da elevada concentração de nanoplâncton no interior da Ria Formosa. Os tintinídeos foram dominados pelos géneros neríticos *Tintinnopsis* e *Stenosemella* no interior e exterior da Ria Formosa, respectivamente.

Em situação de máxima influência costeira, a abundância de nanoflagelados applastídicos na **interface com a zona costeira adjacente** exibiu um ciclo sazonal com valores máximos na Primavera-Verão e uma relação positiva e significativa com a temperatura. Na maior parte do ciclo anual, a assembleia de nanoflagelados applastídicos foi aparentemente limitada pela disponibilidade de bacterioplâncton heterotrófico. Porém, a observação frequente de *Synechococcus* no interior de vacúolos digestivos e a relação entre a abundância de *Synechococcus* e dos nanoflagelados applastídicos evidenciaram uma relação trófica entre ambos, em particular no período de Primavera-Verão.

Em situação de máxima influência costeira, a abundância de ciliados na interface com a zona costeira adjacente exibiu um ciclo sazonal bimodal com valores máximos na Primavera e no Outono, coincidentes ou posteriores aos “blooms” de fitoplâncton. Os eventos na Primavera foram responsáveis pela importação líquida anual da biomassa de protistas fagotróficos da zona costeira para o interior da Ria Formosa. Dado que a dimensão elevada das diatomáceas dominantes durante os “blooms” provavelmente não permitiu a ingestão pelos ciliados, o padrão sazonal observado pode ter reflectido a intensificação da predação exercida pelo metazooplâncton sobre as diatomáceas e os ciliados. A diminuição do volume celular médio dos ciliados no Verão, geralmente associada à predação diferencial exercida pelo metazooplâncton, corroborou esta hipótese. O aumento da densidade de dinoflagelados plastídicos no Outono, em associação com o regime de convergência costeira, pode ter favorecido os ciliados neste período.

No **interior da Ria Formosa**, a abundância de nanoflagelados applastídicos exibiu valores máximos e uma elevada variabilidade na Primavera e valores mínimos no Verão, em simultâneo com a disponibilidade máxima de picoplâncton autotrófico e heterotrófico. Na transição Inverno-Primavera, a variação sazonal da biomassa e da produção dos nanoflagelados applastídicos reflectiu a variabilidade sazonal da taxa de crescimento *in situ*. A assembleia de nanoflagelados applastídicos exibiu períodos de duplicação celular entre 10 h e 25 h, inferiores aos referidos para o bacterioplâncton heterotrófico, e taxas de crescimento máximas no período de Primavera-Verão. A variação sazonal do crescimento parece ter resultado da variação da temperatura, em particular para valores de temperatura inferiores a 19°C, e/ou da disponibilidade de picoplâncton. Assim, no período de Outono-Inverno, os nanoflagelados applastídicos foram fortemente regulados por mecanismos do tipo “bottom-up”.

A dieta alimentar dos nanoflagelados applastídicos foi dominada pela ingestão de bacterioplâncton heterotrófico (84%) enquanto a ingestão de picofitoplâncton eucariótico representou, em média, 16% da ingestão total medida. A ingestão de *Synechococcus*

foi geralmente negligenciável e parece ter reflectido as reduzidas concentrações existentes no interior da Ria Formosa, inferiores à concentração limiar associada à sua ingestão eficiente por protistas fagotróficos. No período de final de Primavera-Verão, a elevada biomassa de picoplâncton e/ou o aumento da ingestão do picofitoplâncton eucariótico parecem ter causado uma redução notória na eficiência de crescimento dos nanoflagelados applastídicos (9-14%). Em algumas situações (Outono, início de Primavera), a produção total do picoplâncton não foi suficiente para suportar a produção dos nanoflagelados applastídicos observada experimentalmente e as elevadas estimativas da eficiência de crescimento (81-120%) indicaram a ingestão de recursos alimentares não avaliados neste estudo.

Na maior parte do ciclo anual, especialmente no período de Primavera-Verão, a assembleia de nanoflagelados applastídicos foi aparentemente controlada por mecanismos de remoção da biomassa (regulação tipo “top-down”). A predação exercida pelos planctontes com dimensões entre 10 e 100 μm , numericamente dominados por ciliados, removeu entre 20 e 81%, em média 52%, da produção da assembleia de nanoflagelados applastídicos por dia. Face às elevadas taxas de crescimento deste grupo, os impactos estimados para a advecção tidal e para a predação exercida pela comunidade bentónica foram particularmente reduzidos. A íntima associação entre a abundância de nanoflagelados applastídicos e de microciliados aloricados ao longo da amostragem regular, em particular no período de Primavera 1991, e a relação positiva e significativa entre a taxa de predação exercida pelo micro-zooplâncton inferior a 100 μm e a abundância de microciliados aloricados, indicaram que provavelmente este grupo constituiu o principal predador dos nanoflagelados applastídicos. Todavia, no Verão, a ingestão dos nanoflagelados applastídicos por formas larvares planctónicas, dominantes na Ria Formosa neste período do ano, foi provavelmente mais importante. Assim, a acção dos meroplanctontes pode ter permitido, indirectamente, o aumento da abundância de bacterioplâncton heterotrófico no Verão.

A abundância de ciliados no interior da Ria Formosa exibiu valores máximos e uma elevada variabilidade na Primavera e valores relativamente reduzidos no Verão. Este padrão foi igualmente observado no caso dos tintinídeos e microciliados aloricados, enquanto os nanociliados e *Mesodinium rubrum* apresentaram abundâncias máximas no Verão. Em consequência, o volume celular médio dos ciliados foi máximo na Primavera e mínimo no Verão. A abundância de microciliados relacionou-se positiva e significativamente com a biomassa de nanoflagelados applastídicos, em particular no caso da abundância de tintinídeos e criptofíceas, e a abundância de nanociliados relacionou-se positiva e significativamente com a biomassa de picofitoplâncton. Adicionalmente, as relações entre a abundância de *Mesodinium rubrum* e a temperatura, intensidade média da radiação PAR na camada de mistura e abundância de criptofíceas, suas presas, foram igualmente positivas e significativas. Estas relações, associadas aos

valores absolutos da biomassa de nanoplâncton no interior da Ria Formosa, sugeriram um controlo dos diferentes grupos funcionais de ciliados e da sucessão sazonal pela disponibilidade de recursos, isto é, uma regulação do tipo “bottom-up”.

No caso de *Mesodinium rubrum*, a ocorrência de taxas de crescimento máximas, equivalentes a períodos de duplicação celular mínimos de 13 h, para valores de I_m superiores a $200 \mu\text{Em}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ e de produção de criptofíceas superiores a $10 \mu\text{gC}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$, suportou esta hipótese de regulação. No conjunto, a amostragem regular e os resultados experimentais demonstraram que *M. rubrum*, classicamente considerado uma forma autotrófica obrigatória, pode controlar eficientemente as populações de criptofíceas no ambiente natural e que a disponibilidade de criptofíceas pode limitar a ocorrência e a variabilidade temporal deste ciliado.

As taxas de crescimento *in situ* dos restantes ciliados não se relacionaram de forma significativa com a disponibilidade ou produção de alimento potencialmente consumível, resultado que parece não suportar a hipótese de limitação do crescimento pela disponibilidade de recursos. De facto, a taxa de crescimento *in situ* dos ciliados, equivalente a períodos de duplicação celular entre 22 e 67 h, não apresentou uma variação sazonal clara, ao contrário do padrão observado no caso do fitoplâncton, bacterioplâncton e nanoflagelados applastídicos. A observação de taxas de crescimento relativamente elevadas no período de Inverno, basicamente similares às taxas máximas de crescimento previstas para os tintinídeos, indicou uma elevada importância dos mecanismos de remoção da biomassa neste período.

A contribuição média de cada um dos tipos de presas considerados neste estudo para a dieta dos planctontes com dimensões entre $10 \mu\text{m}$ e $100 \mu\text{m}$ foi, por ordem decrescente de importância, 36% para os flagelados plastídicos, 18% para o bacterioplâncton heterotrófico, 17% para os nanoflagelados applastídicos, 13% para o picofitoplâncton eucariótico, 12% para as diatomáceas microplanctónicas e 4% para as diatomáceas pinuladas não coloniais inferiores a $20 \mu\text{m}$. O microzooplâncton inferior a $100 \mu\text{m}$ consumiu, em média, 73% da produção total de nanoplâncton e 100% da produção total de picoplâncton por dia. A ingestão relativamente reduzida de diatomáceas microplanctónicas resultou provavelmente da reduzida abundância de dinoflagelados heterotróficos e de microciliados aloricados, em particular no período de Verão.

Com excepção das experiências efectuadas em Junho 1992 e Julho 1991, a produção dos ciliados foi notoriamente superior (ca. 3-5 x) à ingestão total efectuada pelos planctontes com dimensões entre 10 e $100 \mu\text{m}$. Apesar da produção medida *in situ* poder reflectir a história nutricional recente e não a actual, avaliada experimentalmente, a ingestão de presas não incluídas neste estudo provavelmente explicou este resultado. Recursos alimentares alternativos podem ter incluído o consumo de

dinoflagelados plastídicos e aplastídicos, nanociliados, ambos observados no interior de diversos microciliados loricados e aloricados, ou nano-detritos. Todavia, a elevada razão entre a produção de ciliados e o somatório da produção bacteriana e fitoplanctónica, indicou que, provavelmente, os ciliados no interior da Ria Formosa utilizaram recursos alimentares independentes do ambiente pelágico. A ingestão de matéria detritica ou microrganismos bentónicos, em suspensão na coluna de água ou directamente no sedimento, são hipóteses a considerar para sustentar a elevada produção dos ciliados “planctónicos” no interior da Ria Formosa.

As estimativas da ingestão do metazooplâncton foram insuficientes para controlar a dinâmica dos ciliados no interior da Ria Formosa e o impacto da advecção tidal na remoção da biomassa de ciliados foi potencialmente superior. Os principais predadores neste sistema são provavelmente os metazoários bentónicos. A ocorrência de abundâncias de ciliados inferiores em situação de baixa-mar, em particular no período de maior actividade dos moluscos bivalves (Primavera-Verão), parece evidenciar a sua importância. A intensificação da predação da comunidade bentónica pode igualmente ter contribuído para a redução do volume celular médio dos ciliados no Verão.

No geral, o protistoplâncton fagotrófico representou uma fracção importante da biomassa e da produção de microrganismos planctónicos no interior da Ria Formosa. No caso particular dos ciliados, a ingestão directa ou indirecta de bacterioplâncton heterotrófico e a provável ingestão de presas de origem bentónica evidencia a sua importância como elos entre os sub-sistemas bentónico e pelágico. A informação obtida alarga o conhecimento da distribuição e actividade do protistoplâncton fagotrófico na área de estudo e permite avaliar o impacto da predação dos protistas fagotróficos sobre grupos específicos de presas na Ria Formosa.

CAPÍTULO VI

Estrutura e fluxos de carbono na teia alimentar microbiana da Ria Formosa

1. Estrutura da teia alimentar microbiana no interior da Ria Formosa e na interface com a zona costeira adjacente

A análise integrada da biomassa dos vários componentes da teia alimentar microbiana nas Estações Laguna e Barra evidenciou a importância relativa dos microrganismos heterotróficos, em particular no interior da Ria Formosa. Na Estação Laguna, a contribuição relativa do bacterioplâncton heterotrófico para a biomassa total de microrganismos planctônicos apresentou um valor médio de $36\pm 2\%$ (12-57%) e foi particularmente elevada após o “bloom” de fitoplâncton no Verão e no período de Outono-Inverno (ver Fig. 6.1). A razão entre a biomassa bacteriana e a biomassa fitoplanctónica ($1,1\pm 0,6$) e entre a demanda bacteriana de carbono e a produção fitoplanctónica ($2,8\pm 0,9$) no interior da Ria Formosa foram igualmente elevadas e indicaram, no geral, a importância de fontes de matéria orgânica independentes da produção fitoplanctónica. Esta situação foi descrita para outros sistemas estuarinos e lagunares, alguns dos quais são classificados metabolicamente como sistemas heterotróficos (Chin-Leo & Benner, 1991; Findlay *et al.*, 1991; Otero *et al.*, 2000). Porém, no caso da Ria Formosa, a elevada densidade e produção dos povoamentos de macrófitas bentónicas e microfítobentos podem justificar os resultados obtidos (Sprung *et al.*, 2001; Santos *et al.*, 2004; Peralta *et al.*, 2005) e indicar um metabolismo global possivelmente autotrófico (ver Santos *et al.*, 2004). Na Estação Barra, situada na interface com a zona costeira adjacente, a relação entre a biomassa bacteriana e a biomassa fitoplanctónica ($0,7\pm 0,1$) e a contribuição relativa do bacterioplâncton para a biomassa total de microrganismos planctônicos ($20\pm 4\%$, 6-53%) foram inferiores às registadas no interior da laguna (ver Fig. 6.1 C). Esta diferença reflectiu provavelmente a maior dependência entre o fitoplâncton e o bacterioplâncton heterotrófico devido à menor disponibilidade de fontes alternativas de DOC na zona costeira adjacente à Ria Formosa.

No geral, as condições ambientais no interior da Ria Formosa, em particular as associadas ao ambiente nutricional e luminoso, parecem ter estimulado o fitoplâncton e o bacterioplâncton heterotrófico. O interior da Ria suportou igualmente uma comunidade de protistas fagotróficos mais densa que a observada na interface com a zona costeira. O contributo dos microrganismos heterotróficos para a biomassa total de microrganismos planctônicos foi superior no interior da laguna quando comparado com a Estação Barra, em situação de maior influência costeira ($61\pm 2\%$ *versus* $46\pm 6\%$). Considerando que os metazoários ingerem geralmente partículas com dimensões superiores a $5\ \mu\text{m}$ (Legendre & Rassoulzadegan, 1996), os ciliados parecem constituir um recurso nutricional com elevada importância nas duas estações amostradas. Este grupo representou, em média, $37\pm 8\%$ (6-98%) e $42\pm 3\%$ (3-88%) da biomassa total de microrganismos planctônicos com dimensões superiores a $5\ \mu\text{m}$ nas Estações Laguna e Barra, respectivamente (ver Fig. 6.1).

Face à inexistência de informação relativa aos processos microbianos na Estação Barra, a dinâmica das comunidades planctónicas foi inferida, indirectamente, através da variabilidade sazonal da estrutura das comunidades microbianas. Na Estação Barra, a distribuição da biomassa de microrganismos autotróficos e heterotróficos apresentou uma estrutura piramidal clássica, com dominância clara de formas autotróficas (64-83%), apenas nas situações associadas aos “blooms” de fitoplâncton (Março 1991 e Setembro 1991). Após estes eventos, a pirâmide foi claramente invertida, com dominância das formas heterotróficas que representaram entre 56 a 96% da biomassa total no período de Abril-Junho 1991 e em Outubro 1991 (ver Fig. 6.1). Esta transição evidenciou a ocorrência de uma fase mais heterotrófica, tal como as descritas para ambientes costeiros de clima temperado com base na avaliação da estrutura (Sorokin, 1977; Smetacek, 1981) ou do metabolismo (Blight *et al.*, 1995; Serret *et al.*, 1999) das comunidades pelágicas. No restante período, os contributos relativos dos organismos heterotróficos (30-44%) e autotróficos, dominados por formas nanoplanctónicas, foram relativamente similares, em particular no Verão e Inverno.

No geral, a composição da comunidade nos períodos de “bloom” de fitoplâncton, dominada por diatomáceas microplanctónicas coloniais, possibilita o seu consumo directo por metazoários e favorece a transferência vertical de matéria orgânica para o ambiente bentónico. Esta estrutura e a reduzida contribuição relativa dos protistas fagotróficos com capacidade de ingestão destas espécies (ver Fig. 6.1 B) é similar à apresentada para a rede alimentar herbívora, um dos modelos extremos no contínuo de modelos/estruturas tróficas apresentado por Legendre & Rassoulzadegan (1995). Porém, na maior parte do ano, em particular no Verão e Inverno, períodos de limitação provável pelo ambiente nutricional e luminoso, a dimensão do fitoplâncton foi reduzida, facto que provavelmente potenciou a sua predação por protistas fagotróficos. Adicionalmente, a ocorrência de biomassas de microrganismos heterotróficos elevadas em relação à biomassa fitoplanctónica indica que a comunidade planctónica na zona costeira adjacente à Ria Formosa parece enquadrar-se nos modelos de transição (modelos da teia alimentar multívora e da teia alimentar microbiana) referidos por Legendre & Rassoulzadegan (1995). Esta variação sazonal na estrutura trófica da comunidade planctónica foi igualmente observada em outros ambientes costeiros expostos (Tamigneaux *et al.*, 1999; Shinada *et al.*, 2001).

Dado que os modelos de transição atribuem importância aos metazoários e aos protistas fagotróficos como predadores do fitoplâncton e aos dois componentes referidos como recurso alimentar para os metazoários, estes modelos são mais complexos e mais estáveis que os modelos extremos, herbívoro e *microbial loop*. Esta estabilidade é particularmente importante para a produção e equilíbrio das comunidades de recursos

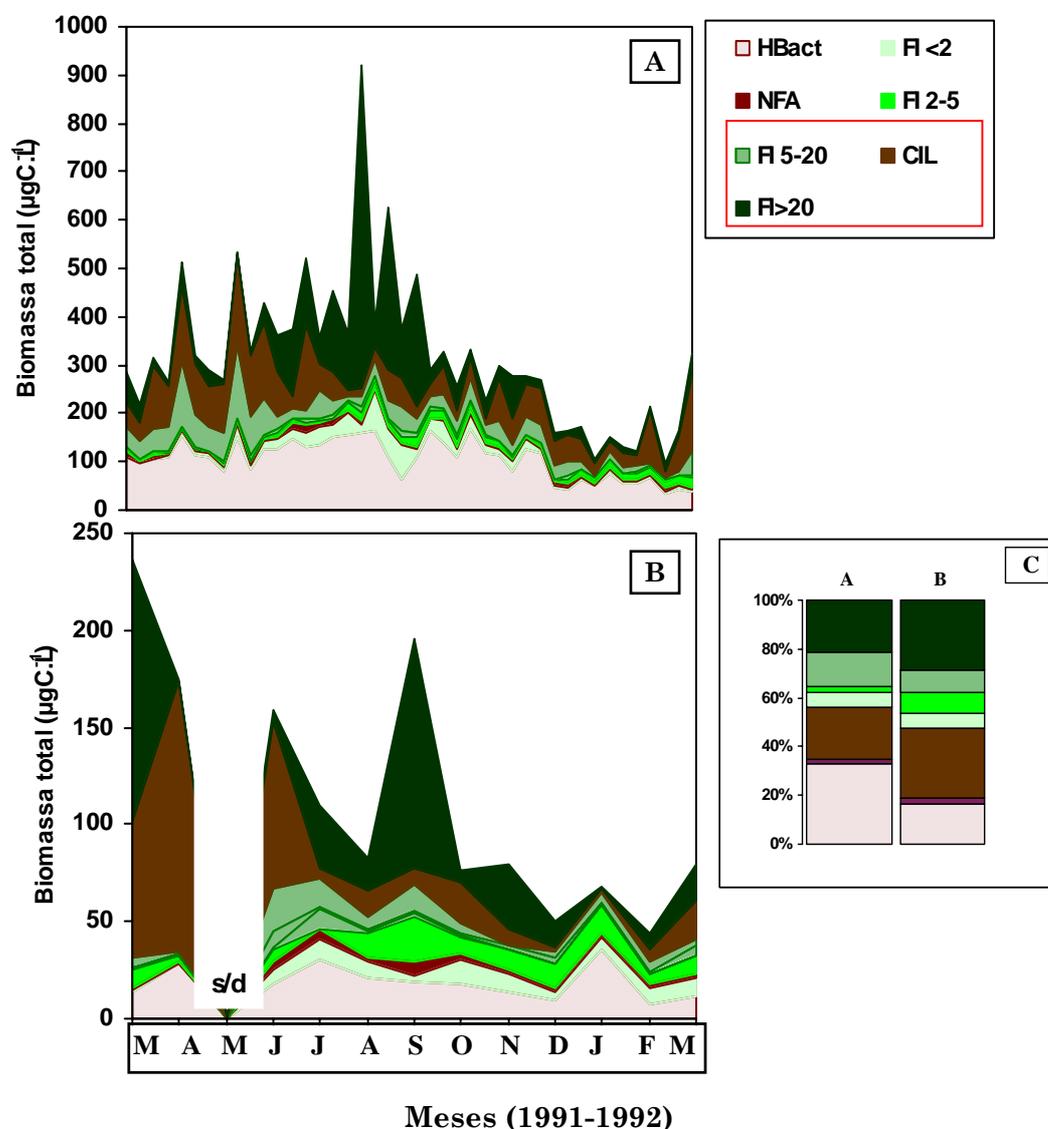


Figura 6.1 - (A, B) Variação da biomassa média de diferentes grupos funcionais de microrganismos planctónicos pertencentes à teia alimentar microbiana no interior da Ria Formosa (A, Estação Laguna, n=4) e numa região em contacto com a zona costeira adjacente (B, Estação Barra, n=2), em situação de maior influência costeira, no período de Março de 1991 a Março de 1992. **(C)** Contribuição média anual de diferentes grupos funcionais de microrganismos planctónicos para a biomassa total nas Estações Laguna (A) e Barra (B). Verde: componentes autotróficos; Cinzento: componentes heterotróficos. A intensidade da coloração é proporcional à dimensão do grupo. Legenda - CIL: ciliados com exclusão de *Mesodinium rubrum*; FI <2: fitoplâncton com dimensões inferiores a 2 µm; FI 2-5: flagelados plastídicos com dimensões entre 2 e 5 µm; FI 5-20: fitoplâncton com dimensões entre 5 e 20 µm; FI >20: fitoplâncton com dimensões superiores a 20 µm incluindo *Mesodinium rubrum*; HBact: bacterioplâncton heterotrófico; NFA: nanoflagelados applastídicos. O rectângulo vermelho na legenda inclui as presas utilizadas eficientemente por metazoários.

haliêuticos, pelágicos e bentônicos, em particular quando submetidas a alterações ambientais ou em períodos críticos de desenvolvimento (ver Mousseau *et al.*, 1996; Tamigneaux *et al.*, 1999). Na costa algarvia, a ocorrência de biomassas de metazooplâncton superiores no período de Primavera-Verão (Cunha, 1993) parece indicar que a utilização de recursos alimentares autotróficos e heterotróficos, em particular ciliados, é potencialmente importante. De facto, os metazoários planctónicos comportam-se essencialmente como omnívoros e a contribuição de presas heterotróficas pode ser idêntica ou mesmo superior à de presas autotróficas (Ohman & Runge, 1994; ver Calbet & Saiz, 2005 e referências associadas).

2. Fluxos de biomassa microbiana entre a Ria Formosa e a zona costeira adjacente

Apesar de nas Estações Laguna e Barra a razão entre a biomassa média de protistoplâncton fagotrófico ($79 \pm 5 \mu\text{gC.L}^{-1}$ versus $27 \pm 5 \mu\text{gC.L}^{-1}$), de fitoplâncton ($134 \pm 11 \mu\text{gC.L}^{-1}$ versus $55 \pm 6 \mu\text{gC.L}^{-1}$) e de bacterioplâncton heterotrófico ($96 \pm 4 \mu\text{gC.L}^{-1}$ versus $28 \pm 2 \mu\text{gC.L}^{-1}$) ser similar, ca. 3 x, a variabilidade tidal semi-diurna destas variáveis na Estação Barra foi notoriamente distinta. Enquanto a biomassa bacteriana foi significativamente superior em situação de baixa-mar, a biomassa do fitoplâncton e do protistoplâncton fagotrófico não variou de forma significativa ao longo do ciclo tidal semi-diurno. Este contraste pode reflectir a maior intensidade relativa dos processos de remoção dos planctontes de maiores dimensões ao longo da sua advecção tidal entre o interior e o exterior da laguna. De acordo com o espectro dimensional de partículas utilizadas eficientemente por *Ruditapes decussatus* (Sobral & Widdows, 2000), o principal bivalve cultivado na Ria Formosa, a reduzida predação sobre o bacterioplâncton heterotrófico pode explicar parcialmente esta diferença. Assim, a exportação de biomassa bacteriana, igualmente documentada na Ria de Aveiro (Cunha *et al.*, 2001), pode estimular as assembleias de protistas fagotróficos na zona costeira adjacente, aparentemente limitadas por recursos alimentares durante a maior parte do ciclo anual.

A ocorrência de biomassas de protistoplâncton fagotrófico e fitoplâncton claramente superiores em situação de maior influência costeira (preia-mar e meia-enchente) entre Março-Junho 1991 no caso dos protistas fagotróficos e em Março 1991 e Setembro 1991 no caso do fitoplâncton, implicou a importação líquida da biomassa destes grupos da zona costeira adjacente para a Ria Formosa. Contudo, estes valores representam estimativas grosseiras dos fluxos em questão. Estimativas com maior rigor exigiriam a avaliação mais frequente (ex.: horária) de variáveis biológicas e hidrodinâmicas (ex.: direcção e velocidade da corrente) ao longo de ciclos de maré com diferentes amplitude e a análise da variabilidade espacial, a nível vertical e horizontal, nas várias barras da Ria Formosa (ver Hopkinson, 1988).

A nível anual, as estimativas dos fluxos de biomassa microbiana entre o sector oeste da Ria Formosa e a zona costeira adjacente, através das Barras de Faro-Olhão e da Armona, indicam uma importação de 0,84 MkgC.ano⁻¹ sob a forma de biomassa de protistas fagotróficos e de 0,37 MkgC.ano⁻¹ sob a forma de biomassa fitoplanctónica e uma exportação de 0,88 MkgC.ano⁻¹ sob a forma de biomassa bacteriana. Globalmente, estes valores indicam uma importação líquida de 0,33 MkgC.ano⁻¹ sob a forma de biomassa microbiana da zona costeira adjacente para o sector oeste da Ria Formosa. Dado que esta importação não se reflectiu nas comunidades da Estação Laguna, parece ter sido retida em regiões mais exteriores da Ria Formosa, provavelmente devido ao consumo pelas comunidades bentónicas. Esta importação líquida parece contrariar a ocorrência de “outwelling”, descrita para diversos sistemas costeiros protegidos (Dame *et al.*, 1986; ver Hopkinson, 1988 e referências associadas). De facto, de acordo com Hopkinson (1988), sistemas com comunidades densas de bivalves, como a Ria Formosa, podem funcionar como importadores líquidos de matéria orgânica.

Porém, as estimativas do presente estudo não incluíram a análise do carbono orgânico particulado associado aos metazoários planctónicos e à fracção detrítica, nem o carbono orgânico dissolvido, que em vários sistemas representa a principal forma de carbono exportado (Taylor & Allanson, 1995). Na Ria Formosa, as únicas estimativas disponíveis, relativas a uma situação de Verão, indicam a exportação líquida de carbono orgânico para a zona costeira adjacente (Santos *et al.*, 2004). Neste estudo, a exportação de carbono foi de facto dominada pelo carbono orgânico dissolvido que representou ca. 67% da exportação total.

3. Fluxos de carbono na teia alimentar microbiana na Ria Formosa

As Figuras 6.2 a 6.7 representam, esquematicamente, os fluxos de carbono entre os vários componentes da teia alimentar microbiana no interior da Ria Formosa, em diversas situações do ciclo anual. Esta esquematização organiza e resume a informação relativa à estrutura e dinâmica da teia alimentar microbiana no interior do sector oeste da Ria Formosa. Porém, a sua utilização é igualmente importante para destacar processos ou variáveis não avaliadas neste estudo (ver McManus, 1991). Para além dos resultados relativos à biomassa, produção e ingestão obtidos experimentalmente, alguns fluxos foram estimados indirectamente (ver valores sublinhados, Figs. 6.2-6.7). A demanda bacteriana de carbono foi estimada com base na eficiência de crescimento das bactérias prevista pelo modelo de del Giorgio & Cole (1998). A estimativa da esxudação de DOC pelo fitoplâncton, considerada 13% da produção fitoplanctónica bruta (Nagata, 2000), baseou-se numa razão entre a produção fitoplanctónica bruta e a respiração do fitoplâncton de 15:1 (Raymont, 1980). A produção de DOC e de partículas sub-micrométricas (“picopellets”) pelos protistas fagotróficos, associada essencialmente aos processos

de egestão e excreção, foi considerada operacionalmente matéria orgânica dissolvida e estimada como 25% da ingestão total (ver Nagata, 2000 e Rousseau *et al.*, 2000). A produção de DOC pelo metazoplâncton, essencialmente associada ao processo de “sloppy feeding”, foi considerada 15% da ingestão total (Rousseau *et al.*, 2000). A egestão de carbono particulado detrítico pelos metazoários (ex.: pelotas fecais) e os processos de produção de DOC associados à autólise ou à lise viral (Fuhrman, 1999) não foram considerados na representação esquemática dos fluxos. As estimativas do consumo do metazoplâncton basearam-se nos valores médios da biomassa de metazoários para cada estação do ano, apresentados por Sprung (1994a), e na aplicação do modelo de Huntley & Lopez (1992) e de uma eficiência de crescimento de 40% (Kiorboe *et al.*, 1985). As estimativas da respiração de cada componente basearam-se na diferença entre a incorporação ou ingestão de carbono e o somatório da exsudação de DOC e produção (Nagata, 2000).

Em algumas experiências, a produção de ciliados foi muito superior à ingestão total das presas consideradas neste estudo. Nesta situação, a estimativa da ingestão de outros recursos alimentares pelos ciliados (ingestão não determinada de ciliados, IND-C) baseou-se na aplicação de uma eficiência de crescimento de 30% (Straile, 1997) aos valores de produção obtidos experimentalmente *in situ*. No caso dos nanoflagelados applastídicos, a eficiência de crescimento variou entre 9 e 30% em cinco das sete experiências. Porém, em duas experiências (Novembro 1991 e Abril 1992), a comparação entre os valores obtidos (84-120%) e os geralmente referidos para os protistas fagotróficos (Caron & Goldman, 1990; Straile, 1997) indicou a utilização de outros recursos alimentares. Tal como no caso dos ciliados, a ingestão de outros recursos alimentares pelos nanoflagelados applastídicos (ingestão não determinada de nanoflagelados applastídicos, IND-F) baseou-se na aplicação de uma eficiência de crescimento de 30% (Straile, 1997) aos valores de produção obtidos experimentalmente.

Os fluxos de carbono apresentados foram impactados por diversos tipos de erros. Para além dos problemas incontornáveis associados à conversão do biovolume em biomassa, amplamente discutidos no Capítulo II (Secções 2.13, 2.14 e 2.1.5), e à presença de outros planctontes com dimensões entre 10 e 100 μm (OP <100; exs.: dinoflagelados fagotróficos e micrometazoários) para além dos ciliados, alguns processos fisiológicos considerados de forma média podem apresentar uma variação natural extremamente elevada. Assim, a produção primária bruta pode representar mais do dobro da produção primária líquida (ver Barbosa *et al.*, 2001), a percentagem de DOC exsudado pelo fitoplâncton pode atingir valores superiores a 70% (Nagata, 2000) e a percentagem de DOC produzido pelos protistas, associado especialmente à egestão de material não assimilado ou não digerido, pode atingir valores superiores a 50% da ingestão total (ver Nagata, 2000 e referências associadas). Para concentrações elevadas de presas, a sua assimilação parece ser menos eficiente e, em consequência, a produção de DOC notoriamente superior (Jumars *et al.*,

1989; Nagata & Kirchman, 1991). Face aos resultados obtidos experimentalmente, com valores de ingestão *per capita* superiores no período de Verão no caso dos nanoflagelados applastídicos (ver Capítulo V, Fig. 5.19), a utilização de proporções de DOC produzido variáveis e, no caso dos nanoflagelados applastídicos, superiores no Verão, seria provavelmente mais realista. Se a eficiência de assimilação das presas for superior à prevista (30%, Straile, 1997) nos períodos de menor disponibilidade de alimento (Jumars *et al.*, 1989; Nagata & Kirchman, 1991), o contributo relativo da ingestão de presas não avaliadas neste estudo (IND-F e IND-C) para a dieta alimentar das assembleias de nanoflagelados applastídicos e ciliados e o contributo dos protistas para a produção de DOC foram sobreestimados.

Adicionalmente, a produção de cada componente, baseada na avaliação da taxa de crescimento *in situ*, representou provavelmente uma estimativa conservativa devido à remoção incompleta de diversas fontes de mortalidade (vírus, parasitas e predadores; ver Cap. II, Secção 2.2.10) ou à exclusão do contributo de grupos específicos como por exemplo os dinoflagelados. No período de limitação do crescimento do fitoplâncton pela intensidade luminosa (ver Capítulo III, Fig. 3.43), Outono-Inverno, a quantificação da taxa de crescimento com base na exposição da comunidade a uma intensidade equivalente à intensidade média da radiação PAR na camada de mistura, pode ter subestimado a produção fitoplanctónica particulada. Porém, os valores de produção fitoplanctónica particulada obtidos no período de Outono-Inverno ($17-35 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$) são comparáveis às estimativas da produção fitoplanctónica “bruta” ($0,8-9,0 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{h}^{-1}$) para zonas interiores da Ria Formosa, obtidas através da incorporação de bicarbonato marcado com ^{14}C em incubações curtas (ca. 4 h), efectuadas em períodos que incluíram o meio-dia solar (Marques, 1988; Falcão, 1996).

3.1 Outono, Inverno e início da Primavera

No período de Outono (Novembro 1991, ver Fig. 6.2), Inverno (Fevereiro 1992 e Janeiro 1993, ver Fig. 6.3) e início da Primavera (Abril 1992, ver Fig. 6.4), a biomassa e a produção do bacterioplâncton heterotrófico e do fitoplâncton foram similares e o componente mais produtivo foram os ciliados. Nesta situação, a exsudação de DOC pelo fitoplâncton representou apenas 4 a 5% da demanda bacteriana de carbono. Neste período, os planctontes fagotróficos com dimensões inferiores a $100 \mu\text{m}$, dominados numericamente por protistas fagotróficos, foram os principais produtores de DOC avaliados neste estudo. A produção de DOC por este grupo foi equivalente a 38-42% da demanda bacteriana de carbono no Outono-Inverno e a 76% no início da Primavera. A importância dos protistas fagotróficos como produtores de DOC confirma os resultados obtidos experimentalmente por Strom *et al.* (1997) e previstos por Nagata (2000).

Porém, a produção total de DOC associada aos vários planctontes considerados neste estudo representou apenas entre 45 e 83% da demanda bacteriana de carbono. Para além da eventual metabolização de matéria orgânica detritica (Chróst, 1990), produzida por exemplo por metazoários pelágicos e bentónicos e produtores primários bentónicos, o contributo de fontes de DOC alóctones ao sistema pelágico, por exemplo associadas aos efluentes urbanos ou às comunidades de produtores primários bentónicos (Peralta *et al.*, 2005; Sprung *et al.*, 2001; Santos *et al.*, 2004), parece especialmente importante no período entre o Outono e o início da Primavera. Tal como em outros sistemas lagunares com extensos povoamentos de macrófitas (Chin-Leo & Benner, 1991; Hopkinson *et al.*, 1998), o bacterioplâncton heterotrófico parece representar um importante elo trófico entre a produção primária bentónica e os organismos metazoários, pelágicos e bentónicos.

A produção total de microrganismos planctónicos potencialmente disponível para consumo pelos metazoários foi relativamente reduzida, em particular no Outono-Inverno (52-85 $\mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$), e constituída maioritariamente por organismos heterotróficos (75-89%). Os ciliados representaram entre 67 e 80% da produção total de planctontes com dimensões superiores a 5 μm , geralmente ingeridos eficientemente pelos metazoários (Legendre & Rassoulzadegan, 1996).

Dado que as necessidades estimadas para o metazooplâncton são relativamente reduzidas face à produção dos ciliados (ver Figs. 6.2-6.4) e que estes protistas fagotróficos apresentaram elevadas taxas de crescimento e abundâncias reduzidas no Inverno, os metazoários bentónicos provavelmente desempenharam um papel importante na regulação dos ciliados. Assim, os ciliados podem representar um recurso alimentar importante para a extensa comunidade de bivalves bentónicos na Ria Formosa. A importância dos protistas fagotróficos, em particular dos ciliados, na dieta alimentar de bivalves adultos em diversos sistemas costeiros protegidos foi recentemente comprovada por Dupuy *et al.* (1999, 2000a, b). Na Ria Formosa, os ciliados podem funcionar como um elo trófico entre o picoplâncton e os metazoários bentónicos. Esta interacção envolveu provavelmente a transformação de DOC alóctone e de DOC produzido pelos produtores primários bentónicos em biomassa bacteriana, e o seu consumo directo ou indirecto, via ingestão de nanoflagelados applastídicos, pelos ciliados.

Tal como na generalidade dos sistemas aquáticos (Solic & Krstulovic, 1995, ver Cap. 4, Tab. IV.6), os protistas fagotróficos, em especial os nanoflagelados applastídicos, foram os principais predadores do bacterioplâncton heterotrófico e, no período entre o Outono e início de Primavera, consumiram diariamente entre 42 e 68% da produção bacteriana. Nas experiências efectuadas em Novembro 1991 e Abril 1992, a produção bacteriana não foi suficiente para suportar a produção da assembleia de nanoflagelados applastídicos e, assumindo uma eficiência de crescimento de 30% (Straile, 1997), a ingestão de outros

recursos alimentares (IND-F) representou 63 a 76% da ingestão total estimada (ver Figs. 6.2 e 6.4). A utilização de outras presas pelos nanoflagelados aplastídicos foi igualmente observada em diversos estudos (Kuuppo-Leinikki *et al.*, 1994; Tsai *et al.*, 2005).

Os planctontes com dimensões entre 10 μm e 100 μm , dominados numericamente por ciliados, representaram os principais predadores dos nanoflagelados aplastídicos e removeram 24 a 72% produção. d^{-1} , valores similares aos referidos para diversos sistemas costeiros (ver Cap. 5, Tab. V.7). Porém, tal como referido por Kuuppo-Leinikki *et al.* (1994) e Wallberg *et al.* (1999), os nanoflagelados aplastídicos representaram apenas uma fracção reduzida da dieta dos ciliados. De entre os recursos quantificados neste estudo, no período entre o Outono e o início da Primavera o principal recurso alimentar utilizado pelos planctontes com dimensões entre 10 μm e 100 μm foram os flagelados plastídicos. De facto, este grupo, dominado numericamente por ciliados, consumiu diariamente 57 a 109% da produção de flagelados plastídicos em Novembro 1991 e Janeiro 1993 mas o seu impacto não foi significativo em Fevereiro 1992. Os planctontes com dimensões inferiores a 100 μm removeram entre 11 e 70% da produção fitoplanctónica diária neste período, valores comparáveis aos referidos para diversos sistemas costeiros protegidos (ver Calbet & Landry, 2004; ver Capítulo III, Tab. III.14). Nas experiências efectuadas no Inverno e início de Primavera, a ingestão total de microrganismos heterotróficos, constituída por bacterioplâncton heterotrófico e nanoflagelados aplastídicos, foi superior à ingestão de microrganismos autotróficos e representou 69 a 80% da ingestão total avaliada experimentalmente (ver Figs. 6.3 e 6.4).

Nestas experiências, a elevada produção dos ciliados quando comparada com a ingestão total quantificada experimentalmente indicou a utilização de recursos alimentares não avaliados neste estudo (IND-C). Apesar da biomassa de nanoplâncton disponível ser particularmente reduzida no Inverno, a utilização destes recursos ocorreu em simultâneo com um reduzido impacto sobre os flagelados plastídicos (20% produção. d^{-1}). De facto, em Fevereiro 1992, por exemplo, a predação sobre os flagelados plastídicos não foi significativa. Os recursos alimentares podem ter incluído material dissolvido ou coloidal (Pavillon & Rassoulzadegan, 1980), material detritico (Posch & Arndt, 1996), dinoflagelados ou mesmo ciliados (ver revisão Pierce & Turner, 1992). A ingestão de recursos não avaliados neste estudo representou entre 78 a 94% da ingestão total dos ciliados. A utilização de material detritico pode incluir a re-ingestão de material particulado sub-micrométrico, previamente produzido pelos protistas (coprofagia, Stoecker, 1984; Pelegrí *et al.*, 1999), o que implicaria a adição de um fluxo adicional da caixa DOC em direcção aos protistas fagotróficos. Neste período, a ocorrência de várias transferências tróficas entre os ciliados, igualmente observada em diversos ambientes costeiros protegidos (Dolan, 1991a; Leakey *et al.*, 1993; Lam-Hoai *et al.*, 1997), parece provável. Em particular em Abril 1992, os resultados experimentais indicaram o consumo de nanociliados por microciliados.

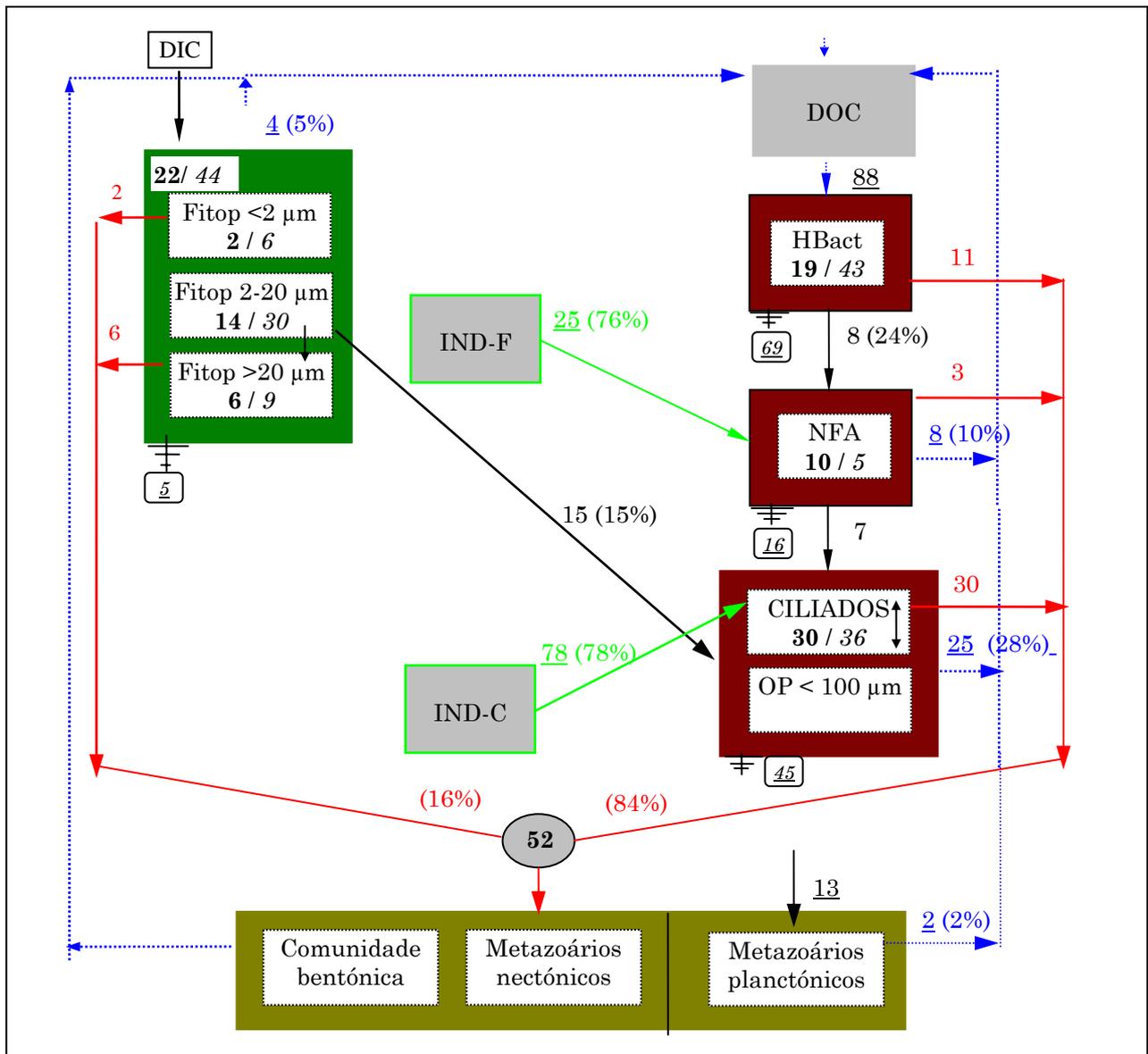


Figura 6.2 - Representação esquemática dos fluxos de carbono entre os componentes da teia alimentar microbiana planctônica, bacterioplâncton heterotrófico (HBact), diferentes classes dimensionais de fitoplâncton (Fitop.), nanoflagelados applastídicos (NFA) e planctontes com dimensões entre 10 e 100 µm, constituídos por ciliados (CIL) e outros planctontes (OP <100 µm), e os metazoários bentônicos e pelágicos no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) em situação de Outono (**Novembro 1991**). No interior de cada caixa, o valor a negrito no lado esquerdo representa a produção (em µgC.L⁻¹.d⁻¹) e o valor no lado direito a itálico representa a biomassa (em µgC.L⁻¹) de cada componente. Os valores omissos representam valores indisponíveis para a Ria Formosa. As linhas e valores a negro representam o consumo de carbono de cada componente (em µgC.L⁻¹.d⁻¹) e os valores entre parêntesis representam a contribuição percentual da presa dominante para a ingestão total medida ou estimada. As linhas e valores a azul representam as transferências de carbono orgânico dissolvido (DOC) e os valores entre parêntesis representam o contributo relativo à demanda bacteriana de carbono. As linhas e valores a vermelho representam a produção potencialmente disponível para os metazoários (em µgC.L⁻¹.d⁻¹) de cada componente e os valores entre parêntesis representam o contributo da produção de microrganismos plastídicos (esquerda) e applastídicos (direita) para a produção total disponível para os metazoários (ver elipsóide). Os valores sublinhados indicam estimativas indirectas (ver texto). IND-C e IND-F representam a ingestão de outros recursos alimentares por ciliados e nanoflagelados applastídicos, respectivamente, de modo a justificar os valores de produção obtidos experimentalmente assumindo uma eficiência de crescimento de 30%. *Mesodinium rubrum* foi incluído no microfítoplâncton. As setas negras no interior de caixas indicam múltiplas transferências tróficas dentro do componente considerado. Os fluxos de saída no lado esquerdo da base de cada caixa representam perdas de carbono por respiração (µgC.L⁻¹.d⁻¹).

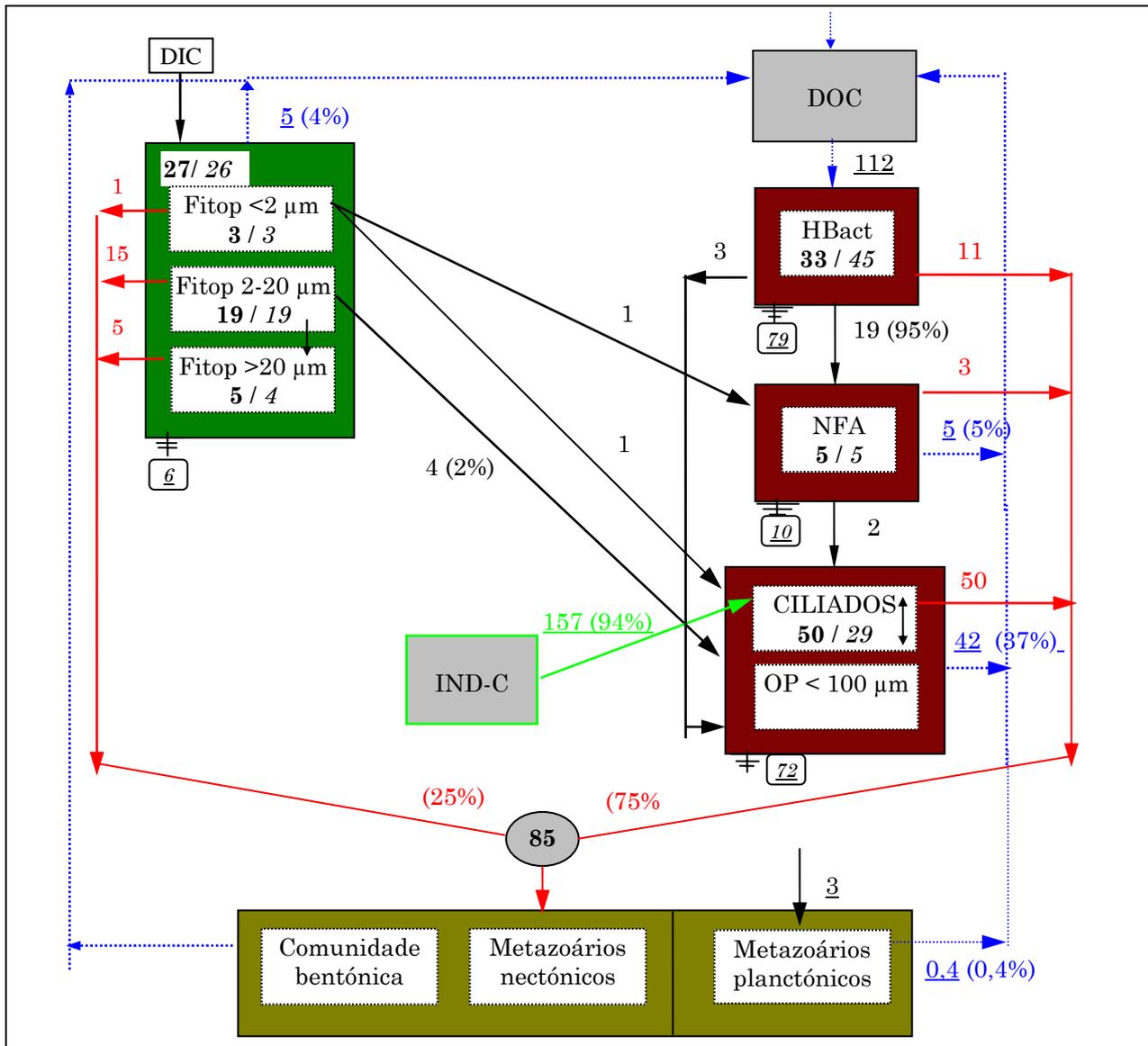


Figura 6.3 - Representação esquemática dos fluxos de carbono entre os componentes da teia alimentar microbiana planctônica, bacterioplâncton heterotrófico (HBact), diferentes classes dimensionais de fitoplâncton (Fitop.), nanoflagelados aplastídicos (NFA) e planctontes com dimensões entre 10 e 100 µm, constituídos por ciliados (CIL) e outros planctontes (OP <100 µm), e os metazoários bentônicos e pelágicos no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) em situação média de Inverno (**Fevereiro 1992 e Janeiro 1993**). No interior de cada caixa, o valor a negrito no lado esquerdo representa a produção (em $\mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$) e o valor no lado direito a *itálico* representa a biomassa (em $\mu\text{gC.L}^{-1}$) de cada componente. Os valores omissos representam valores indisponíveis para a Ria Formosa. As linhas e valores a negro representam o consumo de carbono de cada componente (em $\mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$) e os valores entre parêntesis representam a contribuição percentual da presa dominante para a ingestão total medida ou estimada. As linhas e valores a azul representam as transferências de carbono orgânico dissolvido (DOC) e os valores entre parêntesis representam o contributo relativo à demanda bacteriana de carbono. As linhas e valores a vermelho representam a produção potencialmente disponível para os metazoários (em $\mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$) de cada componente e os valores entre parêntesis representam o contributo da produção de microrganismos plastídicos (esquerda) e aplastídicos (direita) para a produção total disponível para os metazoários (ver elipsóide). Os valores sublinhados indicam estimativas indirectas (ver texto). IND-C representa a ingestão de outros recursos alimentares pelos ciliados de modo a justificar os valores de produção obtidos experimentalmente assumindo uma eficiência de crescimento de 30%. As setas negras no interior de caixas indicam múltiplas transferências tróficas dentro do componente considerado. Os fluxos de saída no lado esquerdo da base de cada caixa representam perdas de carbono por respiração ($\mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$). DIC-carbono dissolvido inorgânico.

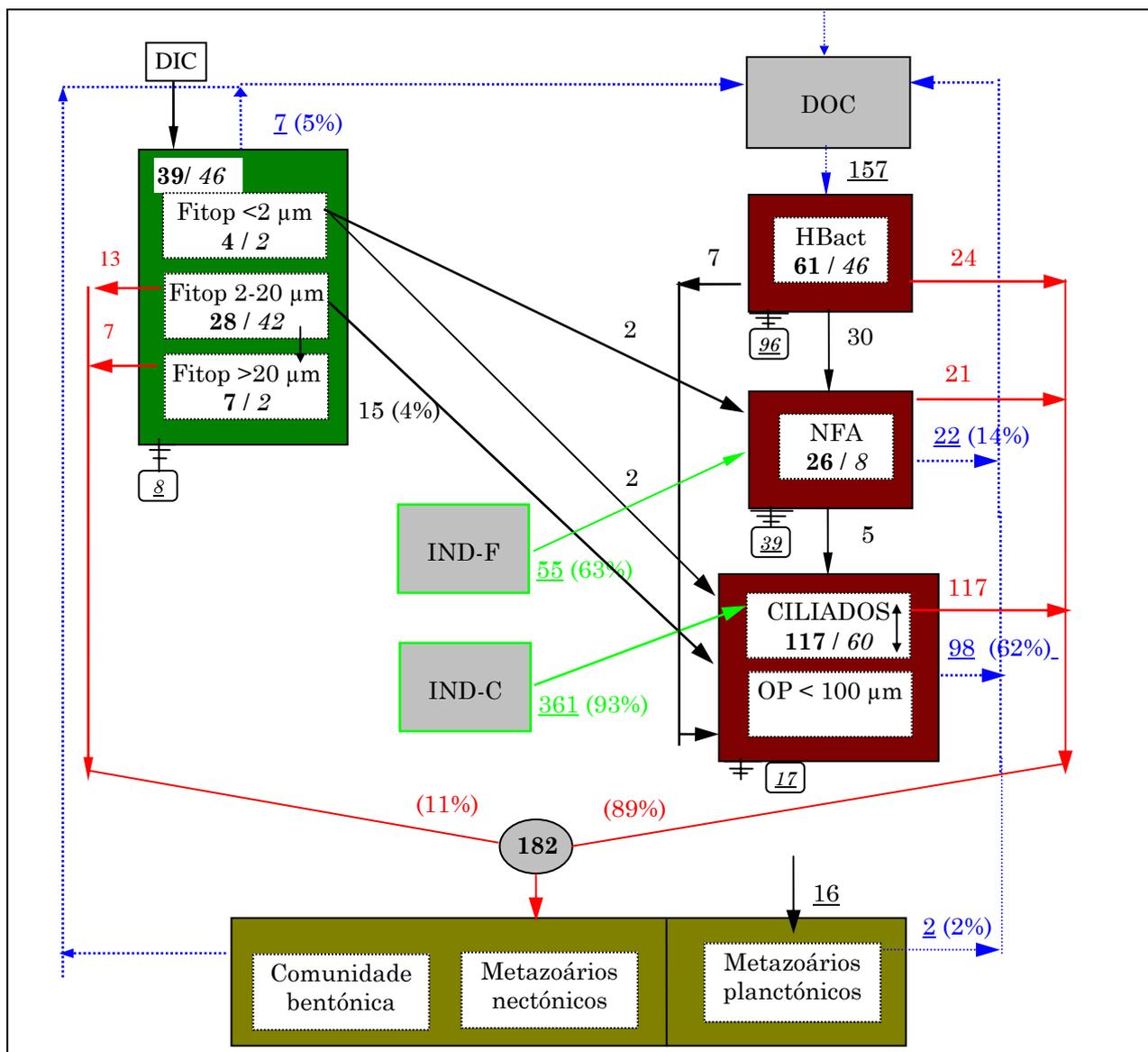


Figura 6.4 - Representação esquemática dos fluxos de carbono entre os componentes da teia alimentar microbiana planctônica, bacterioplâncton heterotrófico (HBact), diferentes classes dimensionais de fitoplâncton (Fitop.), nanoflagelados applastídicos (NFA) e planctontes com dimensões entre 10 e 100 µm, constituídos por ciliados (CIL) e outros planctontes (OP <100 µm), e os metazoários bentônicos e pelágicos no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) no início da Primavera (Abril 1992). No interior de cada caixa, o valor a negrito no lado esquerdo representa a produção (em µgC.L⁻¹.d⁻¹) e o valor no lado direito a itálico representa a biomassa (em µgC.L⁻¹) de cada componente. Os valores omissos representam valores indisponíveis para a Ria Formosa. As linhas e valores a negro representam o consumo de carbono de cada componente (em µgC.L⁻¹.d⁻¹) e os valores entre parêntesis representam a contribuição percentual da presa dominante para a ingestão total medida ou estimada. As linhas e valores a azul representam as transferências de carbono orgânico dissolvido (DOC) e os valores entre parêntesis representam o contributo relativo à demanda bacteriana de carbono. As linhas e valores a vermelho representam a produção potencialmente disponível para os metazoários (em µgC.L⁻¹.d⁻¹) de cada componente e os valores entre parêntesis representam o contributo da produção de microrganismos plastídicos (esquerda) e applastídicos (direita) para a produção total disponível para os metazoários (ver elipsóide). Os valores sublinhados indicam estimativas indirectas (ver texto). IND-C e IND-F representam a ingestão de outros recursos alimentares pelos ciliados e nanoflagelados applastídicos, respectivamente, de modo a justificar os valores de produção obtidos experimentalmente assumindo uma eficiência de crescimento de 30%. As setas negras no interior de caixas indicam múltiplas transferências tróficas dentro do componente considerado. Os fluxos de saída no lado esquerdo da base de cada caixa representam perdas de carbono por respiração (µgC.L⁻¹.d⁻¹). DIC-carbono dissolvido inorgânico.

No período entre o Outono e o início da Primavera, para além da aparente importância dos planctontes fagotróficos com dimensões inferiores a 100 μm como produtores de DOC (38-76% da demanda bacteriana), como fontes de produção de biomassa disponível para os metazoários (75-89%) ou de biomassa superior a 5 μm (45-80%), os planctontes fagotróficos com dimensões inferiores a 100 μm , dominados por protistas fagotróficos, parecem ter desempenhado um papel importante na respiração global da comunidade planctónica. Neste período, estes organismos representaram entre 45 e 67% da respiração total estimada para a comunidade planctónica inferior a 100 μm . Os valores da razão entre a produção fitoplanctónica e a respiração bacteriana (0,31-0,40) e da razão entre a produção fitoplanctónica e a respiração total dos microrganismos planctónicos (0,06-0,22), geralmente considerados indicadores do estado trófico, foram reduzidos e indicaram um modo de funcionamento heterotrófico.

Neste contexto, é importante enfatizar que a estimativa da produção do protistoplâncton fagotrófico com base na ingestão de presas classicamente consideradas dominantes na dieta alimentar, bacterioplâncton heterotrófico no caso dos nanoflagelados applastídicos e flagelados plastídicos no caso dos ciliados, e na aplicação de uma eficiência de crescimento média, estratégia geralmente adoptada em grande parte dos exercícios de modelação (ver Davidson, 1996 e referências associadas), sub-estimaria fortemente a produção destes protistas fagotróficos e a sua importância relativa na dieta dos metazoários na Ria Formosa em grande parte do ciclo anual.

3.2 Final da Primavera e Verão

No período entre o final da Primavera e o Verão registou-se um aumento notório da produção fitoplanctónica em relação ao período anterior, de ca. 10-100x, e um aumento menos acentuado da produção bacteriana (ver Figs. 6.5, 6.6 e 6.7). Neste período, a produção bacteriana representou 14 a 32% da produção fitoplanctónica e a esxudação de DOC estimada para o fitoplâncton suportou uma fracção superior da demanda bacteriana de carbono, que variou entre 26% em Junho 1992 e Setembro 1992 e atingiu um valor máximo de 71% na experiência efectuada em Julho 1991. Esta experiência antecedeu um intenso “bloom” de fitoplâncton no interior da Ria Formosa (19 μg clorofila $a.L^{-1}$) e foi a única experiência em que as estimativas de produção total de DOC excederam a demanda bacteriana prevista (ver Fig. 6.6). Assumindo que a matéria orgânica produzida é lábil, nesta situação, o bacterioplâncton heterotrófico não parece encontrar-se limitado pela disponibilidade de carbono orgânico. Neste cenário, a limitação por azoto é uma hipótese provável (ver Capítulo 5, Secção 4.3.1.3).

Com excepção da situação de Julho 1991, nas restantes experiências o contributo do microzooplâncton inferior a 100 μm para a produção de DOC (37-56%) foi superior à esxudação fitoplanctónica. A produção total de DOC associada aos vários planctontes considerados neste estudo representou 64 a 84% da demanda bacteriana de carbono.

Assim, tal como no período anterior, a utilização de matéria orgânica particulada detritica (Chróst, 1990) ou DOC alóctone ao sistema pelágico, embora em menor proporção, é necessária para explicar a produção bacteriana obtida experimentalmente. Apesar do contributo relativo de fontes de DOC alóctones ao plâncton ser inferior neste período, os fluxos absolutos exigidos neste período (51-86 $\mu\text{gC-DOC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$) foram superiores aos necessários para suportar a comunidade bacteriana entre o Outono e o início da Primavera (30-56 $\mu\text{gC-DOC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$).

A estrutura e dinâmica da teia alimentar microbiana no período entre o final da Primavera e o Verão exibiram uma fase notoriamente autotrófica e dominada (Julho 1991) ou co-dominada por fitoplanctontes com dimensões superiores a 20 μm . Neste período, a produção total de microrganismos planctónicos potencialmente disponível para consumo pelos metazoários foi superior (135-401 $\mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$), em particular em Julho 1991 (1281 $\mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$), e foi constituída maioritariamente por microrganismos autotróficos. O fitoplâncton representou entre 61 e 96% da produção total disponível e entre 69 a 99% da produção total de planctontes com dimensões superiores a 5 μm , consumíveis eficientemente pelos metazoários (Legendre & Rassoulzadegan, 1996). Neste período, a contribuição do bacterioplâncton heterotrófico para a respiração total foi inferior (17-32%) à contribuição observada no Outono-Inverno (30-51%) e enquadra-se nos valores previamente referidos para a Ria Formosa (13-46%; K. Gocke, dados não publicados; 5-79%, Santos *et al.*, 2004). Os valores da razão entre a produção fitoplanctónica e a respiração bacteriana (2,62-9,14) e da razão entre a produção fitoplanctónica e a respiração total dos microrganismos planctónicos (0,88-1,51), geralmente considerados indicadores do estado trófico, foram notoriamente superiores aos obtidos no período anterior (0,32-0,41 e 0,12-0,16, respectivamente) e indicaram uma fase de funcionamento da comunidade planctónica claramente autotrófica.

Tal como no período anterior e na generalidade dos sistemas aquáticos (Solic & Krstulovic, 1995, ver Cap. 4, Tab. IV.66), os protistas fagotróficos, em especial os nanoflagelados applastídicos, foram os principais predadores do bacterioplâncton heterotrófico e, no período entre o final da Primavera e o Verão, consumiram diariamente 67 a 90% da produção bacteriana. Neste período do ciclo anual, a produção bacteriana foi suficiente para suportar a produção da assembleia de nanoflagelados applastídicos em todas as experiências. Apesar deste facto, a dieta dos nanoflagelados applastídicos neste período incluiu a ingestão de picofitoplâncton eucariótico. A utilização de picofitoplâncton constituiu 13 e 23% da ingestão total no Verão mas em Junho 1992 representou o principal elemento da dieta alimentar dos nanoflagelados applastídicos, com 61% da ingestão total (ver Fig. 6.5). A contribuição do picofitoplâncton para a dieta alimentar da assembleia de nanoflagelados applastídicos, por vezes de forma dominante, foi referida para diversos sistemas costeiros. Porém, esta transferência trófica é geralmente valorizada apenas quando a produção bacteriana é insuficiente para

justificar a produção de nanoflagelados applastídicos (Hagstrom *et al.*, 1988; Kuuppo-Leinniki *et al.*, 1994; Reckerman & Veldhuis 1997; Wallberg *et al.* 1999; Vargas & González, 2004). Os ciliados apresentaram um impacto intenso sobre os nanoflagelados applastídicos e removeram entre 44 e 81% da sua produção diária, valores similares aos referidos para outros sistemas costeiros (Solic & Krstulovic, 1995; ver Cap. 5, Tab. V.7).

Tal como no período anterior, os nanoflagelados applastídicos apresentaram um contributo reduzido na dieta dos planctontes com dimensões entre 10 e 100 μm , entre 1 e 5%. No final da Primavera (Junho 1992), o picofitoplâncton eucariótico representou o principal componente da dieta dos planctontes com dimensões entre 10 e 100 μm (33%). Os contributos do bacterioplâncton heterotrófico, nanofitoplâncton e microfitoplâncton para a ingestão total dos planctontes com dimensões entre 10 e 100 μm foram muito próximos, entre 16 e 19%. Nesta experiência, a importância dos planctontes com dimensões entre 10 μm e 100 μm , dominados numericamente por ciliados, na remoção da produção do bacterioplâncton heterotrófico foi idêntica à dos nanoflagelados applastídicos (ver Fig. 6.5). A ingestão de bacterioplâncton pelos ciliados, observada de forma mais intensa em Junho 1992 e Julho 1991 quer a nível absoluto ($32\text{-}52 \mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$) quer a nível de contributo relativo para a dieta (6-16%), é geralmente menosprezada (Solic & Krstulovic, 1994). Porém, o consumo de bacterioplâncton heterotrófico por ciliados, em particular por nanociliados, foi referido para vários sistemas marinhos (Rassoulzadegan *et al.*, 1988). Esta relação trófica pode aumentar de forma global a eficiência da transferência da produção bacteriana para os metazoários (Sherr *et al.*, 1986a) devido à eliminação das perdas de carbono por respiração (CO_2) e egestão de DOC associadas ao nível trófico considerado intermédio (nanoflagelados applastídicos).

No final da Primavera, a comunidade fitoplanctónica foi dominada por formas inferiores a 20 μm e o impacto da predação exercida pelos planctontes inferiores a 100 μm foi elevado e equivalente à remoção diária de 72% da produção fitoplanctónica (ver Fig. 6.5). Porém, nas experiências efectuadas no Verão, a biomassa e produção fitoplanctónica foram dominadas por células coloniais com dimensões superiores a 20 μm que constituíram 41-74% da biomassa e 75-87% da produção fitoplanctónica particulada (ver Figs. 6.6 e 6.7). O programa de amostragem regular da Estação Laguna evidenciou o período de Verão como uma fase claramente autotrófica. De facto, a biomassa total de microrganismos heterotróficos foi inferior à biomassa de autotróficos apenas entre 28 Junho e 14 Agosto 1991 (ver Fig. 6.1 A). Com excepção da experiência efectuada em Fevereiro 1992, as situações de Verão foram as únicas onde os planctontes inferiores a 100 μm não representaram os principais predadores do fitoplâncton e removeram apenas entre 21 e 38% da produção fitoplanctónica por dia. Estes valores reflectiram certamente a incompatibilidade morfológica entre a dimensão das diatomáceas dominantes e a dominância da assembleia de ciliados por formas nanoplanctónicas. Alguns estudos referem o eficiente controlo de “blooms” de diatomáceas por protistas fagotróficos.

Contudo, estas situações estão geralmente associadas à acção de dinoflagelados heterotróficos ou microciliados aloricados (Newer & Cowles, 1994; Sime-Ngando *et al.*, 1995; Strom & Strom, 1996; Strom *et al.*, 2001), pouco abundantes no interior da Ria Formosa no período de Verão.

No período de final de Primavera-Verão, os fluxos de carbono na teia alimentar microbiana foram mais intensos que no restante período do ciclo anual mas aparentemente processaram-se de forma pouco eficiente. A produção de ciliados representou apenas 4% e 21% da ingestão total efectuada pelos planctontes com dimensões entre 10 e 100 μm nas experiências efectuadas em Julho 1991 e Junho 1992. Todavia, o valor extremamente reduzido observado em Julho 1991, notoriamente inferior à eficiência de crescimento dos protistas fagotróficos (Straile, 1997), e a ingestão intensa de diatomáceas coloniais (ver Fig. 6.6), parecem indicar a acção de outros planctontes inferiores a 100 μm em Julho 1991, por exemplo micrometazoários. De facto, as formas meroplânctónicas são mais abundantes na Ria Formosa neste período do ano (Sprung, 1994a; Chicharo, 1996). Porém, a eficiência de crescimento associada aos nanoflagelados aplastídicos foi particularmente reduzida no período de final de Primavera-Verão (9-13%). Este facto, possivelmente associado à elevada biomassa de picoplâncton disponível (Jumars *et al.*, 1989; Nagata & Kirchman, 1991) ou à composição da dieta alimentar, com maior contributo de picofitoplâncton eucariótico, implica que a dissipação de carbono sob a forma de DOC, possivelmente subestimada, e sob a forma de CO_2 , possivelmente sobreestimada, foi particularmente elevada no Verão. Em consequência, a função dos protistas como remineralizadores e produtores de DOC parece especialmente importante neste período.

Nas experiências efectuadas em Julho 1991 e Junho 1992, a razão entre a produção de ciliados e a ingestão total efectuada pelos planctontes com dimensões entre 10 μm e 100 μm , dominados numericamente pelos ciliados, variou entre 4 e 21%. Assim, a ingestão total medida foi suficiente para suportar a produção de ciliados observada. Nestas experiências, a ingestão total de presas heterotróficas por planctontes inferiores a 100 μm representou apenas 26 a 29% da ingestão total, uma fracção notoriamente inferior à associada ao período de Outono-Inverno. No final do Verão (Setembro 1992), a produção de ciliados obtida experimentalmente exigiu a utilização de recursos alimentares não quantificados neste estudo (IND-C), situação análoga à observada no Outono-Inverno. Ao contrário do observado no Inverno, onde uma fracção importante da produção de presas nanoplânctónicas, geralmente consideradas presas preferenciais para os ciliados (Jonsson, 1986; Bernard & Rassoulzadegan, 1990), não foi consumida (ver Fig. 6.3), em Setembro 1992 os planctontes com dimensões entre 10 e 100 μm removeram diariamente 96% da produção total de nanoplâncton e 100% da produção de flagelados plastídicos (ver Fig. 6.7). Tal como previamente referido, os recursos alimentares alternativos podem ter incluído a ingestão de material detrítico, dinoflagelados ou mesmo ciliados.

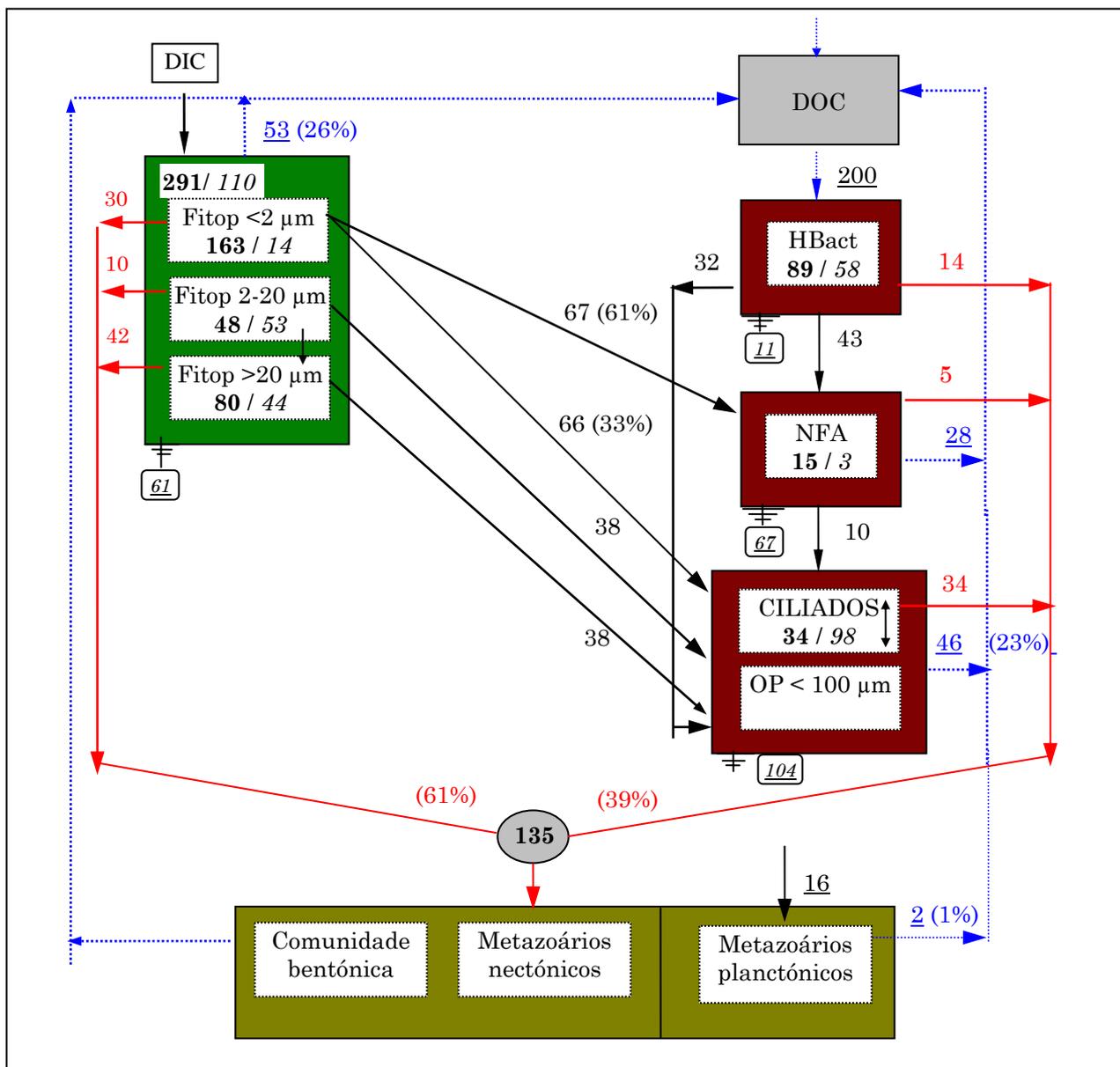


Figura 6.5 - Representação esquemática dos fluxos de carbono entre os componentes da teia alimentar microbiana planctônica, bacterioplâncton heterotrófico (HBact), diferentes classes dimensionais de fitoplâncton (Fitop.), nanoflagelados applastídicos (NFA) e planctontes com dimensões entre 10 e 100 μm , constituídos por ciliados (CIL) e outros planctontes (OP <100 μm), e os metazoários bentônicos e pelágicos no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) no final da Primavera (**Junho 1992**). No interior de cada caixa, o valor a negrito no lado esquerdo representa a produção (em $\mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$) e o valor no lado direito a itálico representa a biomassa (em $\mu\text{gC.L}^{-1}$) de cada componente. Os valores omissos representam valores indisponíveis para a Ria Formosa. As linhas e valores a negro representam o consumo de carbono de cada componente (em $\mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$) e os valores entre parêntesis representam a contribuição percentual da presa dominante para a ingestão total medida ou estimada. As linhas e valores a azul representam as transferências de carbono orgânico dissolvido (DOC) e os valores entre parêntesis representam o contributo relativo à demanda bacteriana de carbono. As linhas e valores a vermelho representam a produção potencialmente disponível para os metazoários (em $\mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$) de cada componente e os valores entre parêntesis representam o contributo da produção de microrganismos plastídicos (esquerda) e applastídicos (direita) para a produção total disponível para os metazoários (ver elipsóide). Os valores sublinhados indicam estimativas indirectas (ver texto). *Mesodinium rubrum* foi incluído no microfitoplâncton. As setas negras no interior de caixas indicam múltiplas transferências tróficas dentro do componente considerado. Os fluxos de saída no lado esquerdo da base de cada caixa representam perdas de carbono por respiração ($\mu\text{gC.L}^{-1}.\text{d}^{-1}$). DIC-carbono dissolvido inorgânico.

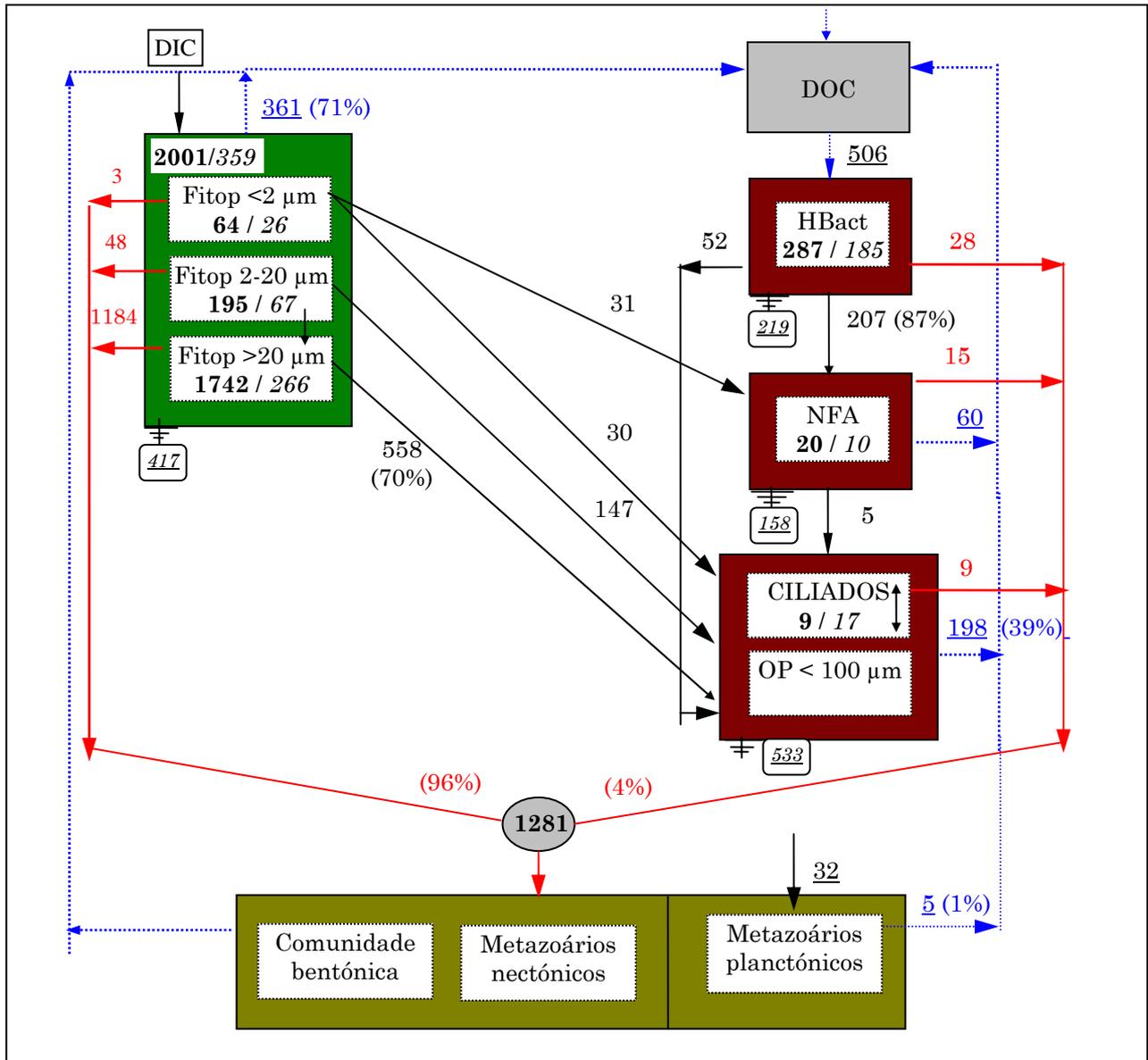


Figura 6.6 - Representação esquemática dos fluxos de carbono entre os componentes da teia alimentar microbiana planctônica, bacterioplâncton heterotrófico (HBact), diferentes classes dimensionais de fitoplâncton (Fitop.), nanoflagelados applastídicos (NFA) e planctontes com dimensões entre 10 e 100 µm, constituídos por ciliados (CIL) e outros planctontes (OP <100 µm), e os metazoários bentônicos e pelágicos no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) em situação de "bloom" de fitoplâncton no Verão (**Julho 1991**). No interior de cada caixa, o valor a negrito no lado esquerdo representa a produção (em µgC.L⁻¹.d⁻¹) e o valor no lado direito a itálico representa a biomassa (em µgC.L⁻¹) de cada componente. Os valores omissos representam valores indisponíveis para a Ria Formosa. As linhas e valores a negro representam o consumo de carbono de cada componente (em µgC.L⁻¹.d⁻¹) e os valores entre parêntesis representam a contribuição percentual da presa dominante para a ingestão total medida ou estimada. As linhas e valores a azul representam as transferências de carbono orgânico dissolvido (DOC) e os valores entre parêntesis representam o contributo relativo à demanda bacteriana de carbono. As linhas e valores a vermelho representam a produção potencialmente disponível para os metazoários (em µgC.L⁻¹.d⁻¹) de cada componente e os valores entre parêntesis representam o contributo da produção de microrganismos plastídicos (esquerda) e applastídicos (direita) para a produção total disponível para os metazoários (ver elipsóide). Os valores sublinhados indicam estimativas indirectas (ver texto). *Mesodinium rubrum* foi incluído no microfitoplâncton. As setas negras no interior de caixas indicam múltiplas transferências tróficas dentro do componente considerado. Os fluxos de saída no lado esquerdo da base de cada caixa representam perdas de carbono por respiração (µgC.L⁻¹.d⁻¹). DIC-carbono dissolvido inorgânico.

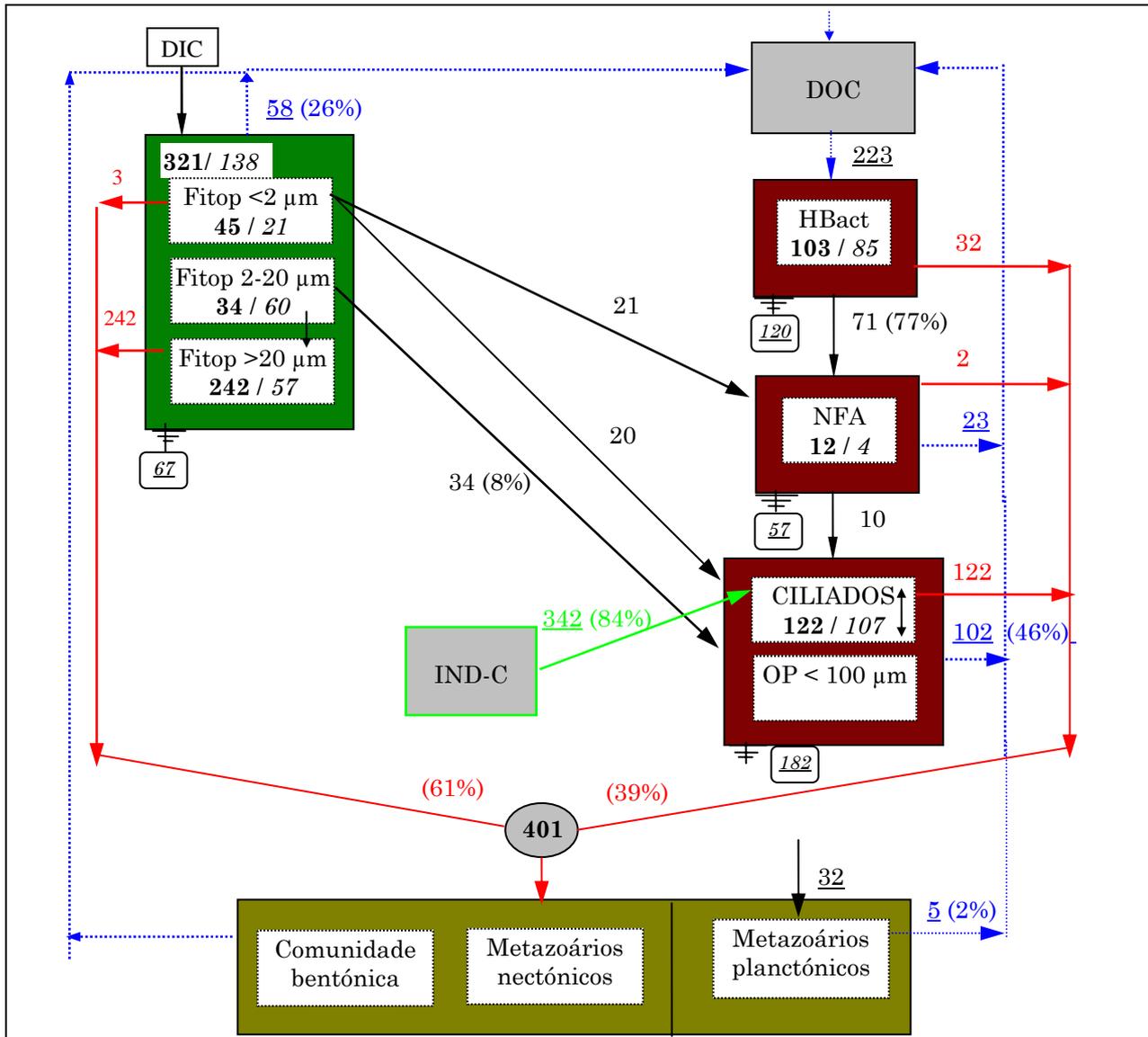


Figura 6.7 - Representação esquemática dos fluxos de carbono entre os componentes da teia alimentar microbiana planctônica, bacterioplâncton heterotrófico (HBact), diferentes classes dimensionais de fitoplâncton (Fitop.), nanoflagelados apalstídicos (NFA) e planctontes com dimensões entre 10 e 100 µm, constituídos por ciliados (CIL) e outros planctontes (OP <100 µm), e os metazoários bentônicos e pelágicos no interior da Ria Formosa (Estação Laguna) em situação de final de Verão (**Setembro 1992**). No interior de cada caixa, o valor a negrito no lado esquerdo representa a produção (em µgC.L⁻¹.d⁻¹) e o valor no lado direito a itálico representa a biomassa (em µgC.L⁻¹) de cada componente. Os valores omissos representam valores indisponíveis para a Ria Formosa. As linhas e valores a negro representam o consumo de carbono de cada componente (em µgC.L⁻¹.d⁻¹) e os valores entre parêntesis representam a contribuição percentual da presa dominante para a ingestão total medida ou estimada. As linhas e valores a azul representam as transferências de carbono orgânico dissolvido (DOC) e os valores entre parêntesis representam o contributo relativo à demanda bacteriana de carbono. As linhas e valores a vermelho representam a produção potencialmente disponível para os metazoários (em µgC.L⁻¹.d⁻¹) de cada componente e os valores entre parêntesis representam o contributo da produção de microrganismos plastídicos (esquerda) e apalstídicos (direita) para a produção total disponível para os metazoários (ver elipsóide). Os valores sublinhados indicam estimativas indirectas (ver texto). IND-C representa a ingestão de outros recursos alimentares pelos ciliados de modo a justificar os valores de produção obtidos experimentalmente assumindo uma eficiência de crescimento de 30%. *Mesodinium rubrum* foi incluído no microfitoplâncton. As setas negras no interior de caixas indicam múltiplas transferências tróficas dentro do componente considerado. Os fluxos de saída no lado esquerdo da base de cada caixa representam perdas de carbono por respiração (µgC.L⁻¹.d⁻¹). DIC-carbono dissolvido inorgânico.

Em resumo, tal como referido em outros sistemas (Ducklow *et al.*, 1986; Wikner & Hagstrom, 1988; Fasham *et al.*, 1999; Rousseau *et al.*, 2000), as estimativas das perdas de carbono sob a forma de CO₂ e DOC associadas aos vários componentes da teia alimentar microbiana foram elevadas e aparentemente traduziram uma transferência de carbono orgânico pouco eficiente. A teia alimentar microbiana no interior da Ria Formosa exibiu um modo de funcionamento claramente variável com uma fase notoriamente autotrófica no período de final de Primavera-Verão. Apesar da generalidade dos fluxos avaliados experimentalmente ou estimados indirectamente ter sido mais intensa neste período, uma fracção inferior da produção fitoplanctónica foi canalizada através dos microrganismos heterotróficos, em particular no Verão, e as transferências de carbono entre os microrganismos heterotróficos foram aparentemente menos eficientes.

No período de Outono-início da Primavera, o contributo relativo dos microrganismos heterotróficos foi superior e a actividade bacteriana observada exigiu um forte contributo relativo de fontes de DOC não avaliadas neste estudo, como por exemplo as macrófitas bentónicas. Neste período, a proporção da produção fitoplanctónica predada por planctontes inferiores a 100 µm foi geralmente superior, a proporção de microrganismos heterotróficos na dieta alimentar dos planctontes inferiores a 100 µm foi superior e os microrganismos heterotróficos, em particular os ciliados, representaram mais de 75% da produção potencialmente disponível para os metazoários planctónicos e bentónicos. A existência de vias alternativas de produção de carbono orgânico, menos dependentes do fitoplâncton, é particularmente importante em períodos onde este se encontra limitado ou inibido por causas naturais, por exemplo pela intensidade luminosa (ver Capítulo III, Fig. 3.47), ou pela acção antrópica (ver Findlay *et al.*, 1998).

A necessidade de recorrer a recursos alimentares alternativos para explicar a produção dos protistas fagotróficos, em particular no caso dos ciliados, é um resultado invulgar. Na Ria Formosa, a produção dos protistas fagotróficos foi suportada pela ingestão de fitoplâncton e pela ingestão, directa ou indirecta, de bacterioplâncton heterotrófico. Neste sistema, estes percursos tróficos não são obrigatoriamente dependentes dado que a existência de diversas fontes de DOC alóctone ao sistema pelágico (exs.: efluentes urbanos, macrófitas, microfitobentos) pode alimentar o percurso heterotrófico de forma independente da produção fitoplanctónica. Neste contexto, se a produção de protistas fagotróficos depender apenas da ingestão de microrganismos planctónicos, independentemente do percurso trófico utilizado, a razão entre a produção de protistas fagotróficos e a produção total de fitoplâncton e bacterioplâncton heterotrófico não deve ser superior a 1. Assumindo as perdas associadas às várias transferências tróficas, o valor deverá obviamente ser inferior. Porém, nas experiências efectuadas em Novembro 1991 (1,0), Abril 1992 (1,4) e Janeiro 1993 (1,2), este valor foi igual ou superior a 1. Esta situação

implica que parte dos recursos alimentares alternativos utilizados pelos ciliados (IND-C) parece não estar associada/dependente do ambiente pelágico.

Estes recursos podem ter incluído material detrítico em suspensão na coluna de água, proveniente das comunidades de produtores primários bentónicos (Posch & Arndt, 1996), ou a ingestão directa de microrganismos bentónicos ou de microrganismos bentónicos em suspensão na coluna de água ou no sedimento. O efeito estimulador da ressuspensão de sedimentos sobre diversos microrganismos heterotróficos, incluindo ciliados, foi previamente documentado por Wainright (1987, 1990) e Garstecki & Wickham (2001). Apesar das presas bentónicas ressuspensas (exs.: diatomáceas pinuladas, bactérias heterotróficas) terem sido incluídas nas estimativas experimentais de produção, se o seu crescimento no ambiente sedimentar for superior ao obtido experimentalmente, a sua utilização pode explicar os valores elevados de produção dos ciliados relativamente à produção total do fitoplâncton e bacterioplâncton heterotrófico. Porém, dado que a deslocação de ciliados planctónicos ao ambiente sedimentar foi referida em diversos estudos (Verity, 1987; Revelante & Gilmartin, 1990; Shimeta & Sisson, 1999), a ingestão de presas bentónicas é uma hipótese a considerar (ver Capítulo V, Secção 4.3.2.1).

Independentemente do local de alimentação, a provável utilização de recursos associados ao ambiente bentónico pelos ciliados constitui um fluxo não contemplado nos modelos actuais de funcionamento dos sistemas marinhos. Assim, para além da transferência trófica entre os metazoários bentónicos e o fitoplâncton, classicamente considerada no âmbito do acoplamento bento-pelágico, e da transferência trófica entre os metazoários bentónicos e o protistoplâncton fagotrófico, recentemente considerada no âmbito do acoplamento bento-pelágico (Dupuy *et al.*, 1999, 2000a,b), a utilização de recursos alimentares de origem bentónica pelos protistas fagotróficos planctónicos constitui uma nova transferência trófica provavelmente relevante para o funcionamento de sistemas costeiros de profundidade reduzida.

4. Conclusões e considerações finais

Este estudo analisou a estrutura e dinâmica sazonal da teia alimentar microbiana no sector oeste da Ria Formosa. A abordagem metológica utilizada incluiu um programa de amostragem regular de duas estações, uma estação situada no interior da laguna e uma estação situada na interface com a zona costeira adjacente, e um estudo experimental direccionado à quantificação do crescimento, produção e interacções tróficas entre o bacterioplâncton heterotrófico, o fitoplâncton e o protistoplâncton fagotrófico.

A comunidade fitoplanctónica na **interface com a zona costeira adjacente** exibiu um ciclo sazonal bimodal com máximos de biomassa na Primavera e final do Verão-Outono.

Estes eventos, dominados por diatomáceas, aparentemente reflectiram o ciclo sazonal de estratificação-destratificação da coluna de água e a acção do afloramento costeiro. Na generalidade do ciclo anual, os nanoflagelados plastídicos foram o componente dominante a nível da biomassa do fitoplâncton. O bacterioplâncton heterotrófico exibiu um ciclo sazonal pouco amplo, indicador do acoplamento geral dos processos de crescimento e mortalidade. Os nanoflagelados aplastídicos apresentaram uma variabilidade sazonal associada à variação da temperatura e da disponibilidade de alimento, em particular de *Synechococcus*. Os ciliados apresentaram um ciclo anual bimodal, com máximos na Primavera e Outono, simultâneos ou posteriores aos “blooms” de fitoplâncton. No entanto, esta associação parece não representar uma relação directa de predador-presa. Os ciliados representam um importante recurso para o metazooplâncton, em particular nos períodos de reduzida biomassa de diatomáceas.

A comunidade fitoplanctónica no **interior da Ria Formosa** foi dominada por flagelados plastídicos, em particular criptofíceas, e apresentou um ciclo sazonal unimodal com máximos no Verão. Este comportamento parece ter resultado da estimulação do crescimento pelo aumento da intensidade luminosa e pelo aumento da temperatura para valores de I_m superiores a ca. $250 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$. Ao contrário dos restantes grupos, as diatomáceas não exibiram evidências de limitação do crescimento pelo ambiente nutricional e foram responsáveis pelo “bloom” estival. Com excepção do período de Verão, dominado por diatomáceas, o microzooplâncton inferior a $100 \mu m$ foi o principal predador da produção fitoplanctónica, em particular dos nanoflagelados plastídicos e picofitoplâncton eucariótico. As diatomáceas foram claramente o grupo mais intensamente predado no interior da Ria Formosa, provavelmente pela comunidade bentónica.

O bacterioplâncton apresentou uma variação sazonal unimodal, com valores máximos de biomassa, crescimento e produção no Verão. A produção bacteriana foi claramente suportada por fontes de DOC alóctones ao sistema pelágico, provavelmente associadas às comunidades de macrófitas bentónicas, em particular no período entre o Outono e o início da Primavera. A fraca relação entre a temperatura e a taxa de crescimento do bacterioplâncton e a ocorrência de taxas máximas de crescimento relativamente reduzidas parece reflectir a limitação do crescimento no Verão pela biodisponibilidade de DOC ou de azoto. Os nanoflagelados aplastídicos representaram os principais predadores do bacterioplâncton. No período de final de Primavera-Verão, a intensificação da predação sobre os nanoflagelados aplastídicos permitiu o desacoplamento entre os processos de crescimento e remoção do bacterioplâncton e a ocorrência de abundâncias máximas de bacterioplâncton no Verão.

Os nanoflagelados aplastídicos e os ciliados apresentaram densidades máximas na Primavera e valores relativamente reduzidos no Verão. No período de Outono-Inverno, a

taxa de crescimento dos nanoflagelados applastídicos foi aparentemente regulada pela temperatura e pela disponibilidade de picoplâncton. A forte variabilidade inter-semanal observada na Primavera associou-se à predação exercida pelos microciliados aloricados. No Verão, os nanoflagelados applastídicos foram fortemente controlados pela predação, provavelmente exercida por meroplanctontes. Ao contrário dos restantes grupos de microrganismos, a taxa de crescimento dos ciliados não apresentou uma variação sazonal clara e não se relacionou com a disponibilidade de alimento. O microzooplâncton inferior a 100 µm constituiu um eficiente mecanismo de remoção da produção de picoplâncton (100% produção.d⁻¹) e de nanoplâncton (70% produção.d⁻¹). A produção planctónica não foi suficiente para suportar a produção de ciliados pelo que a utilização de presas bentónicas, em ressuspensão ou directamente a partir do sedimento, parece provável. A redução da abundância de ciliados nos períodos de Verão e Inverno parece reflectir o impacto dos predadores, aparentemente dominado pela comunidade bentónica.

A **análise global** indica que a teia alimentar microbiana no interior da Ria Formosa exibiu um modo de funcionamento variável ao longo do ano, com uma fase heterotrófica mais extensa e uma fase notoriamente autotrófica no período de final de Primavera-Verão. Neste período, uma fracção inferior da produção fitoplanctónica foi canalizada através dos microrganismos heterotróficos e as transferências de carbono entre os microrganismos heterotróficos foram aparentemente menos eficientes. Entre o Outono e o início da Primavera, a proporção da produção fitoplanctónica predada por planctontes inferiores a 100 µm foi geralmente superior, o contributo dos microrganismos heterotróficos para a respiração total estimada da comunidade foi superior e os microrganismos heterotróficos, em particular os ciliados, representaram entre ca. 70 a 80% da produção potencialmente disponível para os metazoários planctónicos e bentónicos. Neste período, a produção do bacterioplâncton heterotrófico e dos ciliados exigiu um forte contributo de fontes de carbono alóctones ao sistema pelágico, provavelmente associadas aos produtores primários bentónicos. Assim, estes grupos podem representar importantes elos tróficos entre os sub-sistemas pelágico e bentónico na Ria Formosa, em particular no período de menor produtividade do fitoplâncton.

A informação obtida no decurso deste estudo contribui para um conhecimento mais sólido do sistema lagunar Ria Formosa. A compreensão dos mecanismos reguladores do bacterioplâncton heterotrófico, fitoplâncton, protistoplâncton fagotrófico e dos fluxos entre ambos pode ser especialmente útil para prever o comportamento do sistema face a alterações ambientais naturais ou induzidas pela acção antrópica.

Este estudo evidenciou a necessidade de melhorar e aprofundar alguns aspectos. Uma das lacunas deste estudo foi a subestimativa dos fitoplanctontes e protistas fagotróficos menos abundantes, geralmente de maiores dimensões. Assim, estudos futuros devem basear-se na utilização simultânea das técnicas de inversão e de epifluorescência. A

aplicação de técnicas que permitam avaliar a produção do fitoplâncton e do bacterioplâncton heterotrófico de forma mais rápida (ex.: substratos marcados com radioisótopos) é importante porque permite analisar, de forma mais intensiva, a variabilidade espacial e temporal. A zona costeira adjacente merece obviamente uma estratégia de amostragem dirigida, mais intensiva a nível espacial e temporal, suportada pela caracterização do ambiente físico, químico e hidrodinâmico, e que envolva a quantificação dos processos associados aos componentes da teia alimentar microbiana.

No interior da Ria Formosa, a exploração das hipóteses de regulação dos vários grupos funcionais de microrganismos apresentadas neste estudo exige a realização de testes dirigidos, que excluam o efeito perturbador da variação simultânea de outras variáveis ambientais. Neste contexto, a análise dos mecanismos que inibem o crescimento de *Synechococcus* parece especialmente interessante. No caso do bacterioplâncton heterotrófico, a aquisição de informação relativa ao ambiente nutricional é uma clara necessidade. A necessidade de recorrer a recursos alimentares não planctónicos para suportar a produção dos protistas fagotróficos, em especial dos ciliados, é um resultado invulgar. A provável utilização directa de recursos associados ao ambiente bentónico pelos ciliados constitui um fluxo não contemplado nos modelos actuais de funcionamento dos sistemas marinhos e deve, obviamente, ser investigado. No geral, a provável importância das comunidades bentónicas como predadores das diatomáceas, como fonte de DOC para o bacterioplâncton heterotrófico e como fonte de alimento para os ciliados planctónicos indica, de forma clara, a absoluta necessidade de empreender estudos interdisciplinares que investigem os sub-sistemas bentónico e pelágico de forma integrada na Ria Formosa.

CAPÍTULO VII

Referências bibliográficas

- Abreu, P.C., Biddanda, B.B. & Odebrecht, C., 1992. Bacterial dynamics of the Patos Lagoon Estuary, Southern Brazil (32°S, 52°W): relationship with phytoplankton production and suspended material, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 35: 621-635.
- Abreu, P.C., Granéli, E., Odebrecht, C., Kitzmann, D., Porença, L.A. & Resgalla Jr., C., 1994a. Effect of fish and mesozooplankton manipulation on the phytoplankton community in the Patos Lagoon Estuary, Southern Brazil, *Estuaries*, 17: 575-584.
- Abreu, P.C., Odebrecht, C. & González, A., 1994b. Particulate and dissolved phytoplankton production of the Patos Lagoon estuary, southern Brazil: comparison of methods and influencing factors, *J. Plankton Res.*, 16: 737-753.
- Admiraal, W., Beukema, J. & van Es, F.B., 1985. Seasonal fluctuations in the biomass and metabolic activity of bacterioplankton and phytoplankton in a well-mixed estuary: the Ems-Dollard (Wadden Sea), *J. Plankton Res.*, 7: 877-890.
- Admiraal, W. & Peletier, H., 1980. Influence of seasonal variations of temperature and light on the growth rate of cultures and natural populations of intertidal diatoms, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2: 35-43.
- Admiraal, W. & Venekamp, L.A.H., 1986. Significance of tintinnid grazing during blooms of *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae) in Dutch coastal waters, *Neth. J. Sea Res.*, 20: 61-66.
- Aelion, C.M. & Chisholm, S.W., 1985. Effect of temperature on growth and ingestion rates of *Favella* sp., *J. Plankton Res.*, 7: 821-830.
- Affronti, L.F. & Marshall, H.G., 1994. Using frequency of dividing cells in estimating autotrophic picoplankton growth and productivity in the Chesapeake Bay, *Hydrobiologia*, 284: 193-203.
- Afonso Dias, C.M., 1996a. Características e variabilidade da estratificação térmica ao largo da costa continental portuguesa, *Rel. Cient. Técn. Inst. Port. Invest. Marít.*, 25, 25 p.
- Afonso Dias, C.M., 1996b. Estrutura termosalina e fluxo geostrofico frente à costa portuguesa em Fevereiro/Março 1996, *Rel. Cient. Técn. Inst. Port. Invest. Marít.*, 27, 23 p.
- Agawin, N.S.R. & Agustí, S., 1997. Abundance, frequency of dividing cells and growth rates of *Synechococcus* sp. (cyanobacteria) in the stratified Northwest Mediterranean Sea, *J. Plankton Res.*, 19: 1599-1615.
- Agawin, N.S.R., Duarte, C.M. & Agustí, S., 1998. Growth and abundance of *Synechococcus* sp. in a Mediterranean Bay: seasonality and relationship with temperature, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 170: 45-53.
- Agawin, N.S.R., Duarte, C.M. & Agustí, S., 2000a. Nutrient and temperature control of the contribution of picoplankton to phytoplankton biomass and production, *Limnol. Oceanogr.*, 45: 591-600.
- Agawin, N.S.R., Duarte, C.M. & Agustí, S., 2000b. Response of Mediterranean *Synechococcus* growth and loss rates to experimental nutrient inputs, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 206: 97-106.
- Agawin, N.S.R., Duarte, C.M., Agustí, S. & McManus, L., 2003. Abundance, biomass and growth rates of *Synechococcus* sp. in a tropical coastal ecosystem (Philippines, South China Sea), *Est. Coast. Shelf Sci.*, 56: 493-502.

- Águas, M.P.N., 1986. Simulação da circulação hidrodinâmica da Ria Formosa. *In: Os sistemas lagunares do Algarve. Seminário comemorativo do Dia Mundial do Ambiente, 5-7 Junho 1985*, Universidade do Algarve, Faro, 78-90 pp.
- Agustí, S., Duarte, C. & Canfield, D.E., 1992. Self-regulation, bottom-up, and top-down control of phytoplankton communities: A reply to the comment by Kamenir, *Limnol. Oceanogr.*, 37: 683-687.
- Albright, L.J., 1983. Heterotrophic bacterial biomasses, activities, and productivities within the Fraser River plume, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40: 216-220.
- Albright, L.J. & McRae, S.K., 1987. Annual cycle of bacterial specific biovolumes in Howe Sound, a Canadian West coast fjord sound, *Appl. Environ. Microbiol.*, 53: 2739-2744.
- Allen, J.I., Siddorn, J.R., Blackford, J.C. & Gilbert, F.J., 2004. Turbulence as a control on the microbial loop in a temperate seasonally stratified marine systems model, *J. Sea Res.*, 52: 1-20.
- Allen, J.R., Shammon, T.M., Hartnoll, R.G. & Hawkins, S.J., 1998. Evidence for eutrophication of the Irish Sea over four decades, *Limnol. Oceanogr.*, 43: 1970-1974.
- Allen, J.I., Siddorn, A.R., Blackford, J.C. & Gilbert, F.J., 2004. Turbulence as a control on the microbial loop in a temperate seasonally stratified marine systems model, *J. Sea Res.*, 52: 1-20.
- Almeida, M.A. & Alcântara, F., 1992. Bacterial colonization of seston particles in brackish waters (Ria de Aveiro, Portugal), *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 89: 165-173.
- Almeida, M.A., Cunha, M.A. & Alcântara, F., 2001a. Factors influencing bacterial production in a shallow estuarine system, *Microb. Ecol.*, 42: 416-426.
- Almeida, M.A., Cunha, M.A. & Alcântara, F., 2001b. Loss of estuarine bacteria by viral infection and predation in microcosm conditions, *Microb. Ecol.*, 42: 562-571.
- Almeida, M.A., Cunha, M.A. & Alcântara, F., 2002. Seasonal change in the proportion of bacterial and phytoplankton production along a salinity gradient in a shallow estuary, *Hydrobiologia*, 475: 251-262.
- Almeida, M.A., Cunha, M.A. & Alcântara, F., 2005. Relationship of bacterioplankton production with primary production and respiration in a shallow estuarine system (Ria de Aveiro, NW Portugal), *Microbiol. Res.*, 160: 315-328.
- Almeida, P.R., Moreira, F., Costa, J.L., Assis, C.A. & Costa, M.J., 1993. The feeding strategies of *Liza ramada* (Risso, 1826) in fresh and brackish water in the River Tagus, Portugal, *J. Fish Biol.*, 42: 95-107.
- Alongi, D.M., 1998. *Coastal Ecosystem Processes*, CRC Press, Boca Raton, 419 p.
- Alpine, A.E. & Cloern, J.E., 1988. Phytoplankton growth rates in a light-limited environment, San Francisco Bay, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 44: 167-173.
- Alpine, A.E. & Cloern, J.E., 1992. Trophic interactions and direct physical effects control phytoplankton biomass and production in an estuary, *Limnol. Oceanogr.*, 37: 946-955.
- Alvarez-Borrego, S., 1994. Secondary productivity in coastal lagoons. *In: Coastal Lagoon Processes*, Ed.: B. Kjerfve, Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam, 287- 309 pp.

- Ammerman, J.W., Fuhrman, J.A., Hagstrom A. & Azam, F., 1984. Bacterioplankton growth in seawater: I. Growth kinetics and cellular characteristics in seawater cultures, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 18: 31-39.
- Amon, R.M.W. & Benner, R., 1996. Bacterial utilization of different size classes of dissolved organic matter, *Limnol. Oceanogr.*, 41: 41-51.
- Amorim, A., Palma, A.S., Sampayo, M.A. & Moita, M.T., 2001. On a *Lingulodinium polyedricum* bloom in Setúbal Bay, Portugal. *In: Harmful Algal Blooms 2000*, Eds.: G.M.Hallegraeff, S.I.Blackburn, C.J.Bolch and R.J.Lewis, Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, 133-136 pp.
- Andersen, P. & Fenchel, T., 1985. Bacterivory by microheterotrophic flagellates in seawater samples, *Limnol. Oceanogr.*, 30: 198-202.
- Andersen, R.A., Saunders, W., Paskind, M.P. & Sexton, J.P., 1993. Ultrastructure and 18S rRNA gene sequence for *Pelagomonas calceolata* gen. Et sp. nov. and the description of a new algal class, the *Pelagophyceae classis* nov., *J. Phycol.*, 29: 701-715.
- Andersen, P. & Sorensen, H.M., 1986. Population dynamics and trophic coupling in pelagic microorganisms in eutrophic coastal waters, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 33: 125-129.
- Anderson, I.C., Rhodes, M.W. & Kator, H.I., 1983. Seasonal variations in survival of *Escherichia coli* exposed *in situ* in membrane diffusion chambers containing filtered and non-filtered estuarine waters, *Appl. Environ. Microbiol.*, 45: 1877-1883.
- Andersson, A., Haecky, P. & Hagstrom, A., 1994. Effect of temperature and light on the growth of micro-, nano-, and pico-plankton: impact on algal succession, *Mar. Biol.*, 120: 511-520.
- Andersson, A., Larsson, U. & Hagstrom, A., 1986. Size-selective grazing by a microflagellate on pelagic bacteria, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 33: 51-57.
- Aníbal, J. & Sprung, M., 1998. Dynamics of green algae and its associated fauna in the Ria Formosa: is herbivory important? *In: Actas do 1º Simpósio Interdisciplinar de Processos estuarinos*, Universidade do Algarve, 1998, 1-2 pp.
- Ansotegui, A., Sarobe, A., Trigueros, J.M., Urrutxurtu, I. & Orive, E., 2003. Size distribution of algal pigments and phytoplankton assemblages in a coastal estuarine environment: contribution of small eukaryotic algae, *J. Plankton Res.*, 25: 341-355.
- Antia, N.J., McAllister, C.D., Parsons, T.R., Stephens, K. & Strickland, J.D.H., 1963. Further measurements of primary production using a large-volume plastic sphere, *Limnol. Oceanogr.*, 8: 166-188.
- Archer, S.D., Leakey, R.J.G., Burkill, P.H. & Sleigh, M., 1996. Microbial dynamics in coastal waters of East Antarctica: herbivory by heterotrophic dinoflagellates, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 139: 239-255.
- Arfi, R., Guiral, D. & Bouvy, M., 1993. Wind induced resuspension in a shallow tropical lagoon, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 36: 587-604.
- Arndt, H., Jost, G. & Wasmund, N., 1990. Dynamics of pelagic ciliates in eutrophic estuarine waters: importance of functional groups among ciliates and responses to bacterial and phytoplankton production, *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 34: 239-245.

- Arndt, H. & Mathes, J., 1991. Large heterotrophic flagellates form significant part of protozooplankton biomass in lakes and rivers, *Ophelia*, 33: 225-234.
- Artigas, L.F.P., 1998. Seasonal variability in microplankton biomasses in the Gironde dilution plume (Bay of Biscay): relative importance of bacteria, *Oceanol. Acta*, 21: 563-580.
- Assis, M.E., Sampayo, M.A. & Vilela, M.H., 1984. A Ria Faro-Olhão. I. Pigmentos e formas planctónicas predominantes (Maio 1972-Maio 1973). *In: Cuaderno Area Ciencias Marinas, Seminario de Estudios Gallegos*, vol 1: 217-236.
- Attayde, J.L. & Bozelli, R.L., 1999. Environmental heterogeneity patterns and predictive models of chlorophyll a in a Brazilian coastal lagoon, *Hydrobiologia*, 390: 129-139.
- Aubry, F. & Acri, F., 2004. Phytoplankton seasonality and exchange at the inlets of the Lagoon of Venice (July 2001-June 2001), *J. Mar. Syst.*, 51: 65-76.
- Autio, R., 1990. Bacterioplankton in filtered brackish water cultures: some physical and chemical parameters affecting community properties, *Arch. Hydrobiol*, 117: 437-451.
- Autio, R., 1992. Temperature regulation of brackish water bacterioplankton, *Archiv. Hydrobiol. Beih. Ergeb. Limnol.*, 37: 253-263.
- Autio, R., 1998. Response of seasonally cold-water bacterioplankton to temperature and substrate treatments, *Est. Coastal Shelf Sci.*, 46: 465-474.
- Ayukai, T., 1996. Possible limitation of the dilution technique for estimating growth and grazing mortality rates of picoplanktonic cyanobacteria in oligotrophic tropical waters, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 199: 101-111.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J.G., Gray, J.S., Meyer-Reil, L.A. & Thingstad, F., 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea, *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 10: 257-263.
- Badylak, S. & Philips, E.J., 2004. Spatial and temporal patterns of phytoplankton composition in a subtropical coastal lagoon, the Indian River Lagoon, Florida, USA, *J. Plankton Res.*, 26: 1229-1247.
- Baillie, P.W. & Welsch, B.L., 1980. The effect of tidal resuspension on the distribution of intertidal epipelagic algae in an estuary, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 10: 165-180.
- Baker, K.S. & Frouin, R., 1987. Relation between photosynthetically available radiation and total insolation at the ocean surface under clear skies, *Limnol. Oceanogr.*, 32: 1370-1377.
- Bakker, C., Herman, P.M.J. & Vink, M., 1990. Changes in seasonal succession of phytoplankton induced by the storm-surge barrier in the Oosterschelde (S.W. Netherlands), *J. Plankton Res.*, 12: 947-972.
- Balch, W.M., 1981. An apparent lunar tidal cycle of phytoplankton blooming and community succession in the Gulf of Maine, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 55: 65-77.
- Balch, W.M., 1986. Are red tides correlated to spring-neap tidal mixing?: use of a historical record to test mechanisms responsible for dinoflagellate blooms. *In: Tidal mixing and plankton dynamics*, J. Bowman, M. Yentsch and W.T. Peterson (Eds.), Springer-Verlag, Berlin, 193-223 pp.

- Baldwin, B.S. & Newell, R.I.E., 1991. Omnivorous feeding by planktotrophic larvae of the eastern oyster *Crassostrea virginica*, Mar. Ecol. Prog. Ser., 78: 285-301.
- Baldwin, B.S. & Newell, R.I.E., 1995. Relative importance of different size food particles in the natural diet of oyster larvae (*Crassostrea virginica*), Mar. Ecol. Prog. Ser., 120: 135-145.
- Ball, B., Raine, R. & Douglas, D., 1997. Phytoplankton and particulate matter in Carlingford Lough, Ireland: an assessment of food availability and the impact of bivalve culture, Estuaries, 20: 430-440.
- Balode, M., Purina, I., Béchemin, C. & Maestrini, S.Y., 1998. Effects of nutrient enrichment on the growth rates and community structure of summer phytoplankton from the Gulf of Riga, Baltic Sea, J. Plankton Res., 20: 2251-2272.
- Bamstedt, U., Gifford, D.J., Irigoien, X., Atkinson, A. & Roman, M., 2000. Feeding. In: ICES Zooplankton Methodology Manual, Eds.: R.P. Harris, P.H. Wiebe, J. Lenz, H.R. Skjoldal and M. Huntley, Academic Press, San Diego, 297-400.
- Banse, K., 1982. Cell volumes, maximal growth rates of unicellular algae and ciliates, and the role of ciliates in the marine pelagial, Limnol. Oceanogr., 27: 1059-1071.
- Bano, N., Nisa, M.-U., Khan, N., Saleem, M., Harrison, P.J., Ahmed, S.I. & Azam, F., 1997. Significance of bacteria in the flux of organic matter in the tidal creeks of the mangrove ecosystem of the Indus River delta, Pakistan, Mar. Ecol. Prog. Ser., 157: 1-12.
- Baptista, T.M.C., 1993. Comparison of microbiological observations on the water quality in the Ria Formosa basin, A dissertation submitted to the University of Wales in part fulfilment of the requirements for the degree of master of Philosophy, 98 p.
- Barbosa, A.M.B., 1989. Variação espaço-temporal da abundancia e biomassa bacterianas no sistema lagunar Ria Formosa, Relatório de Estágio do Curso de Licenciatura em Biologia Marinha e Pescas, Universidade do Algarve, 72 p.
- Barbosa, A.M.B., 1991. Spatial and temporal variation of bacterioplankton abundance and biomass in a coastal lagoon (Ria Formosa, Southeastern Portugal), Kieler Meeresforsch., 8: 66-73.
- Barbosa, A.B., 1996a. Comportamento e fisiologia alimentar de protistas fagotróficos aquáticos, Provas de Aptidão Pedagógica e Capacidade Científica, Trabalho de síntese, Universidade do Algarve, 143 p.
- Barbosa, A.B., 1996b. Metodologias para avaliação de relações tróficas na rede alimentar microbiana, Provas de Aptidão Pedagógica e Capacidade Científica, Relatório de uma aula teórico-prática, Universidade do Algarve, 65p.
- Barbosa, A.B., Galvão, H., Mendes, P., Álvarez-Salgado, X., Figueiras, F. & Joint, I., 2001, Heterotrophic bacterioplankton dynamics off the NW Iberian margin, Prog. Oceanogr., 51 (2-4): 339-359.
- Barlow, R.G., 1982. Phytoplankton ecology in the Southern Benguela Current. III. Dynamics of a bloom, J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 63: 239-248.
- Barria de Cao, M.S., 1992. Abundance and species composition of Tintinnina (Ciliophora) in Bahía Blanca Estuary, Argentina, Est. Coast. Shelf Sci., 34: 295-303.

- Baskett, R.C. & Lulves, W.J., 1974. A method of measuring bacterial growth in aquatic environments using dialysis culture, *J. Fish. Res. Board Can.*, 31: 372-374.
- Beaver, J.R. & Crisman, T.L., 1982. The trophic response of ciliated protozoans in freshwater lakes, *Limnol. Oceanogr.*, 27: 246-253.
- Beers, J.R. & Stewart, G.L., 1969. Microzooplankton and its abundance relative to the larger zooplankton and other seston components, *Mar. Biol.*, 4: 182-189.
- Beers, J.R. & Stewart, G.L., 1970. Numerical abundance and estimated biomass of microzooplankton. *In: The Ecology of the plankton off La Jolla, California, in the period April through September, 1967.* Ed.: J.D.H. Strickland, 67-87 pp.
- Bell, T. & Kalff, J., 2001. The contribution of picoplankton in marine and freshwater systems of different trophic status and depth, *Limnol. Oceanogr.*, 46: 1243-1248.
- Benner, R. & Biddanda, B., 1998. Photochemical transformation of surface and deep marine dissolved organic matter: effects on bacterial growth, *Limnol. Oceanogr.*, 43: 1373-1378.
- Benner, R., Peele, E.R. & Hodson, R.E., 1986. Microbial utilization of dissolved organic matter from leaves of the red mangrove, *Rhizophora mangle*, in the Fresh Creek Estuary, Bahamas, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 23: 607-619.
- Bennouna, A., Berland, B., El Attar, J. & Assobhei, O., 2002. *Lingulodinium polyedrum* (Stein) Dodge red tide in shellfish areas along Doukkala coast (Moroccan Atlantic), *Oceanol. Acta.* 25: 159-170.
- Benoiel, M.J., 1984. Vigilância em contínuo da qualidade da água da Ria Formosa (Ria de Faro-Olhão) 1980, Relatório técnico final REL-TF-QP-3/84, Divisão de química e poluição, Instituto Hidrográfico, 11p e Anexos
- Benoiel, M.J., 1985. Vigilância da qualidade da água da Ria Formosa (Ria de Faro-Olhão) 1984, Relatório técnico final REL-TF-QP-1/85, Divisão de química e poluição, Instituto Hidrográfico, 19p e Anexos.
- Benoiel, M.J., 1989. Vigilância da qualidade da água da Ria Formosa, 1981/1983. Relatório técnico final REL-TF-QP-04/89, Divisão de química e poluição, Instituto Hidrográfico.
- Bent, E.J. & Goulder, R., 1981. Planktonic bacteria in the Humber estuary; seasonal variation in population density and heterotrophic activity, *Mar. Biol.*, 62: 35-45.
- Berdalet, E. & Estrada, M., 1993. Effects of turbulence on several dinoflagellate species. *In: Toxic phytoplankton blooms in the sea. Proc. 5th Int. Conf. On Toxic Marine Phytoplankton*, Elsevier, 737-740 pp.
- Berg, G.M., Balode, M., Purina, I., Bekere, S., Béchemin, C. & Maestrini, S.Y., 2003. Plankton community composition in relation to availability and uptake of oxidized and reduced nitrogen, *Aquat. Microb. Ecol.*, 30: 263-274.
- Bergh, O., Borsheim, K.Y., Bratbak, G. & Heldal, M., 1989. High abundance of viruses found in aquatic environments, *Nature*, 340: 467-468.
- Berhnhard, M. & Zattera, A., 1970. The importance of avoiding chemical contamination for a successful cultivation of marine organisms, *Helgolander wiss. Meeresunters*, 20: 655-675.

- Berman, T., Hoppe, H.-G. & Gocke, K., 1994. Response of aquatic bacterial populations to substrate enrichment, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 104: 173-184.
- Bernard, C. & Rassoulzadegan, F., 1990. Bacteria or microflagellates as a major food source for marine ciliates: possible implications for the microzooplankton, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 64: 147-155.
- Bernard, C. & Rassoulzadegan, F., 1993. The role of picoplankton (cyanobacteria and plastidic picoflagellates) in the diet of tintinnids, *J. Plankton Res.*, 15: 361-373.
- Bernard, C. & Rassoulzadegan, F., 1994. Seasonal variations of mixotrophic ciliates in the northwest Mediterranean Sea, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 108: 295-301.
- Berninger, U.-G., Finlay, B.J. & Kuuppo-Leiniki, P., 1991. Protozoan control of bacterial abundances in freshwater, *Limnol. Oceanogr.*, 36: 139-147.
- Beukema, J.J. & Cadée, G.C., 1991. Growth rates of the bivalve *Macoma balthica* in the Wadden Sea during a period of eutrophication: relationships with concentrations of pelagic diatoms and flagellates, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 68: 249-256.
- Biegala, I.C., Not, F., Vaulto, D. & Simon, N., 2003. Quantitative assessment of picoeukaryotes in the natural environment by using taxon-specific oligonucleotide probes in association with tyramide signal amplification-fluorescence in situ hybridization and flow cytometry, *Appl. Environ. Microbiol.*, 69: 5519-5529.
- Billen, G. & Fontigny, A., 1987. Dynamics of a *Phaeocystis*-dominated spring bloom in Belgian coastal waters. II. Bacterioplankton dynamics, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 37: 249-257.
- Billen, G., Joiris, C., Meyer-Reil, L. & Lindeboom, E.H., 1990a. Role of bacteria in the North Sea ecosystem, *Netherlands J. Sea Res.*, 26: 265-293.
- Billen, G., Servais, P. & Becquevort, S., 1990b. Dynamics of bacterioplankton in oligotrophic and eutrophic aquatic environments: bottom-up or top-down control?. *Hydrobiologia*, 207: 37-42.
- Binder, B.J. & Liu, Y.C., 1998. Growth rate regulation of rRNA content of a marine *Synechococcus* (Cyanobacterium) strain, *Appl. Environ. Microbiol.*, 64: 3346-3351.
- Bird, D.F. & Kalff, D.M., 1984. Empirical relationships between bacterial abundance and chlorophyll concentration in fresh and marine waters, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41: 1015-1023.
- Bird, D.F. & Kalff, J., 1986. Bacterial grazing by planktonic algae, *Science*, 231: 493-495.
- Bird, D.F. & Kalff, D.M., 1999. Uncoupling of bacteria and phytoplankton during the austral spring bloom in Gerlach Strait, Antarctic Peninsula, *Aquat. Microb. Ecol.*, 19: 13-27.
- Bjornsen, P.K., Riemann, B., Horsted, S.J., Nielsen, T.G. & Pock-Sten, J., 1988. Trophic interactions between heterotrophic nanoflagellates and bacterioplankton in manipulated seawater enclosures, *Limnol. Oceanogr.*, 33: 409-420.
- Bjornsen, P.K., Riemann, B., Pock-Steen, J., Nielsen, T.G. & Horsted, S.J., 1989. Regulation of bacterioplankton production and cell volume in a eutrophic estuary, *Appl. Environ. Microbiol.*, 55: 1512-1518.

- Blackbourn, D.J., 1974. The feeding biology of tintinnid Protozoa and some other inshore microzoo-plankton, PhD Thesis, University of British Columbia, Canada, 224 p.
- Blasco, D., Bérard-Therriault, L., Levasseur, M. & Vrieling, E.G., 1996. Temporal and spatial distribution of the ichthyotoxic dinoflagellate *Gyrodinium aureolum* Hulburt in the St Lawrence, Canada, *J. Plankton Res.*, 18: 1917-1930.
- Bledsoe, E.L. & Philps, E.J., 2000. Relationships between phytoplankton standing crop and physical, chemical, and biological gradients in the Suwannee River and plume region, U.S.A., *Estuaries*, 23: 458-473.
- Blight, S.P., Bentley, T.L., Lefevre, D., Robinson, C., Rodrigues, R., Rowlands, J. & Williams, P.J. le B., 1995. Phasing of autotrophic and heterotrophic plankton metabolism in a temperate coastal ecosystem, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 128: 61-75.
- Bloem, J., Albert, C., Bar-Gilissen, M.-J.B., Berman, T. & Cappenberg, T.E., 1989. Nutrient cycling through phytoplankton, bacteria and protozoa, in selectively filtered Lake Vechten water, *J. Plankton Res.*, 11: 119-131.
- Bloem, J. & Bar-Gilissen, M.-J.B., 1988. Fixing nanoflagellates, *Arch. Hydrobiol. Beih.*, 31: 275-280.
- Bloem, J., Bar-Gilissen, M.-J.B. & Cappenberg, T.E., 1986. Fixation, counting, and manipulation of heterotrophic nanoflagellates, *Appl. Environ. Microbiol.*, 52: 1266-1272.
- Bockstahler, K.R. & Coats, W.D., 1993. Spatial and temporal aspects of mixotrophy in Chesapeake Bay dinoflagellates, *J. Protozool.*, 40: 49-60.
- Bode, A., Alvarez-Ossorio, M.T., Barquero, S., Lorenzo, J., Louro, A. & Varela, M., 2003. Seasonal variations in upwelling and in the grazing impact of copepods on phytoplankton off A Coruna (Galicia, NW Spain), *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 297: 85-105.
- Bode, A., Álvarez-Ossorio, M.T., González, N., Lorenzo, J., Rodríguez, C., Varela, M. & Varela, M.M., 2005. Seasonal variability of plankton blooms in the Ria de Ferrol (NW Spain): II. Plankton abundance, composition and biomass, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 63: 285-300.
- Bode, A., Casas, B., Fernández, E., Maranon, E., Serret, P. & Varela, M., 1996. Phytoplankton biomass and production in shelf waters off NW Spain: spatial and seasonal variability in relation to upwelling, *Hydrobiologia*, 341: 225-234.
- Bode, A., Casas, B. & Varela, M., 1994. Size-fractionated primary productivity and biomass in the Galician shelf (NW Spain): netplankton versus nanoplankton dominance, *Sci. Mar.*, 58: 131-141.
- Bode, A. & Varela, M., 1998a. Mesoscale estimation of primary production in shelf waters: a case study in the Golfo Artabro (N Spain), *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 229: 111-131.
- Bode, A. & Varela, M., 1998b. Primary production and phytoplankton in three Galician Rias Altas (NW Spain): seasonal and spatial variability, *Sci. Mar.*, 62: 319-330.
- Bode, A. & Varela, M., 1998c. Annex 5: Phytoplankton species composition in the southern Iberian Coast. *In: Report of the Working group on phytoplankton Ecology*, Lisbon, Portugal, 19-24 March 1998, ICES CM 1998/C:3, 39-48 pp.

- Boissonneault-Cellineri, K.R., Mehta, M., Lonsdale, D.J. & Caron, D.A., 2001. Microbial food web interactions in two Long Island embayments, *Aquat. Microb. Ecol.*, 26: 139-155.
- Booth, B., C., 1993. Estimating cell concentration and biomass of autotrophic plankton using microscopy. *In: Handbook of methods in aquatic microbial ecology*, Eds.: P.F. Kemp, B.F. Sherr, E.B. Sherr and J.J. Cole, Lewis Publishers, Boca Raton, 199-205 pp.
- Booth, B.C., Lewin, J. & Lorenzen, C.J., 1988. Spring and summer growth rates of subarctic Pacific phytoplankton assemblages determined from carbon uptake and cell volumes estimated using epifluorescence microscopy, *Mar. Biol.*, 98: 287-298.
- Bordalo, A.A. & Caieiro, C.C., 1993. Plâncton microbiano do estuário do Rio Douro: produção primária e biomassa, *Bol. UCA, U. Algarve, UCTRA*, vol 1: 296-313.
- Bordalo, A.A. & Vieira, M.E.C., 2005. Spatial variability of phytoplankton, bacteria and viruses in the mesotidal salt wedge Douro estuary (Portugal), *Est. Cost. Shelf Sci.*, 63: 143-154.
- Borges, M.F., Santos, A.M.P., Crato, N., Mendes, H. & Mota, B., 2003. Sardine regime shifts off Portugal: a time series analysis of catches and wind conditions, *Sci. Mar.*, 67 (Suppl.): 235-244.
- Borsheim, K.Y. & Bratbak, G., 1987. Cell volume to cell carbon conversion factors for a bacterivorous *Monas* sp. enriched from seawater, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 36: 171-175.
- Boto, K.G., Alongi, D.M. & Nott, A.L.J., 1989. Dissolved organic carbon-bacteria interactions at sediment-water interface in a tropical mangrove system, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 51: 243-251.
- Boyer, J., Stanley, D. & Christian, R., 1994. Dynamics of NH_4^+ and NO_3^- uptake in the water column of the Neuse River Estuary, North Carolina, *Estuaries*, 17: 361-371.
- Brand, L.E., Gottfried, M.D., Baylon, C.C. & Romer, N.S., 1991. Spatial and temporal distribution of phytoplankton in Biscayne Bay, Florida, *Bull. Mar. Sci.*, 49: 599-613.
- Brand, L.E., Sunda, W.G. & Guillard, R.R.L., 1986. Reduction of marine phytoplankton reproduction rates by copper and cadmium, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 96: 225-250.
- Brandt, S.M. & Sleigh, M.A., 2000. The quantitative occurrence of different taxa of heterotrophic flagellates in Southampton Water, U.K., *Est. Coast. Shelf Sci.*, 51: 91-102.
- Bratbak, G., 1993. Microscope methods for measuring bacterial biovolume: epifluorescence microscopy, scanning electron microscopy, and transmission electron microscopy. *In: Handbook of methods in aquatic microbial ecology*, Eds.: P.F.Kemp, B.F.Sherr, E.B.Sherr and J.J.Cole, Lewis Publishers, Boca Raton, 309-317 pp.
- Bratbak, G., Haslund, O.H., Haldal, M., Naes, A. & Roeggen, T., 1992. Giant marine viruses?, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 85: 201-202.
- Bratbak, G., Haldal, M., Norland, S. & Thingstad, T.F., 1990. Viruses as partners in spring bloom microbial trophodynamics, *Appl. Environ. Microbiol.*, 56: 1400-1405.
- Braunwarth, C. & Sommer, U., 1985. Analyses of the in situ growth rates of Cryptophyceae by use of the mitotic index technique, *Limnol. Oceanogr.*, 30: 893-897.
- Breton, E., Brunet, C., Sautour, B. & Brylinski, J.-M., 2000. Annual variations of phytoplankton biomass in the Eastern English Channel: comparison by pigment signatures and microscopic counts, *J. Plankton Res.*, 22: 1423-1440.

- Bricelj, V.M. & Lonsdale, D.J., 1997. *Aureococcus anophagefferens*: causes and ecological consequences of brown tides in US mid-Atlantic coastal waters, *Limnol. Oceanogr.*, 42: 1023-1038.
- Brito, A.M., 2005. Impacte das estações de tratamento de águas residuais na qualidade microbiológica da água da Ria Formosa e consequências para a produção conquícola: abordagens experimental e numérica, Dissertação apresentada na Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade Nova de Lisboa para obtenção do grau de Mestre em Engenharia Sanitária, 128 p.
- Brockel, K.v., 1990. Die Biologie der Ria Formosa, Verknüpfung von pelagial und benthal in einer Küstenlagune. Erste und Ergebnisse der phytoplanktonuntersuchungen, 13 p. e Anexos.
- Brown, P.C. & Field, J.G., 1986. Factors limiting phytoplankton production in a nearshore upwelling area, *J. Plankton Res.*, 8: 55-68.
- Brown, S.L., Landry, M.R., Barber, R.T., Campbell, L., Garrison, D.L. & Gowing, M.M., 1999. Picophytoplankton dynamics and production in the Arabian Sea during the 1995 Southwest Monsoon, *Deep-Sea Res. II*, 46: 1745-1768.
- Brown, S.L., Landry, M.R., Christensen, S., Garrison, D.L., Gowing, M.M., Bidigare, R.R. & Campbell, L., 2002. Microbial community dynamics and taxon-specific phytoplankton production in the Arabian Sea during the 1995 monsoon seasons, *Deep-Sea Res. II*, 49: 2345-2376.
- Brunet, C., Brylinski, J.M. & Frontier, S., 1992. Productivity, photosynthetic pigments and hydrology in the coastal front of the Eastern English Channel, *J. Plankton Res.*, 14: 1541-1552.
- Bruno, S.F., Staker, R.D. & Sharma, G.M., 1980. Dynamics of phytoplankton productivity in the Peconic Bay Estuary, Long Island, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 10: 247-267.
- Bruno, S.F., Staker, R.D., Sharma, G.M. & Turner, J.T., 1983. Primary productivity and phytoplankton size fraction dominance in a temperate North Atlantic estuary, *Estuaries*, 6: 200-211.
- Brush, M.J., Brawley, J.W., Nixon, S.W. & Kremer, J.N., 2002. Modelling phytoplankton production: problems with the Eppley curve and an empirical alternative, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 238: 31-45.
- Brussard, C.P.D., Riegman, R., Noordeloos, A.A.M., Cadée, G.C., Witte, H., Kop, A.J., Nieuwland, G., van Duyl, F.C. & Bak, R.P.M., 1995. Effects of grazing, sedimentation and phytoplankton cell lysis on the structure of a coastal pelagic food web, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 123: 259-271.
- Brzezinski, M.A., 1985. The Si:C:N ratio of marine diatoms: interspecific variability and the effect of some environmental variables, *J. Phycology*, 21: 347-357.
- Buchsbaum, R., Valiela, I., Swain, T., Dzierzeski, M. & Allen, S., 1991. Available and refractory nitrogen in detritus of coastal vascular plants and macroalgae, *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 72: 131-143.
- Buck, K.R. & Newton, J., 1995. Fecal pellet flux in Dabob Bay during a diatom bloom: contribution to microzooplankton, *Limnol. Oceanogr.*, 40: 306-315.

- Bulit, C., Díaz-Ávalos, C. & Montagnes, D.J.S., 2004. Assessing spatial and temporal patchiness of the autotrophic ciliate *Myrionecta rubra*: a case study in a coastal lagoon, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 268: 55-67.
- Burkill, P.H., 1982. Ciliates and other microplankton components of a nearshore foodweb: standing stocks and production processes, *Ann.Inst. Oceanogr.*, 58: 335-350.
- Burkill, P.H., 1994. Microzooplankton biomass. *In: Protocols for the Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS) core measurements*, Ed.: A.H.Knap, Paris, Unesco, Intergovernmental Oceanographic Commission Manual and Guide n° 29, 147-151 pp.
- Burkill, P.H., Edwards, E.S., John, A.W.G. & Sleigh, M.A., 1993a. Microzooplankton and their herbivorous activity in the north-east Atlantic Ocean, *Deep-Sea Res. II*, 40: 479-494.
- Burkill, P.H., Edwards, E.S. & Sleigh, M.A., 1995. Microzooplankton and their role in controlling phytoplankton growth in the marginal ice zone of the Bellingshausen Sea, *Deep-Sea Res. II*, 42: 1277-1290.
- Burkill, P.H., Leakey, R.J.G., Owens, N.J.P. & Mantoura, R.F.C., 1993b. *Synechococcus* and its importance to the microbial food-web of the northwest Indian Ocean, *Deep-Sea Res. II*, 40: 773-782.
- Burkill, P.H., Mantoura, R.F.C., Llewellyn, C.A. & Owens, N.J.P., 1987. Microzooplankton grazing and selectivity of phytoplankton in coastal waters, *Mar. Biol.*, 93: 581-590.
- Buskey, E.J., 1993. Annual pattern of micro- and mesozooplankton abundance and biomass in a subtropical estuary, *J. Plankton Res.*, 15: 907-924.
- Buskey, E.J., 1997. Behavioral components of feeding selectivity of the heterotrophic dinoflagellate *Protoperidinium pellucidum*, *Mar Ecol Progr Ser*, 153: 77-89.
- Buskey, E.J., Montagna, P.A., Amos, A.F. & Whitley, T.E., 1997. Disruption of grazer populations as a contributing factor to the initiation of the Texas brown tide algal bloom, *Limnol. Oceanogr.*, 42: 1215-1222.
- Buskey, E.J. & Stoecker, D.K., 1989. Behavioral responses to the marine tintinnid *Favella* sp. to phytoplankton: influence of chemical, mechanical and photic stimuli, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 132: 1-16.
- Buskey, E.J., Wysor, B. & Hyatt, C., 1998. The role of hypersalinity in the persistence of the Texas "brown tide" in the Laguna Madre, *J. Plankton Res.*, 20: 1553-1565.
- Bustillos-Guzmán, J., Claustre, H. & Marty, J.-C., 1995. Specific phytoplankton signatures and their relationship to hydrographic conditions in the coastal northwestern Mediterranean Sea, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 124: 247-258.
- Bustos-Serrano, H., Millán-Nunez, R. & Cajal-Medrano, R., 1996. Tidal effect on organic primary productivity in a coastal lagoon of Ballenas Channel, Gulf of California, *Cienc. Mar.*, 22: 215-233.
- Cabaço, S., Alexandre, A. & Santos, R., 2005. Population-level effects of clam harvesting on the seagrass *Zostera noltii*, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 298: 123-129.
- Cabana, G, Tremblay, A, Kalff, J & Rasmussen, JB, 1994. Pelagic food chain structure in Ontario Lakes: a determinant of mercury levels in lake trout (*Salvelinus namaycush*), *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51: 381-389.

- Cabeçadas, L., 1999. Phytoplankton production in the Tagus estuary (Portugal), *Oceanol. Acta*, 22: 205-214.
- Cabeçadas, G., Cunha, M.E., Moita, M.T., Pissarra, J. & Sampayo, M.A., 1983. Red tide in Cascais Bay, Portugal, *Bol. Inst. Nac. Invest. Pescas*, 10: 81-123.
- Cachão, M., Oliveira, A. & Vitorino, J., 2000. Subtropical winter guests, offshore-Portugal, *J. Nannoplankton Research*, 22: 19-26.
- Cadée, G.C., 1986. Increased phytoplankton primary production in the Marsdiep area (Western Dutch Sea), *Neth. J. Sea Res.*, 20: 285-290.
- Cadée, G.C. & Hegeman, J., 1974. Primary production of phytoplankton in the Dutch Wadden Sea, *Neth. J. Sea Res.*, 8: 240-259.
- Cadée, G.C. & Hegeman, J., 1991. Phytoplankton primary production, chlorophyll and species composition, organic carbon and turbidity in the Marsdiep in 1990, compared with foregoing years, *Hydrobiol. Bull.*, 25: 29-35.
- Caetano, S.M.C., 1999. Variabilidade espaço-temporal das assembleias de bactérias e nanoflagelados applastídicos na Ria Formosa, Relatório de Estágio do Curso de Licenciatura em Biologia Marinha e Pescas, Universidade do Algarve, 60p.
- Caetano, M., Vale, C. & Bebianno, M.J., 2002. Distribution of Fe, Mn, Cu and Cd in upper sediments and sediment-trap material of Ria Formosa (Portugal), *J. Coast. Res.*, S1 36: 118-123.
- Calbet, A. & Landry, M., 2004. Phytoplankton growth, microzooplankton grazing, and carbon cycling in marine systems, *Limnol. Oceanogr.*, 49: 51-57.
- Calbet, A., Landry, M. & Nunnery, S., 2001. Bacteria-flagellate interactions in the microbial food web of the oligotrophic subtropical North Pacific, *Aquat. Microb. Ecol.*, 23: 283-292.
- Calbet, A. & Saiz, E., 2005. The ciliate-copepod link in marine ecosystems, *Aquat. Microb. Ecol.*, 38: 157-167.
- Calbet, A., Vaqué, D., Felipe, J., Vila, M., Sala, M.M., Alcaraz, M. & Estrada, M., 2003. Relative impact of microzooplankton and mesozooplankton on a bloom of the toxic dinoflagellate *Alexandrium minutum*, *Mar. Ecol., Prog. Ser.*, 259: 303-309.
- Calvário, J.R.O., 1995. Estrutura e Dinâmica das comunidades macrobênticas da Ria Formosa (Ria Faro-Olhão), Dissertação apresentada à Universidade do Algarve para obtenção do grau de Doutor em Ciências Biológicas na especialidade de Ecologia Marinha, 337p.
- Cammen, L.M. & Walker, J.A., 1982. Distribution and activity of attached and free-living suspended bacteria in the Bay of Fundy, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39: 1655-1663.
- Campbell, L. & Carpenter, E.J., 1986. Diel patterns of cell division in marine *Synechococcus* spp. (Cyanobacteria): use of the frequency of dividing cells technique to measure growth rate, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 32: 139-148.
- Campbell, L., Landry, M.R., Constantinou, J., Nolla, H.A., Brown, S.L., Liu, H. & Caron, D.A., 1998. Response of microbial community structure to environmental forcing in the Arabian Sea, *Deep-Sea Res. II*, 45: 2301-2326.

- Campilo-Campbell, C. & Gordo, A., 2004. Physical and biological variability in the Namibian upwelling system: October 1997-October 2001, *Deep-Sea Res. II*, 51: 147-158.
- Capriulo, G.M., 1982. Feeding of field collected tintinnid micro-zooplankton on natural food, *Mar. Biol.*, 71: 73-86.
- Capriulo, G.M., 1990. Feeding-related ecology of marine protozoa. *In: Ecology of Marine Protozoa*, Ed.: G.M. Capriulo, Oxford University Press, New York, 186-259 pp.
- Capriulo, G.M. & Carpenter, E.J., 1980. Grazing by 35 to 202 μm microzooplankton in Long Island Sound, *Mar. Biol.*, 56: 319-326.
- Capriulo, G.M. & Carpenter, E.J., 1983. Abundance, species composition and feeding impact of tintinnid micro-zooplankton in Central Long Island Sound, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 10: 277-288.
- Carlson, D.J., Townsend, D.W., Hilyard, A.L. & Eaton, J.F., 1984. Effect of an intertidal mudflat on plankton of the overlying water column, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41: 1523-1528.
- Carlough, L.A. & Meyer, J.L., 1989. Protozoans in two southeastern blackwater rivers and their importance to trophic transfer, *Limnol. Oceanogr.*, 34: 163-177.
- Caron, D.A., 1991. Evolving role of protozoa in aquatic nutrient cycles. *In: Protozoa and their role in marine processes*, Eds.: P.C. Reid, C.M. Riley and P.H. Burkil, Springer-Verlag, Berlin, 387-415 pp.
- Caron, D.A., Gobler, C.J., Lonsdale, D.J., Cerrato, R.M., Schaffner, R.A., Rose, J.M., Buck, N.J., Taylor, G., Boissonneault, K.R. & Mehran, R., 2004. Microbial herbivory on the brown tide alga, *Aureococcus anophagefferens*: results from natural ecosystems, mesocosms and laboratory experiments, *Harmful Algae*, 3: 439-457.
- Caron, D.A. & Goldman, J.C., 1990. Protozoan nutrient regeneration. *In: Ecology of marine protozoa*, Ed.: G. Capriulo, Oxford University Press, New York, 283-306 pp.
- Caron, D.A., Goldman, J.C., Andersen, O.K. & Dennett, M.R., 1985. Nutrient cycling in a microflagellate food chain: II. Population dynamics and carbon cycling, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 24: 243-254.
- Caron, D.A., Goldman, J.C. & Dennett, M.R., 1988. Experimental demonstration of the roles of bacteria and bacterivorous protozoa in plankton nutrient cycles. *Hydrobiologia*, 159: 27-40.
- Caron, D.A., Lim, E.L., Miceli, G., Waterbury, J.B. & Valois, F.W., 1991. Grazing and utilization of chroococcoid cyanobacteria and heterotrophic bacteria by protozoa in laboratory cultures and a coastal plankton community, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 76: 205-217.
- Caron, D., Lim, E.L., Sanders, R.W., Dennett, M.R. & Berninger, U.-G., 2000. Responses of bacterioplankton and phytoplankton to organic and inorganic nutrient additions in contrasting oceanic ecosystems, *Aquat. Microb. Ecol.*, 22: 175-184.
- Caroppo, C., 2000. The contribution of picophytoplankton to community structure in a Mediterranean brackish environment, *J. Plankton Res.*, 22: 381-397.
- Caroppo, C., 2002. Variability and interactions of phytoplankton and bacterioplankton in Varano lagoon (Adriatic Sea), *J. Plankton Res.*, 24: 267-273.

- Carpenter, E.J. & Campbell, L., 1988. Diel patterns of cell division and growth rates of *Synechococcus* spp. in Long Island Sound, Mar. Ecol. Prog. Ser., 47: 179-183.
- Carpenter, S.R., Frost, T.M., Kitchell, J.F. & Kratz, T.K., 1993. Species dynamics and global environment change: a perspective from ecosystem experiments. *In*: Biotic interactions and global change, Eds.: P.M. Kareiva, J.G. Kingsolver and R.B. Huey, Sinauer Assoc., Sunderland,
- Carrias, J.-F., Thouvenot, A., Amblard, C. & Sime-Ngando, T., 2001. Dynamics and growth estimates of planktonic protists during early spring in Lake Pavin, France, Aquat. Microb. Ecol., 24: 163-174.
- Carrick, H., Fahnenstiel, G.L. & Taylor, W.D., 1992. Growth and production of planktonic protozoa in the lake Michigan: *in situ* versus *in vitro* comparisons and importance to food web dynamics, Limnol. Oceanogr., 37: 1221-1235.
- Castel, J., Caumette, P. & Herbert, R., 1996. Eutrophication gradients in coastal lagoons as exemplified by the Bassin d'Arcachon and the Étang du Prévost, Hydrobiologia, 329: ix-xxviii.
- Cavaco, M.H. & Pissarra, J.L., 1991. Estudos de oceanografia na costa sudoeste e sul de Portugal, Rel. Téc. Cient. INIP, Lisboa, 45, 47 p.
- Cavaco, M.H., Pissarra, J.L., Manso, L. & Goes, M.C., 1995. Ciclos de produção planctónica componente de oceanografia química Campanha Outono 85, Rel. Cient. Téc. Inst. Port. Invest. Marít., 7, 31 p.
- CCRA (Comissão de Coordenação da Ragião do Algarve), 1984. Programa de ordenamento e desenvolvimento da Ria Formosa, 122 p.
- Cébrian, J. & Valiela, I., 1999. Seasonal patterns in phytoplankton biomass in coastal ecosystems, J. Plankton Res., 21: 429-444.
- Cermeno, P., Maranon, E., Fernández, E., Pérez, V. & Serrret, P., 2003. Size-fractionated primary production in the Ría de Vigo: seasonal and short-term variability, Thalassas, 19: 125-126.
- Cerrato, R.M., Caron, D.A., Lonsdale, D.J., Rose, J.M. & Schaffner, R.A., 2004. Effect of the northern quahog *Mercenaria mercenaria* on the development of blooms of the brown tide alga *Aureococcus anophagefferens*, Mar. Ecol. Prog. Ser., 281: 93-108.
- Chan, A.T., 1978a. Comparative physiological study of marine diatoms and dinoflagellates in relation to irradiance and cell size. I. Growth under continuous light, J. Phycol., 14: 396-402.
- Chan, A.T., 1978a. Comparative physiological study of marine diatoms and dinoflagellates in relation to irradiance and cell size. II. Relationship between photosynthesis, growth, and carbon/chlorophyll a ratio, J. Phycol., 16: 428-432.
- Chang, J., Lin, K.-H., Chen, K.-M., Gong, G.-C. & Chiang, K.-P., 2003a. *Synechococcus* growth and mortality rates in the East China Sea: range of variations and correlation with environmental factors, Deep-Sea Res. II, 50: 1265-1278.
- Chang, J., Shiah, F.-K., Gong, G.-C. & Chiang, K.P., 2003b. Cross-shelf variation in carbon-to-chlorophyll a ratios in the East China Sea, summer 1998, Deep-Sea Res. II, 50: 1237-1247.

Chapelle, A., Ménesguen, A., Deslous-aoli, J.-M., Souchu, P., Mazouni, N., Vaquer, A. & Millet, B., 2000. Modelling nitrogen, primary production and oxygen in a Mediterranean lagoon. Impact of oysters farming and inputs from the watershed, *Ecol. Model.*, 127: 161-181.

Chavez, F.P., Buck, K.R., Coale, K.H., Martin, J.H., DiTullio, G.R., Welschmeyer, N.A., Jacobson, A.C. & Barber, R.T., 1991. Growth rates, grazing, sinking, and iron limitation of equatorial Pacific phytoplankton, *Limnol. Oceanogr.*, 36: 1816-1833.

Chen, Y.-L.L., 2000. Comparisons of primary productivity and phytoplankton size structure in the marginal regions of southern East China Sea, *Cont. Shelf Res.*, 20: 437-458.

Chen, K.-M. & Chang, J., 1999. Influence of light intensity on the ingestion rate of a marine ciliate, *Lohmanniella* sp., *J. Plankton Res.*, 21: 1791-1798.

Chiang, K.-P., Kuo, M.-C., Chang, J., Wang, R.-H. & Gong, G.-C., 2002. Spatial and temporal variation of the *Synechococcus* population in the East China Sea and its contribution to phytoplankton biomass, *Cont. Shelf Res.*, 22: 3-13.

Chiang, K.-P., Lin, C.-Y., Lee, C.-H., Shiah, F.-K. & Chang, J., 2003. The coupling of oligotrich ciliate populations and hydrography in the East China Sea: spatial and temporal variations, *Deep-Sea Res. II*, 50: 1279-1293.

Chícharo, L.M.Z., 1996. Sistemática, Ecologia e Dinâmica de larvas e pós-larvas de bivalves na Ria Formosa, Dissertação apresentada à Universidade do Algarve para obtenção do grau de Doutor em Ciências Biológicas, especialidade de Ecologia, 450p.

Chícharo, L.M.Z. & Chícharo, M.A., 2001. Effects of environmental conditions on planktonic abundances, benthic recruitment and growth rates of the bivalve mollusc *Ruditapes decussatus* in a Portuguese coastal lagoon, *Fish. Res.*, 53: 235-250.

Chin-Leo, G. & Benner, R., 1991. Dynamics of bacterioplankton abundance and production in seagrass communities of a hypersaline lagoon, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 73: 219-230.

Chin-Leo, G. & Benner, R., 1992. Enhanced bacterioplankton production and respiration at intermediate salinities in the Mississippi river plume, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 87: 87-103.

Chisholm, S.W., 1992. Phytoplankton size. *In: Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea*, Eds.: P.G. Falkowski and A.D. Woodhead, Plenum Press, New York, 213-237 pp.

Cho, B.C. & Azam, F., 1990. Biogeochemical significance of bacterial biomass in the ocean's euphotic zone. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 63: 253-259.

Choi, J.W., 1994. The dynamic nature of protistan ingestion response to prey abundance. *J. Eukaryot. Microbiol.*, 41: 137-146.

Choi, D.H., Hwang, C.Y. & Cheo, B.C., 2003. Comparison of virus- and bacterivory-induced bacterial mortality in the eutrophic Masan Bay, Korea, *Aquat. Microb. Ecol.*, 30: 117-125.

Choi, J.W., Sherr, B.E. & Sherr, E.B., 1999. Dead or alive? A large fraction of ETS-inactive marine bacterioplankton cells, as assessed by reduction of CTC, can become ETS-active with incubation and substrate addition, *Aquat. Microb. Ecol.*, 18: 105-115.

Choi, J.W. & Stoecker, D.K., 1989. Effects of fixation on cell volume of marine planktonic protozoa, *Appl. Environ. Microbiol.*, 55: 1761-1765.

- Chrétiennot-Dinet, M.-J., 1990. Atlas du phytoplancton marin. Vol III. Chlorarachniophycées, Chlorophycées, Chrysophycées, Cryptophycées, Euglénophycées, Eustigmatophycées, Prasinophycées, Prymnésiophycées, Rhodophycées et Tribophycées, Editions du CNRS, Paris, 261 p.
- Christaki, U., Giannakourou, A., van Wambeke, F. & Grégori, G., 2001. Nanoflagellate predation on auto- and heterotrophic picoplankton in the oligotrophic Mediterranean Sea, *J. Plankton Res.*, 23: 1297-1310.
- Christoffersen, K., 1994. Variations of feeding activities of heterotrophic nanoflagellates on picoplankton, *Mar. Microb. Food Webs*, 8: 111-123.
- Chróst, R.J., 1990. Microbial enzymes in aquatic environments. *In: Aquatic microbial ecology: biochemical and molecular approaches*, Eds.: J. Overbeck and R.J. Chróst, Springer-Verlag, New York, 47-78 pp.
- Chrzanowski, T.H. & Zingmark, R.G., 1989. Bacterial abundance, biomass and secondary production along a forest-to-ocean landscape gradient, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 125: 253-266.
- Cleven, E.J., 1996. Indirectly fluorescently labelled flagellates (IFLF): a tool to estimate the predation on free living heterotrophic flagellates, *J. Plankton Res.*, 19: 429-442.
- Cloern, J.E., 1977. Effects of light intensity and temperature on *Cryptomonas ovata* (Chryptophyceae) growth and nutrient uptake rates, *J. Phycol.*, 13: 389-395.
- Cloern, J.E., 1982. Does the benthos control phytoplankton biomass in south San Francisco Bay, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 9: 191-202.
- Cloern, J.E., 1987. Turbidity as a control on phytoplankton biomass and productivity in estuaries, *Cont. Shelf Res.*, 7: 1367-1381.
- Cloern, J.E., 1996. Phytoplankton bloom dynamics in coastal ecosystems: a review with some general lessons from sustained investigation of San Francisco Bay, California, *Rev. Geophys.*, 34: 127-168.
- Cloern, J.E., 2001. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 210: 223-253.
- Cloern, J.E., Cole, B.E. & Hager, S.W., 1994. Notes on a *Medosidium rubrum* red tide in San Francisco Bay (California, USA), *J. Plankton Res.*, 16: 1269-1276.
- Cloern, J.E. & Dufford, R., 2005. Phytoplankton community ecology: principles applied in San Francisco, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 285: 11-28.
- Cloern, J.E., Grenz, C. & Vidergar-Lucas, L., 1995. An empirical model of the phytoplankton chlorophyll:carbon ratio- the conversion factor between productivity and growth rate, *Limnol. Oceanogr.*, 40: 1313-1321.
- Cloern, J.E., Powell, T.M. & Huzzey, L.M., 1989. Spatial and temporal variability in South San Francisco Bay (USA). II. Temporal changes in salinity, suspended sediments, and phytoplankton biomass and productivity over tidal time scales, *Est. Coastal Shelf Sci.*, 28: 599-613.
- Cloern, J., Schraga, T.S. & Lopez, C.B., 2005. Heat wave brings an unprecedented red tide to San Francisco Bay, *Eos*, 86: 66.

- Clough, J. & Strom, S., 2005. Effects of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) on protist grazers: laboratory experiments with ciliates and heterotrophic dinoflagellates, *Aquat. Microb. Ecol.*, 39: 121-134.
- Coats, D.W., 1988. *Duboscquella cachoni* n.sp., a parasitic dinoflagellate lethal to its tintinnine host *Eutintinnus pectinis*, *J. Protozool.*, 35: 607-617.
- Coats, D.W., Adam, E.J., Gallegos, C.L. & Hedrick, S., 1996. Parasitism of photosynthetic dinoflagellates in a shallow subestuary of Chesapeake Bay, USA, *Aquat. Microb. Ecol.*, 11: 1-9.
- Coats, D.W., Bockstahler, K.R., Berg, G.M. & Sniezek, J.H., 1994. Dinoflagellate infections of *Favella panamensis* from two North American estuaries, *Mar. Biol.*, 119: 105-113.
- Coffin, R.B. & Connolly, J.P., 1997. Bacteria and heterotrophic microflagellate production in the Santa Rosa Sound, Florida, *Hydrobiologia*, 353: 53-61.
- Coffin, R.B., Fry, B., Petersen, B.J. & Wright, R.T., 1989. Carbon isotopic compositions of estuarine bacteria, *Limnol. Oceanogr.*, 34: 1305-1310.
- Coffin, R.B. & Sharp, J.H., 1987. Microbial trophodynamics in the Delaware Estuary, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 41: 253-266.
- Coffin, R.B., Velinsky, D.J., Devereux, R., Price, W.A. & Cifuentes, L.A., 1990. Stable carbon isotope analysis of nucleic acids to trace sources of dissolved substrates used by estuarine bacteria, *Appl. Environ. Microbiol.*, 56 :2012-2020.
- Cole, B.E., Caraco, N.F. & Peirls, B.L., 1992. Can phytoplankton maintain a positive carbon balance in a turbid, freshwater, tidal estuary?, *Limnol. Oceanogr.*, 37: 1608-1617.
- Cole, B.E. & Cloern, J.E., 1984. Significance of biomass and light availability to phytoplankton productivity in San Francisco Bay, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 17: 15-24.
- Cole, B.E., Cloern, J.E. & Alpine, A.E., 1986. Biomass and productivity of three phytoplankton size classes in San Francisco Bay, *Estuaries*, 9: 117-126.
- Cole, J.J., Findlay, S. & Pace, M.L., 1988. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 43: 1-10.
- Cole, J.J. & Pace, M.L., 1995. Why measure bacterial production? A reply to the comment by Jahnke & Craven, *Limnol. Oceanogr.*, 40: 441-444.
- Colijn, F. & Cadée, G.C., 2003. Is phytoplankton growth in the Wadden Sea light or nitrogen limited?, *J. Sea Res.*, 49: 83-93.
- Collos, Y., Vaquer, A., Bibent, B., Slawyk, G., Garcia, N. & Souchu, P., 1997. Variability in nitrate uptake kinetics of phytoplankton communities in a Mediterranean coastal lagoon, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 44: 369-375.
- Comín, F.A. & Valiela, I., 1993. On the controls of phytoplankton abundance and production in coastal lagoons, *J. Coast. Res.*, 9: 895-906.
- Conan, P., Turley, C., Stuff, E., Pujo-Pay, M. & Wambeke, F., 1999. Relationship between phytoplankton efficiency and the proportion of bacterial production to primary production in the Mediterranean Sea, *Aquat. Microb. Ecol.*, 17: 131-144.

- Cortez, L.C.C.P., 1992. Aplicação da análise por injeção no fluxo (FIA) ao estudo dos teores de nutrientes na Ria Formosa, Dissertação para obtenção do grau de Mestre em Engenharia Química (Química Aplicada), 156 p.
- Cotano, U., Uriarte, I. & Villate, F., 1998. Herbivory of nanozooplankton in polyhaline and euhaline zones of a small temperate estuarine system (Estuary of Mundaka): seasonal variations, *J. Exp. Mar. Biol.Ecol.*, 227: 265-279.
- Courties, C., Vaquer, A., Troussellier, M., Lautier, J., Chrétiennot-Dinet, M.J., Neveux, J., Machado, C. & Claustre, H., 1994. Smallest eukaryotic organism, *Nature*, 370: 255.
- Cravo, A., 1996. The impact of sewage discharge in Vilamoura, Portugal (Water quality and metal accumulation in the soft tissues and shell of *Patella aspera*), Dissertation submitted to University of Wales in part fulfilment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy, School of Ocean Sciences, Universty of Wales, Bangor, p.
- Crawford, D.W., 1989. *Mesodinium rubrum*: the phytoplankton that wasn't, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 58: 161-174.
- Crawford, D.W. & Purdie, D.A., 1992. Evidence of avoidance of flushing from an estuary by a planktonic, phototrophic ciliate, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 79: 259-265.
- Crawford, D.W., Purdie, D.A., Lockwood, A.P.M. & Weissman, P., 1997. Recurrent red-tides in the Southampton Water estuary caused by the phototrophic ciliate *Mesodinium rubrum*, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 45: 799-812.
- Crosbie, N.D. & Furnas, M., 2001. Net growth rates of picocyanobacteria and nano-/microphytoplankton inhabiting shelf waters of the central (17°S) and southern (20°S) Great Barrier Reef, *Aquat. Microb. Ecol.*, 24: 209-224.
- Crump, B.C., Hopkinson, C.S., Sogin, M.L. & Hobbie, J.E., 2004. Microbial biogeography along an estuarine salinity gradient: combined influences of bacterial growth and residence time, *Appl. Environ. Microbiol.*, 70: 1494-1505.
- Crumpton, W.G. & Wetzel, R.G., 1982. Effects of differential growth and mortality in the seasonal succession of phytoplankton populations in Lawrence Lake, Michigan, *Ecology*, 63: 1729-1739.
- Cunha, M.E., 1993. Variabilidade estacional do zooplâncton na plataforma continental portuguesa, *Bol. UCA, Universidade do Algarve*, 1: 229-241.
- Cunha, M.A., Almeida, M.A. & Alcântara, F., 2000. Patterns of ectoenzymatic and heterotrophic bacterial activities along a salinity gradient in a shallow tidal estuary, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 204: 1-12.
- Cunha, M.A., Dias, J.M., Almeida, M.A., Lopes, J.F. & Alcântara, F., 2001. Fluxes of bacterioplankton between a tidal estuary and the sea: returning to the "outwelling" hypothesis, *Aquat. Ecol.*, 37: 45-54.
- Cunha, M.E. & Massapina, M.C., 1984. Contribution to the zooplankton community analysis of the Ria de Faro-Olhão. *In: Cuaderno Area Ciencias Marinas, Seminario de Estudios Gallegos*, vol 1: 237-250.
- Cushing, D.H., 1989. A difference in structure between ecosystems in strongly stratified waters and in those that are only weakly stratified, *J. Plankton Res.*, 11: 1-13.

- Cynar, F.J., Estep, K.W. & Sieburth, J. McN., 1985. The detection and characterization of bacteria-sized protists in "protist-free" filtrates and their potential impact on experimental marine ecology, *Microb. Ecol.*, 11: 281-288.
- Daborn, G.R., 1986. Effects of tidal mixing on the plankton and benthos of estuarine regions of the Bay of Fundy. In: *Tidal mixing and plankton dynamics*, Eds.: J.Bowman, M. Yentsch and W.T.Peterson, *Lecture Notes on Coastal and Estuarine Studies*, vol 17, Springer-Verlag, Berlin, 390-413 pp.
- Dagg, M.J., 1995. Ingestion of phytoplankton by the micro- and mesozooplankton communities in a productive subtropical estuary, *J. Plankton. Res.*, 17: 845-857.
- Dale, T., 1987. Diel vertical distribution of planktonic ciliates in Lindaspollene, western Norway, *Mar. Microb. Food Webs*, 2: 15-28.
- Dale, T. & Burkill, P.H., 1982. "Live counting"- a quick and simple technique for enumerating pelagic ciliates, *Ann. Inst. Oceanogr.*, 58 (S): 267-276.
- Dale, T. & Dahl, E., 1987. Mass occurrence of planktonic oligotrichous ciliates in a bay in southern Norway, *J. Plankton Res.*, 9: 871-879.
- Dame, R., Chrzanowski, T., Bildstein, K., Kjerfve, B., McKellar, H., Nelson, D., Spurrier, J., Stancyk, J., Stevenson, H., Vernberg, J. & Zingmark, R., 1986. The outwelling hypothesis and North Inlet, South Carolina, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 33: 217-229.
- Dame, R. & Prins, T.C., 1998. Bivalve carrying capacity in coastal ecosystems, *Aquat. Ecol.*, 31: 409-421.
- Davidson, K., 1996. Modelling microbial food webs, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 145: 279-296.
- Davis, P.G., Caron, D.A., Johnson, P.W. & Sieburth, J.McN., 1985. Phototrophic and apochlorotic components of picoplankton and nanoplankton in the North Atlantic: geographic, vertical, seasonal and diel distributions, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 21: 15-26.
- Davis, P.G. & Sieburth, J.McN., 1984. Estuarine and oceanic microflagellate predation of actively growing bacteria: estimation by frequency of dividing-divided bacteria, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 19: 237-246.
- Day, J.W., Day, R.H., Barreiro, M.T., Ley-Lou, F. & Madden, C.J., 1982. Primary production in the Laguna de Terminos, a tropical estuary in the Southern Gulf of Mexico, *Oceanol. Acta*, no SP: 269-276.
- Delattre, J.M., Delesmont, R., Clabaux, M. Oger, C. & Leclerc, H., 1979. Bacterial biomass, production and heterotrophic activity of the coastal seawater at Gravelines (France), *Oceanol. Acta*, 2: 317-324.
- del Giorgio, P.A. & Cole, J.J., 1998. Bacterial growth efficiency in natural aquatic systems. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 29: 503-541.
- del Giorgio, P.A. & Cole, J.J., 2000. Bacterial energetics and growth efficiency. *In: D.L. Kirchman, Microbial Ecology of the Oceans*, New York, Wiley-Liss, 289-325 pp.
- del Giorgio, P.A., Cole, J.J. & Cimbliris, A., 1997. Respiration rates in bacteria exceed phytoplankton production in unproductive aquatic systems, *Nature*, 385: 148-151.

- del Giorgio, P.A. & Scarborough, G., 1995. Increase in the proportion of metabolically active bacteria along gradients of enrichment in freshwater and marine plankton: implications for estimates of bacterial growth and production rates, *J. Plankton Res.*, 17: 1905-1924.
- Demers, S., Lafleur, P.E., Legendre, L. & Trump, C.L., 1979. Short-term covariability of chlorophyll and temperature in the St. Lawrence estuary, *J. Fish. Res. Board Can.*, 36: 568-573.
- Demers, S. & Legendre, L., 1981. Mélange vertical et capacité photosynthétique du phytoplancton estuarien (Estuaire du Saint-Laurent), *Mar. Biol.*, 64: 243-250.
- Demers, S., Legendre, L. & Therriault, J.-C., 1986. Phytoplankton responses to vertical mixing. *In: Tidal mixing and plankton dynamics*, Eds.: J. Bowman, M. Yentsch and W.T. Peterson, *Lecture Notes on Coastal and Estuarine Studies*, vol 17, Springer-Verlag, Berlin, 1-40 pp.
- Demers, S., Therriault, J.-C., Bouget, E. & Bah, A., 1987. Resuspension in the shallow sublittoral zone of a macrotidal estuarine environment: wind influence, *Limnol. Oceanogr.*, 32: 327-339.
- Díaz, C. & Maske, H., 2000. Abundance of coccoid cyanobacteria, hydrographic parameters and the possible underestimation of in situ chlorophyll a in the northern Gulf of California and the Mexican California current, *Cienc. Mar.*, 26: 441-461.
- Dionísio, L.A.P.C., 1996. Estudos microbiológicos da Ria Formosa. Qualidade sanitária de águas e moluscos bivalves, Dissertação apresentada À Universidade do Algarve para obtenção do grau de Doutor em Ciências Biológicas, especialidade de Microbiologia, 272 p.
- Dodge, J.D., 1982. Marine dinoflagellates of the British Isles, Her Majesty's Stationery Office, London, 303 p.
- Dodge, J.D., 1993. Armoured dinoflagellates in the NE Atlantic during the BOFS cruises, 1988-1990, *J. Plankton Res.*, 15: 465-483.
- Doering, P.H., 1989. On the contribution of the benthos to pelagic production, *J. Mar. Res.*, 47: 371-383.
- Dolan, J.R., 1991a. Guilds of ciliate microzooplankton in the Chesapeake Bay, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 33: 137-152.
- Dolan, J.R., 1991b. Microphagous ciliates in mesohaline Chesapeake Bay waters: estimates of growth rates and consumption by copepods, *Mar. Biol.*, 111: 303-309.
- Dolan, J.R. & Coats, D.W., 1990. Seasonal abundances of planktonic ciliates and microflagellates in mesohaline Chesapeake Bay waters, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 31: 157-175.
- Dolan, J.R. & Coats, D.W., 1991. A study of predacious ciliates feeding using prey ciliates labeled with fluorescent microspheres, *J. Plankton Res.*, 13: 609-627.
- Dolan, J.R. & Gallegos, C.L., 1991. Trophic coupling between rotifers, microflagellates, and bacteria during fall months in the Rhode River Estuary, *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 77: 147-156.
- Dolan, J.R., Gallegos, C.L. & Moigis, A., 2000. Dilution effects on microzooplankton in dilution grazing experiments, *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 200: 127-139.

- Dolan, J.R. & McKeon, K., 2004. The reliability of grazing estimates from dilution experiments: have we over-estimated rates of organic carbon consumption?, *Ocean Sci. Discuss.*, 1: 21-36.
- Dolan, J.R. & Simek, K., 1999. Diel periodicity in *Synechococcus* populations and grazing by heterotrophic nanoflagellates: analysis of food vacuole contents, *Limnol. Oceanogr.*, 41: 1169-1179.
- Domingues, R.B., Barbosa, A. & Galvão, H., 2005. Nutrients, light and phytoplankton succession in a temperate estuary (the Guadiana, south-western Iberia), *Est. Coast. Shelf Sci.*, 64: 249-260.
- Dortch, Q. & Whitlege, T.E., 1992. Does nitrogen or silicon limit phytoplankton production in the Mississippi River plume and nearby regions?, *Cont. Shelf Res.*, 12: 1293-1309.
- Douillet, P., 1993. Bacterivory in Pacific oyster *Crassostrea gigas* larvae, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 98: 123-134.
- Draper, N.R. & Smith, H.J., 1981. *Applied regression analysis*, 2nd Ed., John Wiley & Sons, New York, p.
- Druzhkov, N.V. & Druzhkova, E.I., 2000. The dynamics of the nanophytoplankton community in the coastal ecosystem of the Southern Bight (North Sea) during the winter-spring period, *J. Sea Res.*, 43: 105-111.
- Duarte, CM & Cebrián, J, 1996. The fate of marine autotrophic production, *Limnol.Oceanogr.* 41: 1758-1766.
- Duarte, C.M. Gasol, J.M. & Vaqué, D., 1997. Role of experimental approaches in marine microbial ecology, *Aquat. Microb. Ecol.*, 13: 101-111.
- Ducklow, H.W., 1982. Chesapeake Bay nutrient and plankton dynamics. 1. Bacterial biomass and productivity during spring tidal destratification in the York River, Virginia, estuary, *Limnol. Oceanogr.*, 27: 651-659.
- Ducklow, H.W., 1991. The passage of carbon through microbial foodweb: results from flow network models, *Mar.Microb.Food Webs*, 5: 129-144.
- Ducklow, H.W., 1992. Factors regulating bottom-up control of bacteria biomass in open ocean communities. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 37: 207-217.
- Ducklow, H.W., 1999. The bacterial component of the oceanic euphotic zone. *FEMS Microb. Ecol.*, 30: 1-10.
- Ducklow, H.W., 2000. Bacterial production and biomass in the oceans. *In: D.L. Kirchman, Microbial Ecology of the Oceans*, New York, Wiley-Liss, 85-120 pp.
- Ducklow, H.W. & Carlson, C.A., 1992. Oceanic bacterial production. *In: Advances in Microbial Ecology*, vol 12, Ed.: K.C. Marshall, Plenum Press, New York, 113-181 pp.
- Ducklow, H.W. & Kirchman, D.L., 1983. Bacterial dynamics and distribution during a spring diatom bloom in the Hudson River plume, USA, *J. Plankton Res.*, 5: 333-355.
- Ducklow, H.W., Purdie, D.A., Williams, P.J.le B. & Davies, J.M., 1986. Bacterioplankton: a sink for carbon in a coastal marine plankton community, *Science*, 232: 865-867.

- Ducklow, H.W., Purdie, D.A., Williams, P.J.leB. & Davies, J.M., 1987. Bacteria: link or sink? (reply), *Science*, 235: 88-89
- Ducklow, H.W. & Shiah, F.K., 1993. Bacterial production in estuaries. *In: Aquatic Microbiology*, Ed.: T.E. Ford, Blackwell Scientific Publications, Boston, 261-287 pp.
- Duedall, I.W., O'Connors, H.B., Parker, J.H., Wilson, R.E. & Robbins, A.S., 1977. The abundances, distribution and flux of nutrients and chlorophyll a in the New York Bight Apex, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 5: 81-105.
- Dupuy, C., Le Gal, S., Hartmann, H.J. & Bréret, M., 1999. Retention of ciliates and flagellates by the oyster *Crassostrea gigas* in French Atlantic coastal ponds: protists as a trophic link between bacterioplankton and benthic suspension-feeders, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 177: 165-175.
- Dupuy, C., Pastoureaud, A., Ryckaert, M., Sauriau, P.-G. & Montanié, H., 2000a. Impact of the oyster *Crassostrea gigas* on a microbial community in Atlantic coastal ponds near La Rochelle, *Aquat. Microb. Ecol.*, 22: 227-242.
- Dupuy, C., Vaquer, A., Lam-Hoai, T., Rougier, C., Mazouni, N., Lautier, J., Collos, Y. & Le Gall, S., 2000b. Feeding rate of the oyster *Crassostrea gigas* in a natural planktonic community of the Mediterranean Thau Lagoon, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 205: 171-184.
- Durbin, E.G., Krawiec, R.W. & Smayda, T.J., 1975. Seasonal studies on the relative importance of different size fractions of phytoplankton in Narragansett Bay (USA), *Mar. Biol.*, 32: 271-287.
- Eccleston-Parry, J.D. & Leadbeater, B.S.C., 1994. A comparison of the growth kinetics of six marine heterotrophic nanoflagellates fed with one bacterial species, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 105: 167-177.
- Edler, L., 1979. Recommendations on methods for marine biological studies on the Baltic Sea. Phytoplankton and chlorophyll, *The Baltic Marine Biologists Publication*, 5: 1-38.
- Edwards, E.S. & Burkill, P.H., 1995. Abundance, biomass and distribution of microzooplankton in the Irish Sea, *J. Plankton Res.*, 17: 771-782.
- Edwards, V., Icely, J., Newton, A. & Webster, R., 2005. The yield of chlorophyll from nitrogen: a comparison between the shallow Ria Formosa lagoon and the deep oceanic conditions at Sagres along the southern coast of Portugal, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 62: 391-403.
- Eilertsen, H.C., Sandberg, S. & Tollefsen, H., 1995. Photoperiodic control of diatom spore growth: a theory to explain the onset of phytoplankton blooms, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 116: 303-307.
- Eldridge, P.M. & Sieracki, M., 1993. Biological and hydrodynamic regulation of the microbial food web in a periodically mixed estuary, *Limnol. Oceanogr.*, 38: 1666-1679.
- El Hagg, A.G.D. & Fogg, G.E., 1986. The distribution of coccoid blue-green algae (Cyanobacteria) in the Menai Straites and the Irish Sea, *Br. Phycol. J.*, 21: 45-54.
- Eppley, R.W., 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea, *Fish. Bull.*, 70: 1063-1085.
- Erkenbrecher, C.W. & Stevenson, L.H., 1978. The influence of tidal flux on microbial biomass in salt marsh creeks, *Limnol. Oceanogr.*, 20: 618-625.

- Estrada, M. & Blasco, D., 1979. Two phases of the phytoplankton community in the Baja California upwelling, *Limnol. Oceanogr.*, 24: 1965-1080.
- Evans, C., Archer, S.D., Jacquet, S. & Wilson, W.H., 2003. Direct estimates of the contribution of viral lysis and microzooplankton grazing to the decline of a *Micromonas* spp. population, *Aquat. Microb. Ecol.*, 30: 207-219.
- Facca, C., Sfriso, A. & Socal, G., 2002. Changes in abundance and composition of phytoplankton and microphytobenthos due to increased sediment fluxes in the Venice Lagoon, Italy, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 54: 773-792.
- Fahnenstiel, G.L., McCormik, M.J., Lang, G.A., Redalje, D.G., Lohrenz, S.E., Markowitz, M., Wagoner, B. & Carrick, H.J., 1995. Taxon-specific growth and loss rates for dominant phytoplankton populations from the northern Gulf of Mexico, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 117: 229-239.
- Fahnenstiel, G.L. & Scavia, D., 1987. Dynamics of Lake Michigan phytoplankton: primary production and growth, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44: 499-508.
- Falcão, M.M., 1996. Dinâmica dos nutrientes na Ria Formosa: efeitos da interação da laguna com as suas interfaces na reciclagem do azoto, fósforo e sílica, Dissertação apresentada à Universidade do Algarve para obtenção do grau de Doutor em Ciências do Mar, especialidade de Oceanografia, 223 p.
- Falcão, M.M., Pisarra, J.I. & Cavaco, M.H., 1991. Características químico-biológicas da Ria Formosa: análise de um ciclo anual (1985-1986), *Bol. Inst. Nac. Invest. Pescas*, Lisboa, 16: 5-21.
- Falcão, M. & Vale, C., 1990. Study of the Ria Formosa ecosystem: benthic nutrient remineralization and tidal variability of nutrients in the water, *Hydrobiologia*, 207: 137-146.
- Falcão, M. & Vale, C., 1998. Sediment-water exchanges of ammonium and phosphate in intertidal and subtidal areas of a mesotidal coastal lagoon (Ria Formosa), *Hydrobiologia*, 373/374: 193-201.
- Farjalla, V.F., Anesio, A.M., Bertilsson, S. & Granéli, W., 2001. Photochemical reactivity of aquatic macrophyte leachates: abiotic transformations and bacterial response, *Aquat. Microb. Ecol.*, 24: 187-195.
- Farjalla, V.F., Faria, B.M. & Esteves, F.A., 2002. The relationship between DOC and planktonic bacteria in tropical coastal lagoons, *Arch. Hydrobiol.*, 156: 97-119.
- Fasham, M.J.R., Boyd, P.W. & Savidge, G., 1999. Modeling the relative contributions of autotrophs and heterotrophs to carbon flow at a Lagrangian JGOFS station in the Northeast Atlantic: the importance of DOC, *Limnol. Oceanogr.*, 44: 80-94.
- Felip, M., Pace, M.L. & Cole, J.J., 1996. Regulation of planktonic bacterial growth rates: the effects of temperature and resources, *Microb. Ecol.*, 31: 15-28.
- Fenchel, T., 1968. The ecology of marine microbenthos. II. The food of marine benthic ciliates. *Ophelia*, 5: 73-121.
- Fenchel, T. 1982a. Ecology of heterotrophic microflagellates. II. Bioenergetics and growth, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 8: 225-231.
- Fenchel, T., 1982b. Ecology of heterotrophic microflagellates. IV. Quantitative occurrence and importance as bacterial consumers, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 9: 35-42.

- Fenchel, T. & Jonsson, P.R., 1988. The functional biology of *Strombidium sulcatum*, a marine oligotrich ciliate (Ciliophora, Oligotrichina), Mar. Ecol. Prog. Ser., 48: 1-15.
- Fenchel, T. & Jorgensen, B.B., 1977. Detritus food chains of aquatic ecosystems: the role of bacteria. In: Advances in Microbial Ecology, vol I, Ed.: M. Alexander, Plenum Press, 1-58 pp.
- Ferguson, R.L., Buckley, E.N. & Palumbo, A.V., 1984. Response of marine bacteria to differential filtration and confinement. Appl. Environ. Microbiol., 47: 49-55.
- Fernández, E. & Bode, A., 1994. Sucesion of phytoplankton assemblages in relation to the hydrography in the southern Bay of Biscay: a multivariate approach, Sci. Mar., 58: 191-205.
- Ferrier-Pagès, C. & Furla, P., 2001. Pico- and nanoplankton biomass and production in the two largest atoll lagoons of French Polynesia, Mar. Ecol. Prog. Ser., 211: 63-76.
- Ferrier-Pagès, C. & Gattuso, J.-P., 1997. Biomass, production and grazing rates of pico- and nanoplankton in coral reef waters (Miyako Island, Japan), Microb. Ecol., 35: 46-57.
- Ferrier-Pagès, C. & Rassoulzadegan, F., 1994. Seasonal impact of the microzooplankton on pico- and nanoplankton growth rates in the northwest Mediterranean Sea, Mar. Ecol. Prog. Ser., 108: 283-294.
- Fichez, R., Jickells, T.D. & Edmunds, H.M., 1992. Algal blooms in high turbidity, a result of the conflicting consequences of turbulence on nutrient cycling in a shallow water estuary, Est. Coast. Shelf Sci., 35: 577-592.
- Figueiras, F., Alvarez-Salgado, X.A., Castro, C.G. & Villarino, M.L., 1998a. Accumulation of *Gymnodinium catenatum* Graham cells in western Iberian shelf waters in response to poleward flowing slope currents. In: Harmful algae, Eds.: B. Reguera, J. Blanco, M.L. Fernández and T. Wyatt, Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, 114-117 pp.
- Figueiras, F., Fermin, E.G. & Arbones, B., 1998b. Carbon-specific phytoplankton growth rates during a *Gymnodinium catenatum* event in a coastal inlet affected by wind driven upwelling. In: Harmful algae, Eds.: B. Reguera, J. Blanco, M.L. Fernández and T. Wyatt, Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, 171-172 pp.
- Figueiras, F.G., Gómez, E., Nogueira, E. & Villarino, M.L., 1996. Selection of *Gymnodinium catenatum* under downwelling conditions in the Ria de Vigo. In: Harmful and Toxic Algae Blooms, Eds.: T. Yasumoto, Y. Oshima and Y. Fukuyo, Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, 215-218 pp.
- Figueiras, F., Labarta, U. & Reiriz, F., 2002. Coastal upwelling, primary production and mussel growth in the Rías Baixas of Galicia, Hydrobiologia, 484: 121-131.
- Figueiras, F.G. & Niell, F.X., 1987a. Distribución estacional y espacial del fitoplancton en la Ria de Pontevedra (NO de Espana), Invest. Pesq., 51: 293-320.
- Figueiras, F.G. & Niell, F.X., 1987b. Composicion del fitoplancton en la Ria de Pontevedra (NO de Espana), Invest. Pesq. 51: 371-409.
- Figueira, F.G. & Pazos, Y., 1991. Microplankton assemblages in three Rias Baixas (Vigo, Arosa and Muros, Spain) with a subsurface chlorophyll maximum: their relationships to hydrography, Mar. Ecol. Prog. Ser., 76: 219-233.

- Fileman, E. S. & Burkill, P., 2001. The herbivorous impact of microzooplankton during two short-term Lagrangian experiments off the NW coast of Galicia in summer 1998, *Prog. Oceanogr.*, 51: 361-383.
- Fileman, E.S., Cummings, D.G. & Llewlynn, C.A., 2002. Microplankton community structure and the impact of microzooplankton grazing during an *Emiliana huxley* bloom, off the Devon coast, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 82: 359-368.
- Findlay, S., Carlough, L., Crocker, M.T., Gill, H.K., Meyer, J.L. & Smith, P.J., 1986. Bacterial growth on macrophyte leachate and fate of bacterial production, *Limnol. Oceanogr.*, 31: 1335-1341.
- Findlay, S., Pace, M.L. & Fischer, D.T., 1998. Response of heterotrophic planktonic bacteria to the zebra mussel invasion of the tidal freshwater Hudson River, *Microb. Ecol.*, 36: 131-140.
- Findlay, S., Pace, M.L., Lints, D., Cole, J.J., Caraco, N.F. & Peirls, B., 1991. Weak coupling of bacterial and algal production in a heterotrophic ecosystem: the Hudson River estuary, *Limnol. Oceanogr.*, 36: 268-278.
- Findlay, S., Pace, M.L., Lints, D. & Howe, K., 1992. Bacterial metabolism of organic carbon in the tidal freshwater Hudson Estuary, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 89: 147-153.
- Fisher, T.R., Carlson, P.R. & Barber, R.T., 1982. Carbon and nitrogen primary productivity in three north Carolina estuaries, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 15: 621-644.
- Fisher, T.R., Harding, L.W., Stanley, D.W. & Ward, L.G., 1988. Phytoplankton, nutrients, and turbidity in the Chesapeake, Delaware, and Hudson Estuaries, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 27: 61-93.
- Fisher, T.R., Gustafson, A.B., Sellner, K., Lacoutur, R., Haas, L.W., Wetzel, R.L., Magnien, R., Everitt, D., Mihaels, B. & Karrh, R., 1999. Spatial and temporal variation of resource limitation in Chesapeake Bay, *Mar. Biol.*, 133: 763-778.
- Fisher, T.R., Peele, E.R., Ammerman, J.W. & Harding Jr., L.W., 1992. Nutrient limitation of phytoplankton in Chesapeake Bay, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 82: 51-63.
- Fitzwater, S.E.; Knauer, G.A. & Martin, J.H., 1982. Metal contamination and its effect on primary production measurements, *Limnol. Oceanogr.*, 27: 544-551.
- Fiúza, A.F.G., 1982. The portuguese coastal upwelling system. *In: Seminário "Actual problems of oceanography in Portugal"*, Lisboa, 20-21 Nov 1980, JNICT and NATO Marine Sciences Panel, 45-71 pp.
- Fiúza, A.F.G., 1983. Upwelling patterns off Portugal. *In: Coastal upwelling: its sediment record. Part A: Responses of the sedimentary regime to present coastal upwelling*, Eds.: E. Suess and J. Thiede, Plenum Press, New York, 85-98 pp.
- Fiúza, A.F. de G., 1984. Hidrologia e Dinâmica das águas costeiras de Portugal, Dissertação apresentada à Universidade de Lisboa para obtenção do Grau de Doutor, Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, 294 p.
- Fiúza, A.F.G., Macedo, M.E. de & Guerreiro, M.R., 1982. Climatological space and time variation of the portuguese coastal upwelling, *Oceanol. Acta*, 5: 31-40.

- Flierman, C.B. & Gorden, R.W., 1977. Modification of membrane diffusion chambers for deep-water studies, *Appl. Environ. Microbiol.*, 33: 207-210.
- Flores-Verdugo, F.J., Day Jr., J.W., Mee, L. & Briseno-Duenas, R., 1988. Phytoplankton production and seasonal biomass variation of seagrass, *Ruppia maritima* L., in a tropical mexican lagoon with an ephemeral inlet, *Estuaries*, 11: 51-56.
- Fortier, L. & Lagendre, L., 1979. Le contrôle de la variabilité à court terme du phytoplancton estuarien: stabilité verticale et profondeur critique, *J. Fish. Res. Board Can.*, 36: 1325-1335.
- Fortier, L., Lagendre, L., Cardinal, A. & Trump, C.L., 1978. Variabilité à court terme du phytoplancton de l'estuaire du Saint-Laurent, *Mar. Biol.*, 46: 349-354.
- Fowler, J. & Cohen, L., 1992. *Practical statistics for field biology*, Open University Press, 207 p.
- Fraga, S., Anderson, D.M., Bravo, I., Reguera, B., Steidinger, K.A. & Yentch, C.M., 1988. Influence of upwelling relaxation on dinoflagellates and shellfish toxicity in Ria de Vigo, Spain, *Est. Coastal Shelf Sci.*, 27: 349-361.
- Frikha, M.-G. & Linley, E.A.S., 1988/1989. Predation on bacterioplankton in oyster ponds of the Atlantic coast of France, *Mar. Microb. Food Webs*, 3: 67-78.
- Frisoni, G.-F., 1984. Contribution a l'étude du phytoplancton dans le domaine paraliqye, These Doctorat, Université des Sciences et Techniques du Langedoc, p.
- Fritz, A.T., 1986. Trophodynamics of estuarine heterotrophic nanoplankton, Dissertation presented to the Faculty of the School of Marine Science, the College of William and Mary in Virginia in partial fulfillment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy, 287p.
- Froneman, P.W. & McQuaid, C.D., 1997. Preliminary investigation of the ecological role of microzooplankton in the Kariega estuary, South Africa, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 45: 689-695.
- Froneman, P.W., Perissinotto, R. & McQuaid, C.D., 1996a. Dynamics of microzooplankton at the ice-edge zone of the Lazarev Sea during a summer drogue study, *J. Plankton Res.*, 18: 1455-1470.
- Froneman, P.W., Perissinotto, R. & McQuaid, C.D., 1996b. Seasonal variations in microzooplankton grazing in the region of the Subtropical Convergence, *Mar. Biol.*, 126: 433-442.
- Frost, B.W., 1972. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*, *Limnol. Oceanogr.*, 17: 805-815.
- Fry, J.C., 1988. Determination of Biomass. *In: Methods in Aquatic Bacteriology*, Ed.: B. Austin, John Wiley & Sons Ltd., 27-72 pp.
- Fuchs, B.M., Zubkov, M.V., Sahn, K., Burkill, P. & Amann, R., 2000. Changes in community composition during dilution cultures of marine bacterioplankton as assessed by flow cytometric and molecular biological techniques, *Environm. Microbiol.*, 2: 191-201.
- Fuhrman, J.A., 1981. Influence of method on the apparent distribution of bacterioplankton cells: epifluorescence microscopy compared to scanning electron microscopy, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 5: 103-106.

- Fuhrman, J.A., 1992. Bacterioplankton roles in cycling of organic matter: the microbial food web. *In: Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea*, Eds.: P.G. Falkowski and A.D. Woodhead, Plenum Press, New York, 361-383 pp.
- Fuhrman, J.A., 1999. Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects, *Nature*, 399: 541-548.
- Fuhrman, J., 2000. Impact of viruses on bacterial processes. *In: D.L. Kirchman, Microbial Ecology of the Oceans*, New York, Wiley-Liss, 327-350 p.
- Fuhrman, J., Ammermann, J.W. & Azam, F., 1980. Bacterioplankton in the coastal euphotic zone: distribution, activity and possible relationships with phytoplankton, *Mar. Biol.*, 60: 201-207.
- Fuhrman, J.A. & Azam, F., 1980. Bacterioplankton secondary production estimates for coastal waters of British Columbia, Antarctica and California, *Appl. Environ. Microbiol.*, 39: 1085-1095.
- Fuhrman, J.A. & Azam, F., 1982. Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton production in marine surface waters: evaluation and field results, *Mar. Biol.*, 66: 109-120.
- Fuhrman, J.A. & Bell, T.M., 1985. Biological considerations in the measurement of dissolved free amino acids in seawater and implications for chemical and microbiological studies, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 25: 13-21.
- Fuhrman, J.A. & Capone, D.G., 1991. Possible biogeochemical consequences of ocean fertilization, *Limnol. Oceanogr.* 36: 1951-1959.
- Fuhrman, J.A. & McManus, G.B., 1984. Do bacteria-sized eucaryotes consume significant bacterial production? *Science*, 224: 1257-1260.
- Fuhrman, J.A. & Noble, R.T., 1995. Viruses and protists cause similar bacterial mortality in coastal seawater, *Limnol. Oceanogr.*, 40: 1236-1242.
- Fukuda, R., Ogawa, H., Nagata, T. & Koike, I., 1998. Direct determination of carbon and nitrogen contents of natural bacterial assemblages in marine environments, *Appl. Environ. Microbiol.*, 64: 3352-3358.
- Furnas, M.J., 1982a. An evaluation of two diffusion culture techniques for estimating phytoplankton growth rates *in situ*, *Mar. Biol.*, 70: 63-72.
- Furnas, M.J., 1982b. Growth rates of summer nanoplankton (<10 μ m) populations in lower Narragansett Bay, Rhode Island, USA, *Mar. Biol.*, 70: 105-115.
- Furnas, M.J., 1983. Community structure, biomass and productivity of size-fractionated summer phytoplankton populations in lower Narragansett Bay, Rhode Island, *J. Plankton Res.*, 5: 637-655.
- Furnas, M.J., 1990. *In situ* growth rates of marine phytoplankton: approaches to measurement, community and specific growth rates, *J. Plankton Res.*, 12: 1117-1151.
- Furnas, M.J., 1991. Net *in situ* growth rates of phytoplankton in an oligotrophic, tropical shelf ecosystem, *Limnol. Oceanogr.*, 36: 13-29.

- Furnas, M.J. & Mitchell, A.W., 1986. Phytoplankton dynamics in the central Great Barrier Reef. I. Seasonal changes in biomass and community structure and their relation to intrusive activity, *Cont. Shelf Res.*, 6: 363-384.
- Furuya, K., Takahashi, M. & Nemoto, T., 1986. Summer phytoplankton community structure and growth in a regional upwelling area off Hachijo Island, Japan, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 96: 43-55.
- Gallager, S.M., Waterbury, J.B. & Stoecker, D.K., 1994. Efficient grazing and utilization of the marine cyanobacterium *Synechococcus* sp. by larvae of the bivalve *Mercenaria mercenaria*, *Mar. Biol.*, 119: 251-259.
- Gallegos, C.L., 1989. Microzooplankton grazing on phytoplankton in the Rhode River, Maryland: nonlinear feeding kinetics, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 57: 23-33.
- Gallegos, C.L., 1992. Phytoplankton photosynthesis, productivity and species composition in a eutrophic estuary: Comparison of bloom and non-bloom assemblages, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 81: 257-267.
- Gallegos, C.L. & Jordan, T.E., 1997a. Seasonal progression of factors limiting phytoplankton pigment biomass in the Rhode River estuary, Maryland (USA). I. Controls on phytoplankton growth, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 161: 185-198.
- Gallegos, C.L. & Jordan, T.E., 1997b. Seasonal progression of factors limiting phytoplankton pigment biomass in the Rhode River estuary, Maryland (USA). II. Modeling N versus P limitation, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 161: 199-212.
- Gallegos, C.L., Vant, W.N. & Safi, K.A., 1996. Microzooplankton grazing of phytoplankton in Manukau Harbour, N. Z J. *Mar. Freshw. Res.*, 30: 423-434.
- Galvão, H.M., 1990. The role of nanoflagellates in the food web of a brackish water environment (Western Baltic), PhD Thesis, Institut für Meereskunde an der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel, 95p.
- Galvão, H.M. & Fritz, A.T., 1991. Microbial trophodynamics in a salt-marsh, *Mar. Microb. Food Webs*, 5: 13-26.
- Galvão, H., Fritz, A.T. & Schmaljohann, R., 1989. Ingestion of gametes by protists: fate of surplus reproductive energy in the sea, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 51: 215-220.
- Gameiro, C., Cartaxana, P., Cabrita, M.T. & Brotas, V., 2004. Variability in chlorophyll and phytoplankton composition in an estuarine system, *Hydrobiologia*, 525: 1-13.
- Garcés, E., Delgado, M. & Camp, J., 1997. Phased cell division in a natural population of *Dinophysis sacculus* and the *in situ* measurement of potential growth rate, *J. Plankton Res.*, 19: 2067-2077.
- Garcés, E., Delgado, M., Masó, M. & Camp, J., 1998b. Life history and *in situ* growth rates of *Alexandrium taylori* (Dinophyceae, Pyrrophyta), *J. Phycol.*, 34: 880-887.
- Garcés, E., Delgado, M., Masó, M. & Camp, J., 1999b. *In situ* growth rate and distribution of the ichthyotoxic dinoflagellate *Gyrodinium corsicum* Paulmier in an estuarine embayment (Alfacs Bay, NW Mediterranean Sea), *J. Plankton Res.*, 21: 1977-1991.

- Garcés, E., Delgado, M., Vila, M. & Camp, J., 1998a. An *Alexandrium minutum* bloom: *in situ* growth or accumulation? In: Harmful Algae, Eds.: B.Reguera, J.Blanco, M.L.Fernández and T.Wyatt, Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO 1998, 167-170 pp.
- Garcés, E., Masó, M. & Camp, J., 1999a. A recurrent and localized dinoflagellate bloom in a Mediterranean beach, *J. Plankton Res.*, 21: 2373-2391.
- Garcia, V.M.T. & Purdie, D.A., 1992. The influence of irradiance on growth, photosynthesis and respiration of *Gyrodinium cf. aureolum*, *J. Plankton Res.*, 14: 1251-1265.
- Garcia, C.A.E., Purdie, D.A. & Robinson, I.S., 1993. Mapping a bloom of the photosynthetic ciliate *Mesodinium rubrum* in an estuary from airborne thematic mapper data, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 37: 287-298.
- Garrison, D.L., Gowing, M.M., Hughes, M.P., Campbell, L., Caron, D.A., Dennett, M.R., Shalapyonok, A., Olson, R.J., Landry, M.R., Brown, S.L., Liu, H.-B., Azam, F., Steward, G.F., Ducklow, H.W. & Smith, D.C., 2000. Microbial food web structure in the Arabian Sea: a US JGOFS study, *Deep-Sea Res. II*, 47: 1387-1422.
- Garstecki, T. & Wickham, S.A., 2001. Effects of resuspension and mixing on population dynamics and trophic interactions in a model benthic microbial food web, *Aquat. Microb. Ecol.*, 25: 281-292.
- Garza, D.R. & Suttle, C.A., 1995. Large double-stranded DNA viruses which cause the lysis of a marine heterotrophic nanoflagellate (*Bodo* sp.) occur in natural marine viral communities, *Aquat. Microb. Ecol.*, 9: 203-210.
- Gasol, J., 1994. A framework for the assessment of top-down versus bottom-up control of heterotrophic nanoflagellate abundance, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 113: 291-300.
- Gasol, J.M., Comerma, M., Garcia, J.C., Armengol, J., Casamayor, E.O., Kojecka, P. & Simek, K., 2002. A transplant experiment to identify the factors controlling bacterial abundance, activity, production, and community composition in a eutrophic canyon-shaped reservoir, *Limnol. Oceanogr.*, 47: 62-77.
- Gasol, J.M., del Giorgio, P.A. & Duarte, C.M., 1997. Biomass distribution in marine planktonic communities, *Limnol. Oceanogr.*, 42: 1353-1363.
- Gasol, J.M., Doval, M.D., Pinhassi, J., Calderón-Paz, J.I., Guixa-Boixareu, N., Vaqué, D. & Pedrós-Alió, C., 1998. Diel variations in bacterial heterotrophic activity and growth in the northwestern Mediterranean Sea, *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 164: 107-124.
- Gasol, J.M. & Morán, X.A.G., 1999. Effects of filtration on bacterial activity and picoplankton community structure as assessed by flow cytometry, *Aquat. Microb. Ecol.*, 16: 251-264.
- Gasol, J.J. & Vaqué, D., 1993. Lack of coupling between heterotrophic nanoflagellates and bacteria: a general phenomenon across aquatic systems?, *Limnol. Oceanogr.*, 38: 657-665.
- Gasol, J.M., Zweifel, U.L., Peters, F., Fuhrman, J.A. & Hagstrom, A., 1999. Significance of size and nucleic acid content heterogeneity as measured by flow cytometry in natural planktonic bacteria, *Appl. Environ. Microbiol.*, 65: 4475-4483.
- Gaul, W. & Antia, A.N., 2001. Taxon-specific growth and selective microzooplankton grazing of phytoplankton in the Northeast Atlantic, *J. Mar. Syst.*, 30: 241-261.

- Gervais, F., Opitz, D. & Behrendt, H., 1997. Influence of small-scale turbulence and large-scale mixing on phytoplankton primary production, *Hydrobiologia*, 342/343: 95-105.
- Gianesella, S.M.F., Saldanha-Corrêa, F.M.P. & Teixeira, C., 2000. Tidal effects on nutrients and phytoplankton distribution in Bertioga Channel, São Paulo, Brazil, *Aquat. Ecosys. Health Managem.*, 3: 533-544.
- Gieskes, W.W.C. & Kraay, G., 1989. Estimating the carbon-specific growth rate of the major algal species groups in eastern Indonesian waters by ¹⁴C labelling of taxon-specific carotenoids, *Deep-Sea Res.*, 36: 1127-1139.
- Gieskes, W.W.C., Kraay, G.W. & Baars, M.A., 1979. Current ¹⁴C methods for measuring primary production: gross underestimates in oceanic waters, *Neth. J. Sea Res.*, 13: 58-78.
- Gifford, D.J., 1985. Laboratory culture of marine planktonic oligotrichs (Ciliophora, Oligotrichida), *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 23: 257-267.
- Gifford, D.J., 1988. Impact of grazing by the microzooplankton in the Northwest Arm of Halifax Harbour, Nova Scotia, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 47: 249-258.
- Gifford, D.J., 1991. The Protozoan-Metazoan trophic link in pelagic ecosystems, *J. Protozool.*, 38: 81-86.
- Gifford, D.J., 1993. Consumption of protozoa by copepods feeding on natural microplankton assemblages. *In: Handbook of methods in aquatic microbial ecology*, Eds.: P.F. Kemp, B.F. Sherr, E.B. Sherr & J.J. Cole, Lewis Publishers, Boca Raton, 723-729 pp.
- Gifford, D.J. & Caron, D.A., 2000. Sampling, preservation, enumeration and biomass of marine protozooplankton. *In: ICES Zooplankton Methodology Manual*, Eds.: R.P. Harris, P.H. Wiebe, J. Lenz, H.R. Skjoldal and M. Huntley, Academic Press, San Diego, 193-221 pp.
- Gifford, D.J. & Dagg, M.J., 1988. Feeding of the estuarine copepod *Acartia tonsa* Dana: carnivory vs. herbivory in natural microplankton assemblages, *Bull. Mar. Sci.*, 43: 458-468.
- Gifford, D.J. & Dagg, M.J., 1991. The microzooplankton-mesozooplankton link: consumption of planktonic protozoa by the calanoid copepods *Acartia tonsa* Dana and *Neocalanus plumchrus* Murukawa, *Mar Microb Food Webs*, 5: 161-177.
- Gilabert, J., 2001a. Seasonal plankton dynamics in a Mediterranean hypersaline coastal lagoon: the Mar Menor, *J. Plankton Res.*, 23: 207-217.
- Gilabert, J., 2001b. Short-term variability of the planktonic size structure in a Mediterranean coastal lagoon, *J. Plankton Res.*, 23: 219-226.
- Gilmartin, N. & Relevante, M., 1978a. The phytoplankton characteristics of the barrier island lagoons of the Gulf of California, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 7: 29-47.
- Gilron, G.L. & Lynn, D.H., 1989a. Assuming a 50% cell occupancy of the lorica overestimates tintinnine ciliate biomass, *Mar. Biol.*, 103: 413-416.
- Gilron, G.L. & Lynn, D.H., 1989b. Estimates of *in situ* population growth rates of four tintinnine ciliate species near Kingston Harbour, Jamaica, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 29: 1-10.

Gilron, G.L., Lynn, D.H. & Roff, J.C., 1991. The annual cycle of biomass and production of tintinnine ciliates in a tropical neritic region near Kingston, Jamaica, *Mar. Microb. Food Webs*, 5: 95-113.

Gin, K.Y.-H., Lin, X. & Zhang, S., 2000. Dynamics and size structure of phytoplankton in coastal waters of Singapore, *J. Plankton Res.*, 22: 1465-1484.

Glibert, P.M., Conley, D.J., Fisher, T.R., Harding Jr., L.W. & Malone, T.C., 1995. Dynamics of the 1990 winter/spring bloom in Chesapeake Bay, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 122: 27-43.

Glover, H.E., Keller, M.D. & Spinrad, W., 1987. The effects of light quality and intensity on photosynthesis and growth of marine eukaryotic and prokaryotic phytoplankton clones, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 105: 137-159.

Gobler, C.J., Boneillo, G.E., Debenham, C.J. & Caron, D.A., 2004b. Nutrient limitation, organic matter cycling, and plankton dynamics during an *Aureococcus anophagefferens* bloom, *Aquat. Microb. Ecol.*, 35: 31-43.

Gobler, C.J., Deonaraine, S., Leigh-Bell, J., Gastrich, M.D., Anderson, O.R. & Wilhem, S.W., 2004a. Ecology of phytoplankton communities dominated by *Aureococcus anophagefferens*: the role of viruses, nutrients, and microzooplankton grazing, *Harmful Algae*, 3: 471-483.

Gobler, C.J., Hutchins, D.A., Fisher, N.S., Cosper, E.M. & Sanudo-Wilhelmy, S.A., 1997. Release and bioavailability of C, N, P, Se, and Fe following viral lysis of a marine chrysophyte, *Limnol. Oceanogr.*, 42: 1492-1504.

Gobler, C.J., Renaghan, M.J. & Buck, N.J., 2002. Impacts of nutrients and grazing mortality on the abundance of *Aureococcus anophagefferens* during a New York brown tide bloom, *Limnol. Oceanogr.*, 47: 129-141.

Gobler, C.J. & Sanudo-Wilhelmy, S.A., 2001. Effects of organic carbon, organic nitrogen, inorganic nutrients, and iron additions on the growth of phytoplankton and bacteria during a brown tide bloom, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 209: 19-34.

Gocke, K., Hernández, C., Geisenhagen, H. & Hopper, H.-G., 2004. Seasonal variations of bacterial abundance and biomass and their relation to phytoplankton in the hypertrophic tropical lagoon ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia, *J. Plankton Res.*, 26: 1429-1439.

Gocke, K., Hoppe, H.-G. & Bauerfeind, S., 1983. Investigations on the influence of coastal upwelling and polluted rivers on the microflora of the Northeastern Atlantic off Portugal. *Bot. Mar.*, XXVI: 189-199.

Gocke, K. & Lenz, J., 2004. A new "turbulence incubator" for measuring primary production in non-stratified waters, *J. Plankton Res.*, 26: 357-369.

Godhantaraman, N., 2002. Seasonal variations in species composition, abundance, biomass and estimated production rates of tintinnids at tropical estuarine and mangrove waters, Parangipettai, southeast coast of India, *J. Mar. Syst.*, 36: 161-171.

Goericke, R., 1998. Response of phytoplankton community structure and taxon-specific growth rates to seasonally varying physical forcing in the Sargasso Sea off Bermuda, *Limnol. Oceanogr.*, 43: 921-935.

Goericke, R., 2002. Top-down control of phytoplankton biomass and community structure in the monsoonal Arabian Sea, *Limnol. Oceanogr.*, 47: 1307-1323.

- Goericke, R. & Welschmeyer, N.A., 1993. The carotenoid-labeling method: measuring specific rates of carotenoid synthesis in natural phytoplankton communities, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 98: 157-171.
- Gold, K., 1973. Methods for growing tintinnida in continous culture, *Amer. Zoologist*, 13: 203-208.
- Gold, K. & Morales, E.A., 1975. Seasonal changes in lorica size and the species of Tintinnida in the New York Bight, *J. Protozool.*, 22: 520-528.
- Goldman, J.C. & Caron, 1985. Experimental studies on an omnivorous microflagellate: implications for grazing and nutrient regeneration in the marine microbial food chain, *Deep-Sea Res.*, 32: 899-915.
- Goldman, J.C., Caron, D.A. & Dennett, M.R., 1987. Regulation of gross growth efficiency and ammonium regeneration in bacteria by substrate C:N ratio, *Limnol. Oceanogr.*, 32: 1239-1252.
- Goldman, J.C. & Dennett, M.R., 1985. Susceptibility of some marine phytoplankton species to cell breakage during filtration and post-filtration rinsing, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 36: 47-58.
- Goldman, J.C. & Dennett, M.R., 1990. Dynamics of prey selection by an omnivorous flagellate, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 59: 183-194.
- Goldman, J.C. & Dennett, M.R., 1992. Phagotrophy and NH₄⁺ regeneration in a three-member microbial food loop, *J. Plankton Res.*, 14: 649-663.
- Goldman, J.C. & Dennett, M.R. & Gordin, H., 1989. Dynamics of herbivorous grazing by the heterotrophic dinoflagellate *Oxyrrhis marina*, *J. Plankton. Res.*, 11: 391-407.
- Gómez, F. & Gorsky, G., 2003. Annual microplankton cycles in Villefranche Bay, Ligurian Sea, NW Mediterranean, *J. Plankton Res.*, 25: 323-339.
- González, J.M., 1996. Efficient size-selective bacterivory by phagotrophic nanoflagellates in aquatic ecosystems, *Mar. Biol.*, 126: 785-789.
- González, J.M., 1999. Bacterivory rate estimates and fraction of active bacterivores in natural protist assemblages from aquatic systems, *Appl. Environ. Microbiol.*, 65: 1463-1469.
- González, J.M., Sherr, E.B. & Sherr, B.F., 1990. Size-selective grazing on bacteria by natural assemblages of estuarine flagellates and ciliates. *Appl. Environ. Microbiol.*, 56: 583-589.
- González, J.M. & Suttle, C.A., 1993. Grazing by marine nanoflagellates on viruses and viral-sized particles: ingestion and digestion, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 94: 1-10.
- González, J.M., Torrétón, J.-P., Dufour, P. & Sharpy, L., 1998. Temporal and spatial dynamics of the pelagic microbial food web in an atoll lagoon, *Aquat. Microb. Ecol.*, 16: 53-64.
- Goosen, N.K., van Rijswijk, P., Kromkamp, J. & Peene, J., 1997. Regulation of annual variation in heterotrophic bacterial production in the Schelde estuary (SW Netherlands), *Aquat. Microb. Ecol.*, 12: 223-232.
- Goosen, N.K., Kromkamp, J., Peene, J., van Rijswijk & van Breugel, P., 1999. Bacterial and phytoplankton production in the maximum turbidity zone of three European estuaries: the Elbe, Westerchelde and Gironde, *J. Mar. Systems*, 22: 151-171.

- Goulder, R., 1976. Relationships between suspended solids and standing crops and activities of bacteria in an estuary during a neap-spring tidal cycle, *Oecologia*, 24: 83-90.
- Granéli, E., Olsson, P., Carlsson, P., Granéli, W. & Nylander, C., 1993. Weak "top-down" control of dinoflagellate growth in the coastal Skagerrak, *J. Plankton Res.*, 15: 213-237.
- Granéli, E. & Turner, J.T., 2002. Top-down regulation in ctenophore-copepod-ciliate-diatom-phytoflagellate communities in coastal waters: a mesocosm study, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 239: 57-68.
- Grasshoff, K., Ehrhardt, M. & Kremling, K., 1983. *Methods of seawater analysis*, Verlag Chemie, 419 p.
- Graziano, C., 1989. On the ecology of tintinnids (Ciliophora: Oligotrichida) in the North Irish Sea, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 29: 233-245.
- Grey, J., Laybourn-Parry, J., Leakey, R.J.G. & McMinn, A., 1997. Temporal patterns of protozooplankton and their food in Ellis Fjord, Princess Elizabeth Land, Eastern Antarctica, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 45: 17-25.
- Griffith, P. Shiah, F., Gloersen, K., Ducklow, H. & Fletcher, M., 1994. Activity and distribution of attached bacteria in Chesapeake Bay, *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 108: 1-10.
- Grobbelaar, J.U., 1990. Modelling phytoplankton productivity in turbid waters with small euphotic to mixing depth ratios, *J. Plankton Res.*, 12: 923-931.
- Guillard, R.R.L. & Kilham, P., 1977. The ecology of marine planktonic diatoms. *In: The Biology of Diatoms*, Ed.: D. Werner, Blackwell Scientific Publications, 372-469 pp.
- Guillou, L., Eikrem, W., Chrétiennot-Dinet, M.-J., Le Gall, F., Massana, R., Romari, K., Pedrós-Alió, C. & Vaultot, D., 2004. Diversity of picoplanktonic prasinophytes assessed by direct nuclear SSU rDNA sequencing of environmental samples and novel isolates retrieved from oceanic and coastal marine ecosystems, *Protist*, 155: 193-214.
- Guixa-Boixereu, N., Lysnes, K. & Pedrós-Alió, C., 1999. Viral lysis and bacterivory during a phytoplankton bloom in a coastal water microcosm, *Appl. Environ. Microbiol.*, 65: 1949-1958.
- Gundersen, K., Bratbak, G. & Heldal, M., 1996. Factors influencing the loss of bacteria in preserved seawater samples, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 137: 305-310.
- Gustafson, D.E., Stoecker, D.K., Johnson, M.D., Heukelem, F. & Sneider, K., 2000. Cryptophyte algae organelles are robbed by the marine ciliate *Mesodinium rubrum*, *Nature*, 405: 1049-1052.
- Haas, L.W., 1982. Improved epifluorescence microscopy for observing planktonic microorganisms, *Ann. Inst. Océanogr.*, 58 (S): 261-266.
- Haas, L.W., Hastings, S.J. & Webb, K.L., 1981. Phytoplankton response to a stratification-mixing cycle in the York River Estuary during late summer. *In: Estuaries and nutrients*, Eds.: B.J. Neilson and L.E. Cronin, Humana Press, New Jersey, 619-636 pp.
- Haas, L.W. & Webb, K.L., 1979. Nutritional mode of several microflagellates from the York River estuary, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 39: 125-134.

- Hagstrom, A., Azam, F., Andersson, A., Wikner, J. & Rassoulzadegan, F., 1988. Microbial loop in a oligotrophic pelagic marine ecosystem: possible role of cyanobacteria and nanoflagellates in the organic fluxes, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 49: 171-178.
- Hagstrom, A. & Larsson, U., 1984. Diel and seasonal variation in growth rates of pelagic bacteria. *In: Heterotrophic Activity in the Sea*, Eds.: J.E. Hobbie and P.J. le B. Williams, Plenum Press, New York, 249-262 pp.
- Hagstrom, A., Larsson, U., Horsted, P. & Normark, S. 1979. Frequency of dividing cells, a new approach to the determination of bacterial growth rates in aquatic environments, *Appl. Environ. Microbiol.*, 37: 805-812.
- Hagstrom, A., Pinhassi, J. & Zweifel, U.L., 2000. Biogeographical diversity among marine bacterioplankton, *Aquat. Microb. Ecol.*, 21: 231-244.
- Hahn, M. & Hofle, M., 2001. Grazing of protozoa and its effects on populations of aquatic bacteria, *FEMS Microb. Ecol.*, 35: 113-121.
- Haigh, R. & Taylor, F.J.R., 1991. Mosaicism of microplankton communities in the northern Strait of Georgia, British Columbia, *Mar. Biol.*, 110: 301-314.
- Haigh, R., Taylor, F.J.R. & Sutherland, T.F., 1992. Phytoplankton ecology of Sechart Inlet, a fjord system on the British Columbia coast. I. General features of the nano- and microplankton, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 89: 117-134.
- Hall, J.A., James, M.R. & Bradford-Grieve, J.M., 1999. Structure and dynamics of the pelagic microbial food web of the Subtropical Convergence region east of New Zealand, *Aquat. Microb. Ecol.*, 20: 95-105.
- Hall, J.A. & Vincent, W.F., 1990. Vertical and horizontal structure in the picoplankton communities of a coastal upwelling system, *Mar. Biol.*, 106: 465-471.
- Hallegraeff, G.M., 1981. Seasonal study of phytoplankton pigments and species at a coastal station off Sydney: importance of diatoms and the nanoplankton, *Mar. Biol.*, 61: 107-118.
- Hallegraeff, G.H., 1993. A review of harmful algal blooms and their apparent global increase, *Phycologia*, 32: 79-99.
- Hallegraeff, G.M., Anderson, D.M. & Cembella, A.D. (Eds.), 1995. Manual on harmful marine microalgae, IOC Manual and Guides, UNESCO n° 33, 551p.
- Hamasaki, K., Satoh, F., Kikuchi, T., Toda, T. & Taguchi, S., 1999. Biomass and production of cyanobacteria in a coastal water of Sagami Bay, Japan, *J. Plankton Res.*, 21: 1583-1591.
- Han, M.-S. & Furuya, K., 2000. Size and species-specific primary productivity and community structure of phytoplankton in Tokyo bay, *J. Plankton Res.*, 22: 1221-1235.
- Han, M.-S., Furuya, K. & Nemoto, T., 1992. Species-specific productivity of *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae) in the inner part of Tokyo Bay, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 79: 267-273.
- Hannah, F.J. & Boney, A.D., 1983. Nanophytoplankton in the Firth of Clyde, Scotland: seasonal abundance, carbon fixation and species composition, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 67: 105-147.
- Hansen, P.J., 1989. The red tide dinoflagellate *Alexandrium tamarense*: effects on behavior and growth of a tintinnid ciliate, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 53: 105-116.

Hansen, P.J., 1991a. *Dinophysis* - a planktonic dinoflagellate genus which can act both as a prey and a predator of a ciliate, Mar. Ecol. Prog. Ser., 69: 201-204.

Hansen, P.J., 1991b. Quantitative importance and trophic role of heterotrophic dinoflagellates in a coastal pelagic food web, Mar. Ecol. Prog. Ser., 73: 253-261.

Hansen, P.J., 1992. Prey size selection, feeding rates and growth dynamics of heterotrophic dinoflagellates with special emphasis on *Gyrodinium spirale*, Mar. Biol., 114: 327-334.

Hansen, P.J., 1995. Growth and grazing response of a ciliate feeding on the red tide dinoflagellate *Gyrodinium aureolum* in monoculture and in mixture with a non-toxic alga, Mar. Ecol. Prog. Ser., 121: 65-72.

Hansen, P.J. & Calado, A.J., 1999. Phagotrophic mechanisms and prey selection in free-living dinoflagellates, J. Eukaryot. Microbiol., 46: 382-389.

Hansen, P.J., Cembella, A.D. & Moestrup, O. (1992). The marine dinoflagellate *Alexandrium ostenfeldii*: paralytic shellfish toxin concentration, composition, and toxicity to a tintinnid ciliate, J. Phycol., 28: 597-603.

Hansen, B., Hansen, P.J. & Bjornsen, P.K., 1994. The size ratio between planktonic predators and their prey, Limnol. Oceanogr., 39: 395-403.

Hansen, P.J. & Nielsen, T.G., 1997. Mixotrophic feeding of *Fragilidium subglobosum* (Dinophyceae) on three species of *Ceratium*: effects of prey concentration, prey species and light intensity, Mar. Ecol. Prog. Ser., 147: 187-196.

Hansen, P.J., Nielsen, P.K. & Hansen, B.W., 1997. Zooplankton grazing and growth: Scaling within the 2-2,000 μm body size range, Limnol. Oceanogr., 42: 687-704.

Hansen, B.W., Nielsen, T.G. & Levinsen, H., 1999. Plankton community structure and carbon cycling on the western coast of Greenland during the stratified summer situation. III. Mesozooplankton, Aquat. Microb. Ecol., 16: 233-249.

Hansen, P.J., Witte, H.J. & Passarge, J., 1996. Grazing in the heterotrophic dinoflagellate *Oxyrrhis marina*: size selectivity and preference for calcified *Emiliana huxleyi* cells, Mar. Ecol. Prog. Ser., 10: 307-313.

Hanson, R.B., Alvarez-Ossorio, M.T., Cal, R., Campos, M.J., Roman, M., Santiago, G., Varela, M. & Yoder, J.A., 1986. Plankton response following a spring upwelling event in the Ria de Arosa, Spain, Mar. Ecol. Prog. Ser., 32: 101-113.

Hardgraves, P.E., 1981. Seasonal variations of tintinnids (Ciliophora: Oligotrichida) in Narragansett Bay, Rhode Island, U.S.A., J. Plankton Res., 3: 81-91.

Harding Jr., L.W., Malone, M.E. & Perry, E.S., 2002. Toward a predictive understanding of primary productivity in a temperate, partially stratified estuary, Est. Coast. Shelf Sci., 55: 437-463.

Harding Jr., L.W., Meeson, B.W. & Fisher Jr., T.R., 1986. Phytoplankton production in two east coast estuaries: photosynthesis-light functions and patterns of carbon assimilation in Chesapeake and Delaware Bays, Est. Coast. Shelf Sci., 23: 773-806.

- Harris, G.P., 1980. Temporal and spatial scales in phytoplankton ecology. Mechanisms, methods, models, and management, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 877-900.
- Harris, G.P., 1986. *Phytoplankton Ecology. Structure, function, and fluctuation*, Chapman and Hall, London, 384 p.
- Harris, G.P., Gant, G.G. & Thomas, D.P., 1987. Productivity, growth rates and cell size distributions of phytoplankton in the SW Tasman Sea: implications for carbon metabolisms in the photic zone, *J. Plankton Res.*, 9: 1003-1030.
- Hasle, G.R., 1978. The inverted-microscope method. *In: Phytoplankton Manual*, Ed.: A. Sournia, Monographs on Oceanographic Methodology, UNESCO, 88-98 pp.
- Hasle, G.R., Lange, C.B. & Syvertsen, E.E., 1996. A review of *Pseudo-nitzschia*, with special reference to the Skagerrak, North Atlantic, and adjacent waters, *Helgolander Meeresunters*, 50: 131-175.
- Hasle, G.R. & Syvertsen, E.E., 1997. Marine diatoms. *In: Identifying marine phytoplankton*, Ed.: C.R. Tomas, Academic Press, Harcourt Brace & Company, San Diego, 5-386 pp.
- Havskum, H. & Hansen, A.S., 1997. Importance of pigmented and colourless nano-sized protists as grazers on nanoplankton in a phosphate-depleted Norwegian fjord and in enclosures, *Aquat. Microb. Ecol.*, 12: 139-151.
- Havskum, H. & Riemann, B., 1996. Ecological importance of bacterivorous, pigmented flagellates (mixotrophs) in the Bay of Aarhus, Denmark, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 137: 251-263.
- Hedges, J.J., 1992. Global biogeochemical cycles: progress and problems, *Mar. Chem.*, 39: 67-93.
- Hedin, H., 1975. On the ecology of tintinnids on the Swedish West coast, *Zoon*, 3: 125-140.
- Hegseth, E.N. & Sakshaug, E., 1983. Seasonal variation in light- and temperature-dependent growth of marine diatoms in in situ dialysis cultures in the Trondheimsfjord, Norway (63°N), *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 67: 199-220.
- Heinbokel, J.F., 1978a. Studies on the functional role of tintinnids in the southern California Bight. I. Grazing and growth rates in laboratory cultures, *Mar. Biol.*, 47: 177-189.
- Heinbokel, J.F., 1978b. Studies on the functional role of tintinnids in the southern California Bight. II. Grazing rates of field populations, *Mar. Biol.*, 47: 191-197.
- Heinbokel, J.F., 1988. Reproductive rates and periodicities of oceanic tintinnine ciliates, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 47: 239-248.
- Heinbokel, J.F. & Beers, J.R., 1979. Studies on the functional role of tintinnids in the southern California Bight III. Grazing impact on natural assemblages, *Mar. Biol.*, 52: 23-32.
- Heil, C.A., Glibert, P.M., Al-Sharawi, M.A., Faraj, M., Behbehani, M. & Husain, M., 2001. First record of a fish-killing *Gymnodinium* sp. bloom in Kuwait Bay, Arabian Sea: chronology and potential causes, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 214: 15-23.
- Heinänen, A., 1992. Bacterioplankton in a subarctic estuary: the Gulf of Bothnia (Baltic Sea), *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 86: 123-131.

- Heissenberger, A., Leppard, G.G. & Herdl, G.J., 1996. Relationship between the intracellular integrity and the morphology of the capsular envelope in attached and free-living bacteria, *Appl. Environ. Microbiol.*, 62: 4521-4528.
- Herbing, I.H. von & Gallager, S.M., 2000. Foraging behavior in early Atlantic cod larvae (*Gadus morhua*) feeding on a protozoan (*Balanion* sp.) and a copepod nauplius (*Pseudodiaptomus* sp.), *Mar. Biol.*, 136: 591-602.
- Herndl, G.J., Kaltenbock, E. & Muller-Nicklas, G., 1993a. Dialysis bag incubation as a nonradiolabeling technique to estimate bacterioplankton production *in situ*. In: Handbook of methods in aquatic microbial ecology, Eds.: P.F. Kemp, B.F. Sherr, E.B. Sherr and J.J. Cole, Boca Raton, Lewis Publishers, 553-556 pp.
- Herndl, G.J. & Malacic, M., 1987. Impact of the pycnocline layer on bacterioplankton: diel and spatial variations in microbial parameters in the stratified water column of the Gulf of Trieste (Northern Adriatic Sea), *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 38: 295-303.
- Herndl, G.J., Muller-Niklas, G. & Frick, J., 1993b. Major role of ultraviolet-B in controlling bacterioplankton growth in the surface layer of the ocean, *Nature*, 361: 717-719.
- Herrera-Silveira, J.A., 1998. Nutrient-phytoplankton production relationships in a groundwater-influenced tropical lagoon, *Aquat. Ecosys. Health and Manage.*, 1: 373-385.
- Herrera-Silveira, J.A., Ramírez, J. & Zaldivar, A., 1998. Overview and characterization of the hydrology and primary producer communities os selected coastal lagoons of Yucatán, México, *Aquat. Ecosys. Health and Manage.*, 1: 352-372.
- Hessen, D.O., Delange, H.J. & Vandonk, E., 1997. UV-induced changes in phytoplankton cells and its effects on grazers, *Freshw. Biol.*, 38: 513-524.
- Hillebrand, H., Durselen, C.-D., Kirschtel, D., Pollinger, U. & Zohary, T., 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae, *J. Phycol.*, 35: 403-424.
- Hitchcock, G.L., 1980. Influence of temperature on the growth rate of *Skeletonema costatum* in response to variations in daily light intensity, *Mar. Biol.*, 57: 261-269.
- Hobbie, J.E., Daley, R.J. & Jaspar, S., 1977. Use of Nucleopore filters for counting bacteria by epifluorescence microscopy. *Appl. Environ. Microbiol.*, 33: 1225-1228.
- Hoch, M.P. & Kirchman, D., 1993. Seasonal and inter-annual variability in bacterial production and biomass in a temperate estuary, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 98: 283-295.
- Hollibaugh, J.T., Fuhrman, J.A. & Azam, F., 1980. A technique to radioactively label natural assemblages of bacterioplankton for use in trophic studies, *Limnol. Oceanogr.*, 25: 172-181.
- Holligan, P.M. & Harbour, D.S., 1977. The vertical distribution and succession of phytoplankton in the western english channel in 1975 and 1976, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 57: 1075-1093.
- Holligan, P.M., Maddock, L. & Dodge, J.D., 1980. The distribtuion of dinoflagellates around the british isles in July 1977: a multivariate analysis, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 60: 851-867.
- Holmes, R.W., 1970. The Secchi disk in turbid waters, *Limnol. Oceanogr.*, 15: 688-694.
- Hood, R.R., Neuer, S. & Cowles, T.J., 1992. Autotrophic production, biomass and species composition at two stations across an upwelling front, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 83: 221-232.

- Hopkinson Jr., C.S., 1988. Patterns of organic carbon exchange between coastal ecosystems. the mass balance approach in salt marsh ecosystems. *In: Coastal-Offshore ecosystem interactions*, Ed.: B.-O.Jansson, Springer-Verlag, Berlin, 122-154 pp.
- Hopkinson Jr., C.S., Giblin, A.E., Garritt, R.H., Tucker, J. & Hullar, A.J., 1998. Influence of the benthos on growth of planktonic estuarine bacteria, *Aquat. Microb. Ecol.*, 16: 109-118.
- Hoppe, H.G., Giesenhausen, H.C. & Gocke, K., 1998. Changing patterns of bacterial substrate decomposition in a eutrophical gradient, *Aquat. Microb. Ecol.*, 15: 1-13.
- Hoppe, H.G., Gocke, K. & Alcântara, F., 1996. Shifts between autotrophic and heterotrophic processes in a tidal lagoon (Ria de Aveiro, Portugal), *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.*, 48: 39-52.
- Huntley, M.E. & Lopez, M.D.G., 1992. Temperature-dependent production of marine copepods: a global synthesis, *Am. Nat.*, 140: 201-242.
- Hutchins, D.A. & Bruland, K.W., 1994. Grazer-mediated regeneration and assimilation of Fe, Zn and Mn from planktonic prey, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 110: 259-269.
- Hutchins, D.A., Witter, A.E., Butler, A. & Luther III, G.W., 1999. Competition among marine phytoplankton for different chelated iron species, *Nature*, 400: 858-861.
- Hyun, J.-H., Choi, J.K., Chung, K.H., Yang, E.-J. & Kim, M.-K., 1999. Tidally induced changes in bacterial growth and viability in the macrotidal Han River estuary, Yellow Sea, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 48: 143-153.
- Ibanez, F. & Rassoulzadegan, F., 1977. A study of the relationships between pelagic ciliates (Oligotrichina) and planktonic nanoflagellates of the neritic ecosystem of the Bay of Villefranche-sur-Mer. Analysis of chronological series, *Ann. Inst. Oceanogr.*, 53: 17-30.
- Igniatides, L., Psarra, S., Zervakis, V., Pagou, K., souvermezoglou, E., Assimakopoulou, G. & Gotsis-Skretas, O., 2002. Phytoplankton size-based dynamics in the Aegean Sea (Eastern Mediterranean), *J. Mar. Syst.*, 36: 11-28.
- Instituto Hidrográfico, 1990. Tabela de marés 1991, vol I, Ministério da Defesa Nacional, Lisboa-Portugal.
- Instituto Hidrográfico, 1991. Tabela de marés 1992, vol I, Ministério da Defesa Nacional, Lisboa-Portugal.
- Instituto Hidrográfico, 1992. Tabela de marés 1993, vol I, Ministério da Defesa Nacional, Lisboa-Portugal.
- Instituto Nacional de Meteorologia e Geofísica, 1991a. Boletim Meteorológico diário, nºs. 16658-16959
- Instituto Nacional de Meteorologia e Geofísica, 1991b. O clima de Portugal. Fascículo XLIX, volume 4 - 4ª Região: Normais climatológicas da região de "Alentejo e Algarve", correspondentes a 1951-1980, Lisboa, p.
- Instituto Nacional de Meteorologia e Geofísica, 1992. Boletim Meteorológico diário, nºs. 16960-17325

Instituto Nacional de Meteorologia e Geofísica, 1993. Boletim Meteorológico diário, n^{os}. 17326-17347

Iriarte, A., 1993. Size-fractionated chlorophyll a biomass and picophytoplankton cell density along a longitudinal axis of a temperate estuary (Southampton Water), *J. Plankton Res.*, 15: 485-500.

Iriarte, J.L. & González, H.E., 2004. Phytoplankton size structure during and after the 1997/98 El Niño in a coastal upwelling area of the northern Humboldt current system, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 269: 83-90.

Iriarte, A., Madariaga, I., Revilla, M. & Sarobe, A., 2003. Short-term variability in microbial food web dynamics in a shallow tidal estuary, *Aquat. Microb. Ecol.*, 31: 145-161.

Iriarte, A. & Purdie, D.A., 1993. Distribution of chroococcoid cyanobacteria and size-fractionated chlorophyll a biomass in the central and southern North Sea waters during June/July 1989, *Netherlands J. Sea Res.*, 31: 53-56.

Iriarte, A. & Purdie, D.A., 1994. Size distribution of chlorophyll a, biomass and primary production in a temperate estuary (Southampton Water): the contribution of photosynthetic picoplankton, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 115: 283-297.

Iriarte, A. & Purdie, D.A., 2004. Factors controlling the timing of major spring bloom events in an UK south coast estuary, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 61: 679-690.

Irigoiien, X. & Castel, J., 1997. Light limitation and distribution of chlorophyll pigments in a highly turbid estuary: the Gironde (SW France), *Est. Coast. Shelf Sci.*, 44: 507-517.

Irigoiien, X., Flynn, H.J. & Harris, R.P., 2005. Phytoplankton blooms: a "loophole" in microzooplankton grazing impact?, *J. Plankton Res.*, 27: 313-321.

Irigoiien, X., Harris, R.P., Verheye, H.M., Joly, P., Runge, J., Starr, M., Pond, D., Campbell, R., Shreeve, R., Ward, P., Smith, A.N., Dam, H.G., Peterson, W., Tirelli, V., Koski, M., Smith, T., Harbour, D. & Davidson, R., 2002. Copepod hatching success in marine ecosystems with high diatom concentrations, *Nature*, 419: 387-389.

Irigoiien, X., Huisman, J. & Harris, R.P., 2004. Global biodiversity patterns of marine phytoplankton and zooplankton, *Nature*, 429: 863-867.

Ishizaka, J., Takahashi, M. & Ichimura, S., 1986. Changes in the growth rate of phytoplankton in local upwelling around the Izu Peninsula, Japan, *J. Plankton Res.*, 8: 169-181.

Jacobson, D.M. & Anderson, D.M., 1986. Thecate heterotrophic dinoflagellates: feeding behavior and mechanisms, *J. Phycol.*, 22: 258-258.

Jacobson, D.M. & Anderson, D.M., 1993. Growth and grazing rates of *Protoperidinium hirobis* Abé, a thecate heterotrophic dinoflagellate, *J. Plankton Res.*, 15: 723-736.

Jacobson, D.M. & Anderson, D.M., 1996. Widespread phagocytosis of ciliates and other protists by marine mixotrophic and heterotrophic thecate dinoflagellates, *J. Phycol.*, 32: 279-285.

Jacquet, S., Havskum, H., Thingstad, T.F. & Vault, D., 2002. Effects of inorganic nutrient addition on a coastal microbial community (Isefjord, Denmark), *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 228: 3-14.

Jacquet, S., Lennon, J.-F., Marie, D. & Vault, D., 1998. Picoplankton population dynamics in coastal waters of the northwestern Mediterranean Sea, *Limnol. Oceanogr.*, 43: 1916-1931.

Jacquet, S., Partensky, F., Lennon, J.-F. & Vaultot, D., 2001. Diel patterns of growth and division in marine picoplankton in culture, *J. Phycol.*, 37: 357-369.

Jakobsen, H.H. & Hansen, P.J., 1997. Prey selection, grazing and growth responses of the small heterotrophic dinoflagellate *Gymnodinium* sp. and the ciliate *Balanion comatum* - a comparative study, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 158: 75-86.

Jakobsen, H.H., Hyatt, C. & Buskey, E.J., 2001. Growth and grazing on the "Texas brown tide" alga *Aureoumbra lagunensis* by the tintinnid *Amphorides quadrilineata*, *Aquat. Microb. Ecol.*, 23: 245-252.

Jeffrey, S.W. & Welschmeyer, N.A., 1997. Appendix F: Spectrophotometric and fluorimetric equations in common use in oceanography. *In: Phytoplankton pigments in oceanography: guidelines to modern methods.* Eds.: S.W. Jeffrey, R.F.C. Mantoura and S.W. Wright, UNESCO Publishing, Paris, 597-615 pp.

Jeong, H.J., 1999. The ecological roles of heterotrophic dinoflagellates in marine planktonic community, *J. Euk. Microbiol.*, 46: 390-396.

Jerome, C.A., Montagnes, D.J.S. & Taylor, F.J.R., 1993. The effect of the quantitative protargol stain and lugol's and bouin's fixatives on cell size: a more accurate estimate of ciliate species biomass, *J. Euk. Microbiol.*, 40: 254-259.

Jiao, N., Yang, Y., Koshikawa, H. & Watanabe, M., 2002. Influence of hydrographic conditions on picophytoplankton distribution in the East China Sea, *Aquat. Microb. Ecol.*, 30: 37-48.

Jochem, F.J., 1988. On the distribution and importance of picocyanobacteria in a boreal inshore area (Kiel Bight, Western Baltic), *J. Plankton Res.*, 10: 1009-1022.

Jochem, F.J., 1989. Distribution and importance of autotrophic ultraplankton in a boreal inshore area (Kiel Bight, Western Baltic), *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 53: 153-168.

Jochem, F.J., 1990. On the seasonal occurrence of autotrophic naked nanoflagellates in Kiel Bight, Western Baltic, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 31: 189-202.

Johansson, M., Gorokhova, E. & Larsson, U., 2004. Annual variability in ciliate community structure, potential prey and predators in the open northern Baltic Sea proper, *J. Plankton Res.*, 26: 67-80.

Johnson, P.W. & Sieburth, J.M., 1979. Chroococcoid cyanobacteria in the sea: a ubiquitous and diverse phototrophic biomass, *Limnol. Oceanogr.*, 24: 928-935.

Johnson, M.D. & Stoecker, D.K., 2005. Role of feeding in growth and photophysiology of *Myrionecta rubra*, *Aquat. Microb. Ecol.*, 39: 303-312.

Joint, I.R., 1986. Physiological ecology of picoplankton in various oceanographic provinces. *In: Photosynthetic Picoplankton*, Eds.: T. Platt and W.K.W. Li, *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, 214: 287-309.

Joint, I., Groom, S.B., Wollast, R., Chou, L., Tilstone, G.H., Figueiras, F.G., Loijens, M. & Smyth, T.J., 2002. The response of phytoplankton production to periodic upwelling and relaxation events at the Iberian shelf break: estimates by the ¹⁴C method and by satellite remote sensing, *J. Mar. Syst.*, 32: 219-238.

Joint, I., Inall, M., Torres, R., Figueiras, F.G., Álvarez-Salgado, X.A., Rees, A.P. & Woodward, E.M.S., 2001a. Two lagrangian experiments in the Iberian upwelling system: tracking an upwelling event and an off-shore filament, *Prog. Oceanogr.*, 51: 221-248.

Joint, I.R., Owens, N.J.P. & Pomroy, A.J., 1986. Seasonal production of photosynthetic picoplankton and nanoplankton in the Celtic Sea, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 28: 251-258.

Joint, I.R. & Pomroy, A.J., 1981. Primary production in a turbid estuary, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 13: 303-316.

Joint, I.R. & Pomroy, A.J., 1986. Photosynthetic characteristics of nanoplankton and picoplankton from the surface mixed layer, *Mar. Biol.*, 92: 465-474.

Joint, I.R. & Pomroy, A.J., 1987. Activity of heterotrophic bacteria in the euphotic zone of the Celtic Sea, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 41: 155-165.

Joint, I., Rees, A.P. & Woodward, E.M.S., 2001b. Primary production and nutrient assimilation in the Iberian upwelling in August 1998, *Prog. Oceanogr.*, 51: 303-320.

Joint, I., Wollast, R., Chou, L., Batten, S., Elskens, M., Edwards, E., Hirst, A., Burkill, P., Groom, S., Gibb, S., Miller, A., Hydes, D., Dehairs, F., Antia, A., Barlow, R., Rees, A., Pomroy, A., Brockmann, U., Cummnings, D., Lampitt, R., Loijens, M., Mantoura, F., Miller, P., Raabe, T., Alvarez-Salgado, X., Stelfox, C. & Woolfenden, J., 2001c. Pelagic production at the Celtic sea shelf break, *Deep-Sea Res. II*, 48: 3049-3081.

Jonas, R.B. & Tuttle, J.H., 1990. Bacterioplankton and organic carbon dynamics in the lower mesohaline Chesapeake Bay, *Appl. Environ. Microbiol.*, 56: 747-757.

Jones, S.E., Ditner, A., Freeman, C., Whitaker, C.J. & Lock, M.A., 1989. Comparison of a new inorganic membrane filter (Anapore) with a track-etched polycarbonate membrane filter (Nucleopore) for direct counting of bacteria, *Appl. Environ. Microbiol.*, 55: 529-530.

Jones, K.J. & Gowen, R.J., 1990. Influence of stratification and irradiance regime on summer phytoplankton composition in coastal and shelf seas of the British Isles, *Est. Coastal Shelf Sci.*, 30: 557-567.

Jonsson, P.R., 1986. Particle size selection, feeding rates and growth dynamics of marine planktonic oligotrichous ciliates (Ciliophora: Oligotrichina), *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 33: 265-277.

Jonsson, P.R., 1994. Tidal rhythm of cyst formation in the rock pool ciliate *Strombidium oculatum* Gruber (Ciliophora, Oligotrichida): a description of the functional biology and an analyses of the tidal synchronization of encystement, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 175: 77-103.

Jonsson, P.R. & Tiselius, P., 1990. Feeding behaviour, prey detection and capture efficiency of the copepod *Acartia tonsa* feeding on planktonic ciliates, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 60: 35-44.

Joordens, J.C.A., Souza, A.J. & Visser, A., 2001. The influence of tidal straining and wind on suspended matter and phytoplankton distribution in the Rhine outflow region, *Cont. Shelf Res.*, 21: 301-325.

Jones, K.J. & Gowen, R.J., 1990. Influence of stratification and irradiance regime on summer phytoplankton composition in coastal and shelf seas of the British Isles, *Est. Coastal Shelf Sci.*, 30: 557-567.

- Jordana, E., Grémare, A., Lantoine, F., Courties, C., Charles, F., Amouroux, J.M. & Vétion, G., 2001. Seasonal changes in the grazing of coastal picoplankton by the suspension-feeding polychaete *Ditrupa arietina* (O.F.Muller), *J. Sea Res.*, 46: 245-259.
- Jorgensen, C.B., 1981. Mortality, growth, and grazing impact of a cohort of bivalve larvae, *Mytilus edulis* L., *Ophelia*, 20: 185-192.
- Jorgensen, N.O.G., Kroer, N. & Coffin, R.B., 1994. Utilization of dissolved nitrogen by heterotrophic bacterioplankton: effect of substrate C/N ratio, *Appl. Environ. Microbiol.*, 60: 4124-4133.
- Juhl, A.R. & Murrell, M.C., 2005. Interactions between nutrients, phytoplankton growth, and microzooplankton grazing in a Gulf of Mexico estuary, *Aquat. Microb. Ecol.*, 38: 147-156.
- Jumars, P.A., Penry, D.L., Baross, J.A., Perry, M.J. & Frost, B.W., 1989. Closing the microbial loop: dissolved carbon pathway to heterotrophic bacteria from incomplete ingestion, digestion and adsorption in animals. *Deep-Sea Res.*, 36: 483-495.
- Jurgens, K., Pernthaler, J., Schalla, S. & Amann, R., 1999. Morphological and compositional changes in a planktonic bacterial community in response to enhanced protozoan grazing, *Appl. Environ. Microbiol.*, 65: 1241-1250.
- Jurgens, K., Wickham, S.A., Rothaupt, K.O. & Santer, B., 1996. Feeding rates of macro- and microzooplankton on heterotrophic nanoflagellates, *Limnol. Oceanogr.*, 41: 1833-1839.
- Kain, J. & Fogg, G.E., 1958. Studies on the growth of marine phytoplankton. I. *Asterionella japonica* Gran, *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 37: 397-413.
- Kamiyama, T., 1994. The impact of grazing by microzooplankton in northern Hiroshima Bay, the Seto Inland Sea, Japan, *Mar. Biol.*, 119: 77-88.
- Kamiyama, T., 1997. Growth and grazing responses of tintinnid ciliates feeding on the toxic dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama*, *Mar. Biol.*, 128: 509-515.
- Kamiyama, T. & Matsuyama, Y., 2005. Temporal changes in the ciliate assemblage and consecutive estimates of their grazing effect during the course of a *Heterocapsa circularisquama* bloom, *J. Plankton Res.*, 27: 303-311.
- Kamiyama, T. & Tsujino, M., 1996. Seasonal variation in the species composition of tintinnid ciliates in Hiroshima Bay, the Seto Inland Sea of Japan, *J. Plankton Res.*, 18: 2313-2327.
- Kana, T.M. & Glibert, P.M., 1987. Effect of irradiances up to 2000 $\mu\text{Em}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ on marine *Synechococcus* WHH7803. I. Growth, pigmentation, and cell composition, *Deep-Sea Res.* 34: 479-495.
- Karlson, B. & Nilsson, P., 1991. Seasonal distribution of picoplanktonic cyanobacteria of *Synechococcus* type in the Eastern Skagerrak, *Ophelia*, 34: 171-179.
- Karner, M. & Fuhrman, J.A., 1997. Determination of active marine bacterioplankton: a comparison of universal 16S rRNA probes, autoradiography, and nucleoid staining, *Appl. Environ. Microbiol.*, 63: 1208-1213.
- Katechakis, A., Stibor, H., Sommer, U. & Hansen, T., 2002. Changes in the phytoplankton community and microbial food web of Blanes Bay (Catalan Sea, NW Mediterranean) under

prolonged grazing pressure by doliolids (Tunicata), cladocerans or copepods (Crustacea), *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 234: 55-69.

Kawaguchi, T., Lewitus, A.J., Aelion, C.M. & McKellar, H.N., 1997. Can urbanization limit iron availability to estuarine algae?, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 213: 53-69.

Kemp, P.F., 1987. Potential impact on bacteria of grazing by a macrofaunal deposit-feeder, and the fate of bacterial production, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 36: 151-161.

Kifle, D. & Purdie, D.A., 1993. The seasonal abundance of the phototrophic ciliate *Mesodinium rubrum* in Southampton Water, England, *J. Plankton Res.*, 15: 823-833.

Kilham, P. & Kilham, S.S., 1980. The evolutionary ecology of phytoplankton. *In: The Physiological ecology of phytoplankton*, Ed.: I. Morris, Blackwell Scientific Press, 571-597 pp.

Kim, Y.-O. & Taniguchi, A., 1997. Seasonal variation of excystment pattern of the planktonic oligotrich ciliate *Strombidium conicum*, *Mar. Biol.*, 128: 207-212.

Kiorboe, T., 1993. Turbulence, phytoplankton cell size and the structure of pelagic food webs, *Adv. Mar. Biol.*, 29: 1-72.

Kiorboe, T., Mohlenberg, F. & Riisgard, H.U., 1985. *In situ* feeding rates of planktonic copepods - a comparison of 4 methods, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 88: 67-81.

Kirchman, D., 2000. Uptake and regeneration of inorganic nutrients by marine heterotrophic bacteria. *In: D.L. Kirchman, Microbial Ecology of the Oceans*, New York, Wiley-Liss, 261-288 pp.

Kirchman, D. & Hoch, M.P., 1988. Bacterial production in the Delaware Bay estuary estimated from thymidine and leucine incorporation rates, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 45: 169-178.

Kirchman, D., K'Neas, E. & Hodson, R., 1985. Leucine incorporation and its potential as a measure of protein synthesis by bacteria in natural aquatic systems, *Appl. Environ. Microbiol.*, 49: 599-607.

Kirchman, D., Peterson, B. & Juers, D., 1984. Bacterial growth and tidal variation in bacterial abundance in the Great Sippewissett salt marsh, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 19: 247-259.

Kirchman, D., Sigda, J., Kapuscinski, R. & Mitchell, R., 1982. Statistical analysis of the direct count method for enumerating bacteria, *Appl. Environ. Microbiol.*, 44: 376-382.

Kirchman, D., Soto, Y., van Wambeek, F. & Bianchi, M., 1989. Bacterial production in the Rhône River plume: effect of mixing on relationships among microbial assemblages, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 53: 267-275.

Kirk, J.T.O., 1986. *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*, Cambridge University Press, Cambridge, 401 p.

Kivi, K. & Setälä, O., 1995. Simultaneous measurement of particle selection and clearance rates of planktonic oligotrich ciliates (Ciliophora: Oligotrichina), *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 119: 125-137.

Klaveness, D., 1988. Ecology of Cryptomonadida: a first review. *In: Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton*, Ed.: C.R. Sandgren, Cambridge University Press, 105-133 pp.

- Klaveness, D., 1988/1989. Biology and ecology of the Cryptophyceae: status and challenges, *Biol. Oceanogr.*, 6: 257-270.
- Klein Breteler, W.C.M., 1985. Fixation artifacts of phytoplankton in zooplankton grazing experiments, *Hydrobiol. Bull.*, 19: 13-19.
- Knoechel, R. & Kalff, J., 1978. An *in situ* study of the productivity and population dynamics of five freshwater planktonic diatom species, *Limnol. Oceanogr.*, 23: 195-218.
- Knoppers, B.A., 1994. Aquatic primary production in coastal lagoons. *In: Coastal lagoon processes*, Ed.: B. Kjerfve, Elsevier Oceanography Series, 245-286 pp.
- Knoppers, B.A. & Moreira, P.F., 1990. Material em suspensão e sucessão fitoplanctônica na Lagoa de Guarapina-RJ, *Acta Limnol. Brasil*, 3: 291-317.
- Kocum, E., Underwood, G.J.C. & Nedwell, D.B., 2002a. Regulation of phytoplankton production along a hypernutrified estuary, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 231: 13-22.
- Kocum, E., Underwood, G.J.C. & Nedwell, D.B., 2002b. Simultaneous measurement of phytoplanktonic primary production, nutrient and light availability along a turbid, eutrophic UK east coast estuary (the Colne estuary), *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 231: 1-12.
- Kohler, J., 1997. Measurement of *in situ* growth rates of phytoplankton under conditions of simulated turbulence, *J. Plankton Res.*, 19: 849-862.
- Kohler, J. & Bosse, S., 1998. Growth and losses of phytoplankton studied with a new dialysis chamber technique along the river Spree, *Arch. Hydrobiol.*, 142: 1-19.
- Kormas, K., Kaporis, K., Thessalou-Legaki, M. & Nicolaidou, A., 1998. Quantitative relationships between phytoplankton, bacteria and protists in an Aegean semi-enclosed embayment (Maliakos Gulf, Greece), *Aquat. Microb. Ecol.*, 15: 255-264.
- Kormas, K.A., Nicolaidou, A. & Reizopoulou, S., 2001. Temporal variations of nutrients, chlorophyll a and particulate matter in three coastal lagoons of Amvrakikos Gulf (Ionian Sea, Greece), *Mar. Ecol.*, 22: 201-213.
- Kreeger, D.A. & Newell, R.I.E., 1996. Ingestion and assimilation of carbon from cellulolytic bacteria and heterotrophic flagellates by the mussels *Geukensia demissa* and *Mytilus edulis* (Bivalvia, Mollusca), *Aquat. Microb. Ecol.*, 11: 205-214.
- Kritzberg, E.S., Cole, J.J., Pace, M.M. & Granéli, W., 2005. Does autochthonous primary production drive variability in bacterial metabolism and growth efficiency in lakes dominated by terrestrial C inputs?, *Aquat. Microb. Ecol.*, 38: 103-111.
- Kroer, N., Jorgensen, N.O.G. & Coffin, R.B., 1994. Utilization of dissolved nitrogen by heterotrophic bacterioplankton: a comparison of three ecosystems, *Appl. Environ. Microbiol.*, 60: 4116-4123.
- Krossbacher, M., Alfreider, A. & Psenner, R., 1992. A methodological comparison of bacterial growth and production measurements, *Arch. Hydrobiol. Beih., Ergebn. Limnol.*, 37: 63-72.
- Krsinic, F., 1987. On the ecology of tintinnines in the Bay of Mali Ston (Eastern Adriatic), *Est. Coast. Shelf Sci.*, 24: 401-418.

- Kubanek, J., Hicks, M.K., Naar, J. & Villareal, T.A., 2005. Does the red tide dinoflagellate *Karenia brevis* use allelopathy to outcompete other phytoplankton?, *Limnol. Oceanogr.*, 50: 883-895.
- Kudoh, S., Kanda, J. & Takahashi, M., 1990. Specific growth rates and grazing mortality of chroococcoid cyanobacteria *Synechococcus* spp. in pelagic surface waters in the sea, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 142: 201-212.
- Kudoh, S. & Takahashi, M., 1989. Physico-chemical control of the growth of a diatom, *Asterionella formosa* Hass., in a shallow eutrophic lake, *J. Plankton Res.*, 11: 1001-1019.
- Kuipers, B., Witte, H., van Noort, G. & Gonzalez, S., 2003. Grazing loss-rates in pico- and nanoplankton in the Faroe-Shetland Channel and their different relations with prey density, *J. Sea Res.*, 50: 1-9.
- Kuhn, S.F.; Drebes, G. & Schnepf, E., 1996. Five new species of the nanoflagellate *Pirsonia* in the German Bight, North Sea, feeding on planktonic diatoms, *Helgolander Meeresuntersuchungen*, 50: 205-222.
- Kuosa, H., 1988. Occurrence of autotrophic picoplankton along an open sea-inner archipelago gradient in the Gulf of Finland, Baltic Sea, *Ophelia*, 28: 85-93.
- Kuosa, H., 1990. Protozoan grazing on pico- and nanophytoplankton in the northern Baltic Sea: direct evidence from epifluorescence microscopy, *Arch. Hydrobiol.*, 119: 257-265.
- Kuosa, H., 1991. Picoplanktonic algae in the northern Baltic Sea: seasonal dynamics and flagellate grazing, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 73: 269-276.
- Kuosa, H. & Kivi, K., 1989. Bacteria and heterotrophic flagellates in the pelagic carbon cycle in the northern Baltic Sea, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 53: 93-100.
- Kuosa, H. & Marcussen, B., 1988. Grazing of bacteria and phytoplankton by heterotrophic nanoflagellates in a Baltic Sea sample, *Hydrobiologia*, 161: 211-216.
- Kuparinen, J., 1987. Production and respiration of overall plankton and ultraplankton communities at the entrance to the Gulf of Finland in the Baltic Sea, *Mar. Biol.*, 93: 591-607.
- Kuparinen, J. & Bjornsen, P.K., 1992. Bottom-up and top-down controls of the microbial food web in the Southern Ocean: experiments with manipulated microcosms, *Polar Biol.*, 12: 189-195.
- Kuparinen, J. & Heinanen, A., 1993. Inorganic nutrient and carbon controlled bacterioplankton growth in the Baltic Sea, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 37: 271-285.
- Kuuppo, P., 1994. Annual variation in the abundance and size of heterotrophic nanoflagellates on the SW coast of Finland, the Baltic Sea, *J. Plankton Res.*, 16: 1525-1542.
- Kuuppo-Leinikki, P., 1990. Protozoan grazing on planktonic bacteria and its impact on bacterial population, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 63: 227-238.
- Kuuppo-Leinikki, P., Auttio, R., Hallfors, S., Kuosa, H., Kuparinen, J. & Pajuniemi, R., 1994. Trophic interactions and carbon flow between picoplankton and protozoa in pelagic enclosures manipulated with nutrients and a top predator, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 107: 89-102.

- Laanbroek, H.J. & Verplanke, J.C., 1986. Tidal variations in bacteria biomass, productivity and oxygen uptake in a shallow channel in the Oosterschelde basin, the Netherlands, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 29: 1-5.
- Lafleur, P.E., Legendre, L. & Cardinal, A., 1979. Dynamique d'une population estuarienne de Diatomées planctoniques: effet de l'alternance des marés de morte-eau et de vive-eau, *Oceanol. Acta*, 2: 307-315.
- Lam-Hoai, T. & Rougier, C., 2001. Zooplankton assemblages and biomass during a 4-period survey in a northern Mediterranean coastal lagoon, *Wat. Res.*, 35: 271-283.
- Lam-Hoai, T., Rougier, C. & Lasserre, G., 1997. Tintinnids and rotifers in a northern Mediterranean coastal lagoon. Structural diversity and function through biomass estimations, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 152: 13-25.
- Lancelot, C. & Billen, G., 1984. Activity of heterotrophic bacteria and its coupling to primary production during the spring phytoplankton bloom in the southern bight of the North Sea, *Limnol. Oceanogr.*, 29: 721-730.
- Landry, M., 1993. Estimating rates of growth and grazing mortality of phytoplankton by the dilution method. *In: Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology*, Eds.: P.F. Kemp, B.F. Sherr, E.B. Sherr and J.J. Cole, Boca Raton, Lewis Publishers, 715-722 pp.
- Landry, M.R., 1994. Methods and controls for measuring the grazing impact of planktonic protists, *Mar. Microb. Food Webs*, 8: 37-57.
- Landry, M.R., Brown, S.L., Campbell, L., Constantinou, J. & Liu, H., 1998. Spatial patterns in phytoplankton grazing in the Arabian Sea during monsoon forcing, *Deep-Sea Res. II*, 45: 2353-2368.
- Landry, M.R., Constantinou, J. & Kirshtein, J., 1995. Microzooplankton grazing in the central equatorial Pacific during February and August, 1992, *Deep-Sea Res. II*, 42: 657-671.
- Landry, M.R., Constantinou, J., Latasa, M., Brown, S.L., Bidigare, R.R. & Ondrusek, M.E., 2000. Biological response to iron fertilization in the eastern equatorial Pacific (IronEx II). III. Dynamics of phytoplankton growth and microzooplankton grazing, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 201: 57-72.
- Landry, M.R., Haas, L.W. & Fagerness, V.L., 1984. Dynamics of microbial plankton communities: experiments in Kaneohe Bay, Hawaii, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 16: 127-133.
- Landry, M.R. & Hassett, R.P., 1982. Estimating the grazing impact of marine microzooplankton. *Mar. Biol.*, 67: 283-288.
- Landry, M.R. & Lorenzen, C.J., 1989. Abundance, distribution, and grazing impact of zooplankton on the Wasghinton shelf. *In: Coastal Oceanography of Wasghington and Oregon*, Eds.: M.R.Landry and B.M.Hickey, Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam, 175-210 pp.
- Langdon, C., 1987. On the causes of interspecific differences in the growth-irradiance relationship for phytoplankton. Part I. A comparative study of the growth of three marine phytoplankton species: *Skeletonema costatum*, *Olitsthodiscus luteus*, *Gonyaulax tamarensis*, *J. Plankton Res.*, 9: 459-482.
- Langdon, C., 1988. On the causes of interspecific differences in the growth-irradiance relationship for phytoplankton. II. A general review, *J. Plankton Res.*, 10: 1291-1312.

- Langdon, C.J. & Newell, R.I.E., 1990. Utilization of detritus and bacteria as food sources by two bivalve suspension-feeders, the oyster *Crassostrea virginica* and the mussel *Geukensia demissa*, Mar. Ecol. Prog. Ser., 58: 299-310.
- Lara-Lara, J.R. & Borrego, S.A., 1975. Ciclo anual de clorofilas y produccion organica primaria en Bahia de San Quintin, B.C., Cienc. Mar., 2: 77-97.
- Larsson, U. & Hagstrom, A., 1982. Fractionated phytoplankton primary production, exudate release and bacterial production in a Baltic eutrophication gradient, Mar. Biol., 67: 57-70.
- Latasa, M., Landry, M., Schluter, L. & Bidigare, R.R., 1997. Pigment-specific growth and grazing rates of phytoplankton in the central equatorial Pacific, Limnol. Oceanogr., 42: 289-298.
- Laval-Peuto, M. & Rassoulzadegan, F., 1988. Autofluorescence of marine planktonic Oligotrichia and other ciliates, Hydrobiologia, 159: 99-110.
- Laws, E.A. & Archie, J.W., 1981. Appropriate use of regression analysis in marine biology, Mar. Biol., 65: 13-16.
- Laws, E.A., Haas, L.W., Bienfang, P.K., Eppley, R.W., Harrison, W.G., Karl, D.M. & Marra, J., 1984. High phytoplankton growth and production rates in oligotrophic Hawaiian coastal waters, Limnol. Oceanogr., 29: 1161-1169.
- Laybourn-Parry, J., 1992. Protozoan Plankton Ecology, Chapman & Hall, London, 231 p.
- Laybourn-Parry, J., Rogerson, A. & Crawford, D.W., 1992. Temporal patterns of protozooplankton abundance in the Clyde and Loch Striven, Est. Coast. Shelf Sci., 35: 533-543.
- Leakey, R.J.G., Burkill, P.H. & Sleight, M.A., 1992. Planktonic ciliates in Southampton Water: abundance, biomass, production, and role in pelagic carbon flow, Mar. Biol., 114: 67-83.
- Leakey, R.J.G., Burkill, P.H. & Sleight, M.A., 1993. Planktonic ciliates in Southampton Water: quantitative taxonomic studies, J. mar. biol. Assoc. U.K., 73: 579-594.
- Leakey, R.J.G., Burkill, P.H. & Sleight, M.A., 1994a. A comparison of fixatives for the estimation of abundance and biovolume of marine planktonic ciliate populations, J. Plankton Res., 16: 375-389.
- Leakey, R.J.G., Burkill, P.H. & Sleight, M.A., 1994b. Ciliate growth rates from Plymouth Sound: comparison of direct and indirect estimates, J. Mar. Biol. Ass. U.K., 74: 849-861.
- Lee, S. & Fuhrman, J.A., 1987. Relationships between biovolume and biomass of naturally derived marine bacterioplankton, Appl. Environ. Microbiol., 53: 1298-1303.
- Lee, C.W., Kudo, I., Yanada, M. & Maita, Y., 2001. Bacterial abundance and production and heterotrophic nanoflagellate abundance in subarctic coastal waters (Western North Pacific Ocean), Aquat. Microb. Ecol., 23: 263-271.
- Le Gall, S., Hassen, M.B. & Le Gall, P., 1997. Ingestion of a bacterivorous ciliate by the oyster *Crassostrea gigas*: protozoa as a trophic link between picoplankton and benthic suspension-feeders, Mar. Ecol. Prog. Ser., 152: 301-306.
- Legendre, P., 1993. Spatial autocorrelation - trouble or new paradigm, Ecology, 74: 1659-1673.

- Legendre, L. & Demers, S., 1984. Towards dynamic biological oceanography and limnology, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41: 2-19.
- Legendre, L. & Le Fèvre, L., 1995. Microbial food webs and the export of biogenic carbon in oceans. *Aquat. Microb. Ecol.*, 9: 69-77.
- Legendre, L. & Michaud, J., 1998. Flux of biogenic carbon in oceans: size-dependent regulation by pelagic food webs, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 164: 1-11.
- Legendre, L. & Rassoulzadegan, F., 1995. Plankton and nutrient dynamics in marine waters, *Ophelia*, 41: 153-172.
- Legendre, L. & Rassoulzadegan, F., 1996. Food-web mediated export of biogenic carbon in oceans: hydrodynamic control, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 145: 179-193.
- Legrand, C., Granéli, E. & Carlsson, P., 1998. Induced phagotrophy in the photosynthetic dinoflagellate *Heterocapsa triquetra*, *Aquat. Microb. Ecol.*, 15: 65-75.
- Legrand, C., Saemundsdottir, S. & Granéli, E., 1996. Phagotrophy in *Chrysochromulina polylepis* (Prymnesiophyceae): ingestion of fluorescent labelled algae under different nutrient conditions. *In: Harmful and toxic algal blooms*, Eds.: T. Yasumoto, Y. Oshima & Y. Fukuyo, Intergovernmental Oceanographic Commission UNESCO, 339-342 pp.
- Lehman, P.W., 2000. Phytoplankton biomass, cell diameter, and species composition in the low salinity zone of Northern San Francisco Bay Estuary, *Estuaries*, 23: 216-230.
- Lehrter, J.C., Pennock, J.R. & McManus, G.B., 1999. Microzooplankton grazing and nitrogen excretion across a surface estuarine-coastal interface, *Estuaries*, 22: 113-125.
- Leitão, J.C., Neves, R., Leitão, P.C. & Coelho, H., 1996. Caracterização hidrodinâmica da Ria Formosa com o sistema MOHID, 3º Congresso da Água/VII SILUSA, II-447-II-458 pp.
- Leppanen, J.-M. & Bruun, J.-E., 1986. The role of pelagic ciliates including the autotrophic *Mesodinium rubrum* during the spring bloom of 1982 in the open northern Baltic proper, *Ophelia*, 4: 147-157.
- Le Pape, Del Amo, Y., Ménesguen, A., Aminot, A., Quéguiner, B. & Tréguer, P., 1996. Resistance of a coastal ecosystem to increasing eutrophic conditions: the Bay of Brest (France), a semi-enclosed zone of western Europe, *Cont. Shelf Res.*, 16: 1885-1907.
- Le Pape, O., Jean, F. & Ménesguen, A., 1999. Pelagic and benthic trophic chain coupling in a semi-enclosed coastal system, the Bay of Brest (France): a modelling approach, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 189: 135-147.
- Lessard, E.J., 1991. The trophic role of heterotrophic dinoflagellates in oceanic waters, *Mar. Microb. Food Webs*, 5: 49-58.
- Lessard, E.J., Martin, M.P. & Montagnes, D.J.S., 1996. A new method for live-staining protists with DAPI and its application as a tracer of ingestion by walleye pollock (*Theragra chalcogramma* (Pallas) larvae, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 204: 43-57.
- Lessard, E.J. & Murrell, M.C., 1996. Heterotrophic dinoflagellates and ciliates in the Sargasso Sea, *Deep-Sea Res. I*, 43: 1045-1065.

- Lessard, E.J. & Swift, E., 1985. Species-specific grazing rates of heterotrophic dinoflagellates in oceanic waters, *Mar. Biol.*, 87: 289-296.
- Levasseur, M., Therriault, J.-C. & Legendre, L., 1984. Hierarchical control of phytoplankton succession by physical factors, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 19: 211-222.
- Levinsen, H. & Nielsen, T.G., 2002. The trophic role of marine ciliates and heterotrophic dinoflagellates in arctic and temperate ecosystems: a cross-latitude comparison, *Limnol. Oceanogr.*, 47: 427-439.
- Levinsen, H., Nielsen, T.G. & Hansen, B.W., 1999. Plankton community structure and carbon cycling on the western coast of Greenland during the stratified summer situation. II. Heterotrophic dinoflagellates and ciliates, *Aquat. Microb. Ecol.*, 16: 217-232.
- Levinsen, H., Nielsen, T.G. & Hansen, B.W., 2000. Annual succession of marine pelagic protozoans in Disko Bay, West Greenland, with emphasis on winter dynamics, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 206: 119-134.
- Lewitus, A.J., Caron, D.A. & Miller, K.R., 1991. Effects of light and glycerol on the organization of the photosynthetic apparatus in the facultative heterotroph *Pyrenomonas salina* (Cryptophyceae), *J. Phycol.*, 27: 578-587.
- Lewitus, A.J., Kawaguchi, T., DiTullio, G.R. & Keesee, J.D.M., 2004. Iron limitation of phytoplankton in an urbanized vs. forested southeastern U.S. salt marsh estuary, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 298: 233-254
- Lewitus, A.J., Koepfler, E.T. & Morris, J.T., 1998. Seasonal variation in the regulation of phytoplankton by nitrogen and grazing in a salt-marsh estuary, *Limnol. Oceanogr.*, 43: 636-646.
- Li, W.K.W., 1986. Experimental approaches to field measurements: methods and interpretation. *In: Photosynthetic Picoplankton*, Eds.: T. Platt and W.K.W. Li, *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, 214: 251-286.
- Li, W.K.W., 1990. Particles in "particle-free" seawater: growth of ultraplankton and implications for dilution experiments, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47: 1258-1268.
- Li, W.K. & Dickie, P.M., 1987. Temperature characteristics of photosynthetic and heterotrophic activities: seasonal variations in temperate microbial plankton, *Appl. Environ. Microbiol.*, 53: 2282-2295.
- Li, W.K.W. & Harrison, W.G., 1982. Carbon flow into the end-products of photosynthesis in short and long incubations of a natural phytoplankton population, *Mar. Biol.*, 72: 175-182.
- Li, W.K., Jellett, J.F. & Dickie, P.M., 1995. DNA distributions in planktonic bacteria stained with TOTO or TO-PRO, *Limnol. Oceanogr.*, 40: 1485-1495.
- Li, A., Stoecker, D.K. & Adolf, J.E., 1999. Feeding, pigmentation, photosynthesis and growth of the mixotrophic dinoflagellate *Gyrodinium galatheanum*, *Aquat. Microb. Ecol.*, 19: 163-176.
- Li, A., Stoecker, D.K. & Coats, D.W., 2000. Spatial and temporal aspects of *Gyrodinium galatheanum* in Chesapeake Bay: distribution and mixotrophy, *J. Plankton Res.*, 22: 2105-2124.
- Lima, C. & Vale, C., 1980. Alguns dados físicos, químicos e bacteriológicos sobre a Ria Formosa, *Bol. Inst. Nac. Invest. Pescas*, Lisboa, 3: 5-25.

- Lindell, M., Granéli, W. & Tranvik, L.J., 1995. Enhanced bacterial growth in response to photochemical transformation of dissolved organic matter. *Limnol. Oceanogr.*, 40: 195-199.
- Lindholm, T., 1981. On the ecology of *Mesodinium rubrum* (Lohmann) (Ciliata) in a stagnant brackish basin of Akland, SW Finland, *Kieler Meeresforsch., Sonderh.* 5: 117-123.
- Linley, E.A.S., Newell, R.C. & Lucas, M.I., 1983. Quantitative relationships between phytoplankton, bacteria and heterotrophic microflagellates in shelf waters, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 12: 77-89.
- Litaker, W., Duke, C.S., Kenney, B.E. & Ramus, J., 1987. Short-term environmental variability and phytoplankton abundance in a shallow tidal estuary. I. Winter and summer, *Mar. Biol.*, 96: 115-121.
- Litaker, R.W., Duke, C.S., Kenney, B.E. & Ramus, J., 1988. Diel chl a and phaeopigment cycles in a shallow tidal estuary: potential role of microzooplankton grazing, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 47: 259-270.
- Litaker, R.W., Duke, C.S., Kenney, B.E. & Ramus, J., 1993. Short-term environmental variability and phytoplankton abundance in a shallow tidal estuary. II. Spring and fall, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 94: 141-154.
- Litaker, R.W., Warner, V.E., Rhyne, C., Duke, C.S., Kenney, B.E., Ramus, J. & Tester, P.A., 2002a. Effect of diel and interday variations in light on the cell division pattern and in situ growth rates of the bloom-forming dinoflagellate *Heterocapsa triquetra*, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 232: 63-74.
- Litaker, R.W., Tester, P.A., Duke, C.S., Kenney, B.E., Pinckney, J.L. & Ramus, J., 2002b. Seasonal niche strategy of the bloom-forming dinoflagellate *Heterocapsa triquetra*, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 232: 45-62.
- Liu, H., Campbell, L. & Landry, M.R., 1995. Growth and mortality rates of *Prochlorococcus* and *Synechococcus* measured with a selective inhibitor technique, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 116: 277-287.
- Lively, J.S., Kaufman, Z. & Carpenter, E.J., 1983. Phytoplankton ecology of a barrier island estuary: Great South Bay, New York, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 16: 51-68.
- Lochte, K., Ducklow, H.W., Fasham, M.J.R. & Stiene, C., 1993. Plankton succession and carbon cycling at 47°N 20°W during the JGOFS North Atlantic Bloom Experiment, *Deep-Sea Res. II*, 40: 91-114.
- Loder, J.W. & Greenberg, D.A., 1986. Predicted positions of tidal fronts in the Gulf of Maine region, *Cont. Shelf Res.*, 6: 397-414.
- Lohrenz, S.E., Redalje, D.G., Verity, P.G., Flagg, C.N. & Matulewski, K.V., 2002. Primary production on the continental shelf off Cape Haterras, North Carolina, *Deep-Sea Res. II*, 49: 4479-4509.
- Lomas, M.W., Kana, T.M., MacIntyre, H.L., Cornwell, J.C., Nuzzi, R. & Waters, R., 2004. Interannual variability of *Aureococcus anophagefferens* in Quantuck Bay, Long Island: natural test of the DON hypothesis, *Harmful Algae*, 3: 389-402.

- Lonsdale, D.J., Cosper, E.M., Kim, W.-S., Doall, M., Divadeenam, A. & Jonasdottir, S.H., 1996. Food web interactions in the plankton of Long Island bays, with preliminary observations on brown tide effects, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 134: 247-263.
- Lorenzen, C.J., 1967. Determination of chlorophyll and phaeopigments: spectrometric equations, *Limnol. Oceanogr.*, 12: 343-346.
- Lorenzen, C.J., 1972. Extinction of light in the ocean by phytoplankton, *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer*, 34: 262-267.
- Lorenzen, C.J. & Jeffrey, S.W., 1980. Determination of chlorophyll in seawater, *Unesco Technical papers in marine science*, 35: 3-21.
- Loret, P., Pastoureaud, A., Bacher, C. & Delesalle, B., 2000. Phytoplankton composition and selective feeding of the pearl oyster *Pinctada margaritifera* in the Takapoto lagoon (Tuamotu Archipelago, French Polynesia): in situ study using optical microscopy and HPLC pigment analysis, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 199: 55-67.
- Lohrenz, S.E., Redalje, D.G., Verity, P.G., Flagg, C.N. & Matulewski, K.V., 2002. Primary production on the continental shelf off Cape Hatteras, North Carolina, *Deep-Sea Res. II*, 49: 4479-4509.
- Loureiro, S., Newton, A. & Icely, J.D., 2005. Effects of nutrient enrichment on primary production in the Ria Formosa coastal lagoon (Southern Portugal), *Hydrobiologia*, 550: 29-45.
- Lucas, L.V., Koseff, J.R., Cloern, J.E., Monismith, S.G. & Thompson, J.K., 1999a. Processes governing phytoplankton blooms in estuaries. I: The local production-loss balance, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 187: 1-15.
- Lucas, L.V., Koseff, J.R., Monismith, S.G., Cloern, J.E. & Thompson, J.K., 1999b. Processes governing phytoplankton blooms in estuaries. II: The role of horizontal transport, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 187: 17-30.
- Lynn, D. H. & Corliss, J.O., 1991. Ciliophora. *In: Microscopic Anatomy of Invertebrates*, vol 1. Protozoa, Ed.: J.O. Corliss, Wiley-Liss, Inc., 333-467 pp.
- Lynn, D. H. & Montagnes, D.J.S., 1991. Global production of heterotrophic marine planktonic ciliates. *In: Protozoa and their role in marine processes*, Eds.: P.C. Reid, C.M. Turley and P.H. Burkil, Springer-Verlag, Berlin, 281-307 pp.
- Lynn, D.H., Roff, J.C. & Hopcroft, R.R., 1991. Annual abundance and biomass of aloricate ciliates in tropical neritic waters off Kingston, Jamaica, *Mar. Biol.*, 110: 437-448.
- MacCaull, W.A. & Platt, T., 1977. Diel variations in the photosynthetic parameters of coastal marine phytoplankton, *Limnol. Oceanogr.*, 22: 723-733.
- Macedo, M.F., Duarte, P., Mendes, P. & Ferreira, J.G., 2001. Annual variation of environmental variables, phytoplankton species composition and photosynthetic parameters in a coastal lagoon, *J. Plankton Res.*, 23: 719-732.
- Macedo, M.F., Duarte, P. & Ferreira, J.G., 2002. The influence of incubation periods on photosynthesis-irradiance curves, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 274: 101-120.
- Machás, R. & Santos, R., 1999. Sources of organic matter in Ria Formosa revealed by stable isotope analysis, *Acta Oecol.*, 20: 463-369.

- Machás, R., Santos, R. & Peterson, B., 2003. Tracing the flow of organic matter from primary producers to filter feeders in Ria Formosa Lagoon, Southern Portugal, *Estuaries*, 26: 846-856.
- MacIntyre, H.L., Lomas, M.W., Cornwell, J., Suggett, D.J., Gobler, C.J., Koch, E.W. & Kana, T.M., 2004. Mediation of benthic-pelagic coupling by microphytobenthos: an energy- and material-based model for initiation of blooms of *Aureococcus anophagerens*, *Harmful Algae*, 3: 403-437.
- MacIsaac, E.A. & Stoeckner, J.G., 1993. Enumeration of phototrophic picoplankton by autofluorescence microscopy. *In: The Handbook of methods in aquatic microbial ecology*, Eds.: P.F. Kemp, B.F. Sherr, E.B. Sherr & J.J. Cole, CRC Press, Boca Raton, FL, 187-197 pp.
- MacMillin, K.M., Blum, L.K. & Mills, A.L., 1992. Comparison of bacterial dynamics in tidal creeks of the lower Delarva Peninsula, Virginia, USA, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 86: 111-121.
- Madariaga, I., 1995. Photosynthetic characteristics of phytoplankton during the development of a summer bloom in the Urdaibai Estuary, Bay of Biscay, *Est. Coastal Shelf Sci.*, 40: 559-575.
- Madariaga, I. de & Orive, E., 1989. Spatio-temporal variations of size-fractionated primary production in the Gernika estuary, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 127: 273-288.
- Madden, C.J. & Day jr., J.W., 1992. Induced turbulence in rotating bottles affects phytoplankton productivity measurements in turbid waters, *J. Plankton Res.*, 14: 1171-1191.
- Maddock, L., Boalch, G.T. & Harbour, D.S., 1981. Populations of phytoplankton in the western english channel between 1964 and 1974, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 61: 565-583.
- Maeda, M., 1986. An illustrated guide to the species of the families Halteridae and Strobilidiidae (Oligotrichida, Ciliophora), free swimming protozoa common in the aquatic environment, *Bull. Oceanogr. Res.*, Univ. Tokyo, 21: 1-67.
- Maeda, M. & Carey, P.G., 1985. An illustrated guide to the species of the family Strombidiidae (Oligotrichida, Ciliophora), free swimming protozoa common in the aquatic environment, *Bull. Oceanogr. Res.*, Univ. Tokyo, 19: 1-68.
- Maita, Y. & Odate, T., 1988. Seasonal changes in size-fractionated primary production and nutrient concentrations in the temperate neritic water of Funaka Bay, Japan, *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 44: 268-279.
- Malinsky-Rushansky, N.Z., Berman, T. & Dubinsky, Z., 1997. Seasonal photosynthetic activity of autotrophic picoplankton in Lake Kinneret, Israel, *J. Plankton Res.*, 19: 979-993.
- Mallin, M.A., 1994. Phytoplankton ecology of North Carolina estuaries, *Estuaries*, 17: 561-574.
- Mallin, M.A., Cahoon, L.B., McIver, M.R., Parsons, D.C. & Shank, G.C., 1999a. Alternation of factors limiting phytoplankton production in the Cape Fear River estuary, *Estuaries*, 22: 825-836.
- Mallin, M.A., Esham, E.C., Williams, K.E. & Nearhoof, J.E., 1999b. Tidal stage variability of fecal coliform and chlorophyll a concentrations in coastal creeks, *Mar. Pollut. Bull.*, 38: 414-422.
- Mallin, M.A. & Paerl, H.W., 1992. Effects of variable irradiance on phytoplankton productivity in shallow estuaries, *Limnol. Oceanogr.*, 37: 54-62.

- Mallin, M.A. & Paerl, H.W., 1994. Planktonic trophic transfer in an estuary: seasonal, diel, and community structure effects, *Ecology*, 75: 2168-2184.
- Mallin, M.A., Paerl, H.W. & Rudek, J., 1991. Seasonal phytoplankton composition, productivity and biomass in the Neuse River estuary, North Carolina, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 32: 609-623.
- Mallin, M.A., Parsons, D.C., Johnson, V.L., McIver, M.R. & CoVan, H.A., 2004. Nutrient limitation and algal blooms in urbanizing tidal creeks, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 298: 211-231.
- Malone, T.C., 1971a. The relative importance of nanoplankton and netplankton as primary producers in the California Current System, *Fish. Bull.*, 69(4): 799-820.
- Malone, T.C., 1971b. The relative importance of nanoplankton and netplankton as primary producers in tropical ocean and neritic phytoplankton communities, *Limnol. Oceanogr.*, 16: 633-639.
- Malone, T.C., 1977a. Environmental regulation of phytoplankton productivity in the lower Hudson estuary, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 5: 157-171.
- Malone, T.C., 1977b. Light-saturated photosynthesis by phytoplankton size fractions in the New York Bight, USA, *Mar. Biol.*, 42: 281-292.
- Malone, T.C., 1980. Algal size. *In*: The Physiological ecology of phytoplankton, Ed.: I. Morris, Blackwell Scientific Publications, 433-463 pp.
- Malone, T.C. & Chervin, M.B., 1979. The production and fate of phytoplankton size fractions of the Hudson River, New York Bight, *Limnol. Oceanogr.*, 24: 683-696.
- Malone, T.C., Crocker, L.H., Pike, S.E. & Wendler, B.W., 1988. Influences of river flow on the dynamics of phytoplankton production in a partially stratified estuary, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 48: 235-249.
- Malone, T.C., Ducklow, H.W., Peele, E.R. & Pike, S.E., 1991. Picoplankton carbon flux in Chesapeake Bay, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 78: 11-22.
- Mandelli, E.F., Burkholder, P.R., Doheny, T.E. & Brody, R., 1970. Studies of primary productivity in coastal waters of southern Long Island, New York, *Mar. Biol.*, 7: 153-160.
- Mann, K.H., 1988. Production and use of detritus in various freshwater, estuarine, and coastal marine ecosystems, *Limnol. Oceanogr.*, 33: 910-930.
- Mann, E.L., Ahlgren, N., Moffett, J.W. & Chisholm, S.W., 2002. Copper toxicity and cyanobacteria ecology in the Sargasso Sea, *Limnol. Oceanogr.*, 47: 976-988.
- Mantoura, R.F.C., Jeffrey, S.W., Llewellyn, C.A., Claustre, H. & Morales, C.E., 1997. Comparison between spectrophotometric, fluorimetric and HPLC methods for chlorophyll analysis. *In*: Phytoplankton pigments in oceanography: guidelines to modern methods. Eds.: S.W. Jeffrey, R.F.C. Mantoura and S.W. Wright, UNESCO Publishing, Paris, 361-380 pp.
- Marchant, H.J. & Scott, F.J., 1993. Uptake of sub-micrometer particles and dissolved organic material by Antarctic choanoflagellates, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 92: 59-64.
- Margalef, R., 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment, *Oceanol. Acta*, 1: 493-509.

- Marin, V., Huntley, M.E. & Frost, B., 1986. Measuring feeding rates of pelagic herbivores: analysis of experimental design and methods, *Mar. Biol.*, 93: 49-58.
- Marques, M.H., 1988. Produtividade e Poluição da Ria Formosa. Fitoplâncton (análise qualitativa e quantitativa) e Produção primária, Relatório final do Projecto CCRA/Universidade do Algarve, 23 p.
- Marrasé, C., Lim, E.L. & Caron, D.A., 1992. Seasonal and daily changes in bacterivory in a coastal plankton community, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 82: 281-289.
- Marshall, S.M., 1969. Protozoa, Order Tintinnida, *Cons. Int. Explor. Mer, Zooplankton, Sheets* 117-127.
- Martin, J.H., 1970. Phytoplankton-zooplankton relationships in Narragansett Bay. IV. The seasonal importance of grazing, *Limnol. Oceanogr.*, 15: 413-418.
- Martin, A.J. & Montagnes, D.J.S., 1993. Winter ciliates in a British Columbia fjord: six new species and an analysis of putative prey, *J. Eukar. Microbiol.*, 40: 535-549.
- Martin, D., Pinedo, S. & Sardá, R., 1996. Grazing by meroplanktonic polychaete larvae may help to control nanoplankton in the NW Mediterranean littoral: *in situ* experimental evidence, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 143: 239-246.
- Martinez, E.A., 1980. Sensitivity of marine ciliates (Protozoa, Ciliophora) to high thermal stress, *Est. Coastal Shelf Sci.*, 10: 369-381.
- Marty, J.-C., Chiavérini, J., Pizy, M.-D. & Avril, B., 2002. Seasonal and interannual dynamics of nutrients and phytoplankton pigments in the western Mediterranean Sea at the DYFAMED time-series station (1991-1999), *Deep-Sea Res. II*, 49: 1965-1985.
- Mason, E., Santos, A.M.P. & Pelíz, Á.J., 2005. Western Iberian winter indices based on significant wind events, *Ocean Sci. Discus.*, 2: 105-127.
- Massana, R., Pedrós-Alió, C., Casamayor, E.O. & Gasol, J.M., 2001. Changes in marine bacterioplankton phylogenetic composition during incubations designed to measure iogeochemically significant parameters, *Limnol. Oceanogr.*, 46: 1181-1188.
- Massana, R., Stumm, C.K. & Pedrós-Alió, C., 1994. Effects of temperature, sulfide, and food abundance on growth and feeding of anaerobic ciliates. *Appl. Environ. Microbiol.*, 60: 1317-1324.
- May, K.R., 1965. A new graticule for particle counting and sizing, *J. Sci. Instrum.*, 42: 500-501.
- McFeters, G.A. & Stuart, D.G., 1972. Survival of coliform bacteria in natural waters: field and laboratory studies with membrane-filter chambers, *Appl. Environ. Microbiol.*, 24: 805-811.
- McIntire, C.D. & Moore, W.W., 1977. Marine littoral diatoms: ecological considerations. *In: The Biology of Diatoms*, Ed.: D.Werner, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 333-371 pp.
- McKenzie, C., Helleur, R. & Deibel, D., 1992. Use of inorganic membrane filters (Anopore) for epifluorescence and scanning electron microscopy of nanoplankton and picoplankton, *Appl. Environ. Microbiol.*, 58: 773-776.
- McManus, G., 1991. Flow analysis of a planktonic microbial food web model, *Mar. Microb. Food Webs*, 5: 145-160.

- McManus, G.B., 1995. Phytoplankton abundance and pigment changes during simulated *in situ* dilution experiments in estuarine waters: possible artifacts caused by algal adaptation, *J. Plankton Res.*, 17: 1705-1716.
- McManus, G. & Ederington-Cantrell, M.C., 1992. Phytoplankton pigments and growth rates, and microzooplankton grazing in a large temperate estuary, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 87: 77-85.
- McManus, G.B. & Fuhrman, J.A., 1986. Bacterivory in seawater studied with the use of inert fluorescent particles, *Limnol. Oceanogr.*, 31: 420-426.
- McManus, G.B. & Fuhrman, J.A., 1988. Clearance of bacteria-sized particles by natural populations of nanoplankton in the Chesapeake Bay outflow plume, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 42: 199-206.
- McManus, G.B. & Fuhrman, J.A., 1990. Mesoscale and seasonal variability of heterotrophic nanoflagellate abundance in an estuarine outflow plume, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 61: 207-213.
- McManus, G.B., Griffin, P.M. & Pennock, J.R., 2004. Bacterioplankton abundance and growth in a river-dominated estuary: relationships with temperature and resources, *Aquat. Microb. Ecol.*, 37: 23-32.
- McManus, G.B. & Peterson, W.T., 1988. Bacterioplankton production in the nearshore zone during upwelling off central Chile, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 43: 11-17.
- McMurray, H.F., Carter, R.A. & Lucas, M.I., 1993. Size-fractionated phytoplankton production in western Agulhas Bank continental shelf waters, *Cont. Shelf Res.*, 13: 307-329.
- Medina-Gómez, I. & Herrera-Silveira, J.A., 2003. Spatial characterization of water quality in a karstic coastal lagoon without anthropogenic disturbance: a multivariate approach, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 58: 455-465.
- Menden-Deur, S. & Lessard, E.J., 2000. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton, *Limnol. Oceanogr.*, 45: 569-579.
- Menden-Deur, S., Lessard, E.J. & Satterberg, J., 2001. Effect of preservation on dinoflagellate and diatom cell volume and consequences for carbon biomass predictions, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 222: 41-50.
- Mendes, J.C., 1999. Variabilidade sazonal do fitoplâncton marinho na costa noroeste de Portugal, Relatório de Estágio do Curso de Licenciatura em Biologia Marinha e Pescas, 47p.
- Mendes, P.R., 1997. Estudo de um ciclo de sucessão anual de comunidades fitoplanctónicas na costa sudoeste de Portugal, Dissertação apresentada na Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade Nova de Lisboa para a obtenção do grau de Mestre em Ecologia, Gestão e Modelação dos Recursos Marinhos, 119 p.
- Mendonça, V.M.D., 1992. Taxas de filtração de comunidades bentónicas na Ria Formosa, Relatório de Estágio do Curso de Licenciatura em Biologia Marinha e Pescas, Universidade do Algarve, 43p.
- Meyer-Reil, L.-A., 1978. Autoradiography and epifluorescence microscopy combined for the determination of number and spectrum of actively metabolizing bacteria in natural waters, *Appl. Environ. Microbiol.*, 36: 506-512.

- Middlebrook, K., Emerson, C.W., Roff, J.C. & Lynn, D.H., 1987. Distribution and abundance of tintinnids in the Quoddy Region of the Bay of Fundy, *Can. J. Zool.*, 65: 594-601.
- Millan-Nunez, R., Alvarez-Borrego, S. & Nelson, D.M., 1982. Effects of physical phenomena on the distribution of nutrients and phytoplankton productivity in a coastal lagoon, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 15: 317-335.
- Milet, B. & Cechii, P., 1992. Wind-induced hydrodynamic control of the phytoplankton biomass in a lagoon ecosystem, *Limnol. Oceanogr.*, 37: 140-146.
- Miller, C.B., 2004. *Biological Oceanography*, Blackwell Publishing, 402p.
- Millie, D.F., Carrick, H.J., Doering, P.H. & Steidinger, K.A., 2004. Intra-annual variability of water quality and phytoplankton in the North Fork of the St. Lucie River Estuary, Florida (USA): a quantitative assessment, *Est. Coastal Shelf Sci.*, 61: 137-149.
- Mitchell-Innes, B.A., Richardson, A.J. & Painting, S.J., 1999. Seasonal changes in phytoplankton biomass on the western Agulhas Bank, South Africa, *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 21: 217-233.
- Mitchell-Innes, B.A. & Walker, D.R., 1991. Short-term variability during an anchor station studyt in the southern Benguela upwelling system: phytoplankton production and biomassa in relation to species changes, *Prog. Oceanogr.*, 28: 65-89.
- Moal, J., Martin-Jezequal, V., Harris, R.P., Samain, J.-F. & Poulet, S.A., 1987. Interspecific and intra-specific variability of the chemical composition of marine phytoplankton, *Oceanol. Acta*, 10: 339-346.
- Modigh, M., 2001. Seasonal variations of photosynthetic ciliates at a Mediterranean coastal site, *Aquat. Microb. Ecol.*, 23: 163-175.
- Modigh, M., Saggiomo, V. & d'Alcalá, M.R., 1996. Conservative features of picoplankton in a Mediterranean eutrophic area, the Bay of Naples, *J. Plankton Res.*, 18: 87-95.
- Moffett, J.W., Brand, L.E., Croot, P.L. & Barbeau, K.A., 1997. Cu speciation and cyanobacterial distribution in harbors subject to anthropogenic Cu inputs, *Limnol. Oceanogr.*, 42: 789-799.
- Moffett, J.W., Zika, R.G. & Brand, L.E., 1990. Distribution and potential sources and sinks of copper chelators in the Sargasso Sea, *Deep-Sea Res. A*, 37: 27-36.
- Mohlenberg, F. & Risgard, H.U., 1978. Efficiency of particle retention in 13 species of suspension feeding bivalves, *Ophelia*, 17: 239-246.
- Moigis, A.G., 1999. Photosynthetic rates in the surface waters of the Red Sea: the radiocarbon versus the non-isotopic dilution method, *J. Plankton Res.*, 22: 713-727.
- Moigis, A.G. & Gocke, K., 2003. Primary production of phytoplankton estimated by means of the dilution method in coastal waters, *J. Plankton Res.*, 25: 1291-1300.
- Moita, M.T.C. J., 1993. Development of toxic dinoflagellates in relation to upwelling patterns off Portugal. *In: Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea*, Eds.: T.J. Smayda and Y. Shimizu, Elsevier Science Publishers B.V., 193-198 pp.
- Moita, M.T.C. J., 2001. Estrutura, variabilidade e dinâmica do fitoplâncton na costa de Portugal continental, Dissertação apresentada na Faculdade da Universidade de Lisboa para a obtenção do grau de Doutor em Biologia, 272 p.

- Moita, M.T.C.J. & Silva, J.da, 2000. Dynamics of *Dinophysis acuminata*, *D. acuta*, *D. tripos* and *Gymnodinium catenatum* during an upwelling event off the northern coast of Portugal. *In: Harmful Algal Blooms 2000*, Eds.: G.M. Hallegraeff, S.I. Blackburn, C.J. Bolch and R.J. Lewis, Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, 169-172 pp.
- Moita, M.T.C.J. & Vilarinho, M.G., 1999. Checklist of phytoplankton species off Portugal: 70 years (1929-1998) of studies, *Portugaliae Acta Biol. Sér. B, Sist.*, 18: 5-50.
- Moita, M.T.C.J., Vilarinho, M.G. & Palma, A.S., 1998. On the variability of *Gymnodinium catenatum* Graham blooms in portuguese waters. *In: Harmful algae*, Eds.: B. Reguera, J. Blanco, M.L. Fernández and T. Wyatt, Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, 118-121 pp.
- Moll, R.A., 1977. Phytoplankton in a temperate zone salt marsh: net production and exchanges with coastal waters, *Mar. Biol.*, 42: 109-118.
- Monbet, Y., 1992. Control of phytoplankton biomass in estuaries: a comparative analysis of microtidal and macrotidal estuaries, *Estuaries*, 15: 563-571.
- Montagnes, D.J.S., 1993. An investigation of the growth and feeding responses of oligotrich ciliates to food types and concentrations: an approach to assessing the potential of marine planktonic ciliate blooms, A Thesis submitted in partial fulfillment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy, University of British Columbia, 177 p.
- Montagnes, D.J.S., 1996. Growth responses of planktonic ciliates in the genera *Strombilidium* and *Strombidium*, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 130: 241-254.
- Montagnes, D.J.S., Berges, J.A., Harrison, P.J. & Taylor, F.J.R., 1994. Estimating carbon, nitrogen, protein, and chlorophyll *a* from volume in marine phytoplankton, *Limnol. Oceanogr.*, 39: 1044-1060.
- Montagnes, D.J.S. & Franklin, D.J., 2001. Effect of temperature on diatom volume, growth rate, and carbon and nitrogen content: Reconsidering some paradigms, *Limnol. Oceanogr.*, 46: 2008-2018.
- Montagnes, D.J.S., Kimmance, S.A. & Atkinson, D., 2003. Using Q10: can growth rates increase linearly with temperature?, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 32: 307-313.
- Montagnes, D.J.S. & Lynn, D.H., 1987. A quantitative protargol stain (QPS) for ciliates: method description and test of its quantitative nature, *Mar. Microb. Food Webs*, 2: 83-93.
- Montagnes, D.J.S. & Lynn, D.H., 1989. The annual cycle of *Mesodinium rubrum* in the waters surrounding the Isles of Shoals, Gulf of Maine, *J. Plankton Res.*, 11: 193-201.
- Montagnes, D.J.S. & Lynn, D.H., 1991. Taxonomy of choreotrichs, the major planktonic ciliates, with emphasis on the aloricate forms, *Mar. Microb. Food Webs*, 5: 59-74.
- Montagnes, D.J.S., Lynn, D.H., Roff, J.C. & Taylor, W.D., 1988. The annual cycle of heterotrophic planktonic ciliates in the waters surrounding the Isles of Shoals, Gulf of Maine: an assessment of their role, *Mar. Biol.*, 99: 21-30.
- Montagnes, D.J.S., Poulton, A.J. & Shammon, T.M., 1999. Mesoscale, finescale and microscale distribution of micro- and nanoplankton in the Irish Sea, with emphasis on ciliates and their prey, *Mar. Biol.*, 134: 167-179.

- Montes-Hugo, M.A., Alvarez-Borrego, S. & Gaxiola-Castro, G., 2004. Annual phytoplankton production in a coastal lagoon of the southern California Current System, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 277: 51-60.
- Moore, L.R., Goericke, R. & Chisholm, S.W., 1995. Comparative physiology of *Synechococcus* and *Prochlorococcus*: influence of light and temperature on growth, pigments, fluorescence and absorptive properties, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 116: 259-275.
- Morales-Zamorano, L.A., Cajal-Medrano, R., Orellana-Cepeda, E. & Jiménez-Pérez, L.C., 1991. Effect of tidal dynamics on a planktonic community in a coastal lagoon of Baja California, Mexico, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 78: 229-239.
- Moran, M.A. & Hodson, R.E., 1989. Formation and bacterial utilisation of dissolved organic carbon derived from detrital lignocellulose, *Limnol. Oceanogr.*, 34: 1034-1047.
- Moran, M.A., Sheldon, W.M. & Zepp, R.G., 2000. Carbon loss and optical property changes during long-term photochemical and biological degradation of estuarine dissolved organic matter, *Limnol. Oceanogr.*, 45: 1254-1264.
- Moran, M.A. & Zepp, R.G., 2000. UV radiation effects on microbes and microbial processes. In: D.L. Kirchman, *Microbial Ecology of the Oceans*, New York, Wiley-Liss, 201-223 pp.
- Moreira, P.F. & Knoppers, B.A., 1990. Ciclo anual de produção primária e nutrientes na Lagoa de Guarapina, RJ., *Acta Limnol. Brasil*, 3: 275-290.
- Morel, A. & Smith, R.C., 1974. Relation between total quanta and total energy for aquatic photosynthesis, *Limnol. Oceanogr.*, 19: 591-600.
- Moriarty, D.J.W., Iverson, R.L. & Pollard, P.C., 1986. Exudation of organic carbon by the seagrass *Halodule wrightii* Aschers. and its effect on bacterial growth in the sediment, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 96: 115-126.
- Moriarty, D.J.W. & Pollard, P.C., 1982. Diel variation of bacterial productivity in seagrass (*Zostera capricorni*) beds measured by rate of thymidine incorporation into DNA, *Mar. Biol.*, 72: 165-173.
- Moriarty, D.J.W., Pollard, P.C. & Hunt, W.G., 1985. Temporal and spatial variation in bacterial production in the water column over a coral reef, *Mar. Biol.*, 85: 285-292.
- Morris, I. & Glover, H., 1981. Physiology of photosynthesis by marine coccoid cyanobacteria - some ecological implications, *Limnol. Oceanogr.*, 26: 957-961.
- Mousseau, L., Legendre, L. & Fortier, L., 1996. Dynamics of size-fractionated phytoplankton and trophic pathways on the Scotian shelf and at the shelf break, Northwest Atlantic, *Aquat. Microb. Ecol.*, 10: 149-163.
- Mudge, S.M., Bebianno, M.J., East, J.A. & Barreira, L.A., 1999. Sterols in the Ria Formosa lagoon, Portugal, *Wat. Res.*, 33: 1038-1048.
- Mudge, S.M. & Duce, C.E., 2005. Identifying the source, transport path and sinks of sewage derived organic matter, *Environ. Poll.*, 136: 209-220.

- Muller, H., 1996. Selective feeding of a freshwater chrysoomonad, *Paraphysomonas* sp., on chroococcoid cyanobacteria and nanoflagellates, Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol., 48: 63-71
- Muller, H. & Geller, W., 1993. Maximum growth rates of aquatic ciliated protozoa: the dependence on body size and temperature reconsidered, Arch. Hydrobiol., 126: 315-327.
- Muller, H. & Schlegel, A., 1999. Response of three freshwater planktonic ciliates with different feeding modes to cryptophyte and diatom prey, Aquat. Microb. Ecol., 17: 49-60.
- Mullin, M.M., Sloan, P.R. & Eppley, R.W., 1967. Relationship between carbon content, cell volume, and area in phytoplankton, Limnol. Oceanogr., 11: 307-311.
- Mura, M.P. & Agustí, S., 1996. Growth rates of diatoms from coastal Antarctic waters estimated by *in situ* dialysis incubation, Mar. Ecol. Prog. Ser., 144: 237-245.
- Mura, M.P., Agustí, S., del Giorgio, P.A., Gasol, J.M., Vaqué, D. & Duarte, C.M., 1996. Loss-controlled phytoplankton production in nutrient-poor littoral waters of the NW Mediterranean: in situ experimental evidence, Mar. Ecol. Prog. Ser., 130: 213-219.
- Murphy, L.S. & Haugen, E.M., 1985. The distribution and abundance of phototrophic ultraplankton in the North Atlantic, Limnol. Oceanogr., 30: 47-58.
- Murray, R.E. & Hodson, R.E., 1985. Annual cycle of bacterial secondary production in five aquatic habitats of the Okefenokee Swamp ecosystem, Appl. Environ. Microbiol., 49: 650-655.
- Murrell M.C., 2003. Bacterioplankton dynamics in a subtropical estuary: evidence for substrate limitation, Aquat. Microb. Ecol., 32: 239-250.
- Murrell, M.C. & Hollibaugh, J.T., 1998. Microzooplankton grazing in northern San Francisco Bay measured by the dilution method, Aquat. Microb. Ecol., 15: 53-63.
- Murrell M.C., Hollibaugh, J.T., Silver, M.W. & Wong, P.S., 1999. Bacterioplankton dynamics in northern San Francisco Bay: role of particle association and seasonal freshwater flow, Limnol. Oceanogr., 44: 295-308.
- Murrell, M.C. & Llores, E.M., 2004. Phytoplankton and zooplankton seasonal dynamics in a subtropical estuary: importance of cyanobacteria, J. Plankton Res., 26: 371-382.
- Murrell, M.C., Stanley, R.S., Llores, E.M., DiDonato, G.T. & Flemer, D.A., 2002. Linkage between microzooplankton grazing and phytoplankton growth in a Gulf of Mexico Estuary, Estuaries, 25: 19-29.
- Muylaert, K., Mieghem, R.v., Sabbe, K., Tackx, M. & Vyverman, W., 2000. Dynamics and trophic roles of heterotrophic protists in the plankton of a freshwater tidal estuary, Hydrobiologia, 432: 25-36.
- Nagasaki, K., Ando, M., Imai, I., Itakura, S. & Ishida, Y., 1993. Virus-like particles in an apochlorotic flagellate in Hiroshima Bay, Japan, Mar. Ecol. Prog. Ser., 96: 307-310.
- Nagata, T., 1988. The microflagellate-picoplankton food linkage in the water column of the Lake Biwa, Limnol. Oceanogr., 33: 504-517.
- Nagata, T., 2000. Production mechanisms of dissolved organic matter. *In: Microbial Ecology of the Oceans*, Ed.: D.L. Kirchman, Wiley-Liss, New York, 121-152 pp.

- Nagata, T. & Kirchman, D.L., 1990. Filtration-induced release of dissolved free amino acids: application to cultures of marine protozoa, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 68: 1-5.
- Nagata, T. & Kirchman, D.L., 1991. Release of dissolved free and combined amino acids by bacterivorous marine flagellates, *Limnol. Oceanogr.*, 36: 433-443.
- Nagata, T. & Kirchman, D.L., 1992. Release of dissolved organic matter by heterotrophic protozoa: implications for microbial foodwebs, *Arch. Hydrobiol.*, 35: 99-109.
- Nagata, T. & Watanabe, Y., 1990. Carbon- and nitrogen-to-volume ratios of bacterioplankton grown under different nutritional conditions, *Appl. Environ. Microbiol.*, 56: 1303-1309.
- Nakamura, Y., Sasaki, S., Hiromi, J. & Fukami, K., 1993. Dynamics of picocyanobacteria in the Seto Inland Sea (Japan) during summer, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 96: 117-124.
- Nakano, S.-I., Manage, P.M., Nishibe, Y. & Kawabata, Z., 2001. Trophic linkage among heterotrophic nanoflagellates, ciliates and metazoan zooplankton in a hypereutrophic pond, *Aquat. Microb. Ecol.*, 25: 259-270.
- Navarro, J.M. & Widdows, J., 1997. Feeding physiology of *Cerastoderma edule* in response to a wide range of seston concentrations, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 152: 175-186.
- Nejstgaard, J.C., Gismervik, I. & Solberg, P.T., 1997. Feeding and reproduction by *Calanus finmarchicus*, and microzooplankton grazing during mesocosm blooms of diatoms and the coccolithophore *Emiliana huxley*, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 147: 197-217.
- Nelson, K.A., Leonard, L.A., Posey, M.H., Alphin, T.D. & Mallin, M.A., 2004. Using transplanted oyster (*Crassostrea virginica*) beds to improve water quality in small tidal creeks: a pilot study, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 298: 347-368.
- Neuer, S. & Cowles, T.J., 1994. Protist herbivory in the Oregon upwelling system, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 113: 147-162.
- Neves, R.J.J. & Martins, F.A., 1996. Modelação lagrangeana de transporte na Ria Formosa, 6ª Conferência Nacional do Ambiente, Aveiro, 11 p.
- Newell, S.Y. & Krambeck, C., 1995. Responses of bacterioplankton to tidal inundation of a saltmarsh in a flume and adjacent mussel enclosures, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 190: 79-95.
- Newell, S.Y., Sherr, B.F., Sherr, E.B. & Fallon, R.D., 1983. Bacterial response to presence of eukaryote inhibitors in water from a coastal marine environment. *Mar. Environ. Res.*, 10: 147-157.
- Newton, A., 1988. Produtividade e Poluição da Ria Formosa: Nutrientes e Clorofila a. Relatório final de um projecto de investigação realizado com o apoio da Comissão de Coordenação da Região do Algarve pela Universidade do Algarve, 94 p.
- Newton, A., 1995. The water quality of the Ria Formosa lagoon, Portugal, Dissertation submitted to the School of Ocean Sciences in candidacy for the degree of Doctor of Philosophy, Menai Bridge, 226 p.
- Newton, A. & Icely, J.D., *in press*. Oceanographic applications to eutrophication in tidal, coastal lagoon, the Ria Formosa, Portugal, *J. Coastal Res.*, SI 39

- Newton, A., Icely, J.D., Falcão, M., Nobre, A., Nunes, J.P., Ferreira, J.G. & Vale, C., 2003. Evaluation of eutrophication in the Ria Formosa coastal lagoon, Portugal, *Cont. Shelf Res.*, 23: 1945-1961.
- Newton, A. & Mudge, S.M., 2003. Temperature and salinity regimes in a shallow, mesotidal lagoon, the Ria Formosa, Portugal, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 57: 73-85.
- Newton, A. & Mudge, S.M., 2005. Lagoon-sea exchanges, nutrient dynamics and water quality management of the Ria Formosa (Portugal), *Est. Coast. Shelf Sci.*, 62: 405-414.
- Nielsen, T.G. & Hansen, B., 1995. Plankton community structure and carbon cycling on the western coast of Greenland during and after the sedimentation of a diatom bloom, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 125: 239-257.
- Nielsen, T.G. & Kiorboe, T., 1991. Effects of a storm event on the structure of the pelagic food web with special emphasis on planktonic ciliates, *J. Plankton Res.*, 13: 35-51.
- Nielsen, T.G. & Kiorboe, T., 1994. Regulation of zooplankton biomass and production in a temperate, coastal ecosystem. 2. Ciliates, *Limnol. Oceanogr.*, 39: 508-519.
- Nielsen, T.G. & Richardson, K., 1989. Food chain structure of the North Sea plankton communities: seasonal variations of the role of the microbial loop, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 56: 75-87.
- Nienhuis, P.H., 1992. Ecology of coastal lagoons in the Netherlands (Veerse Meere and Grevelingen), *Vie Milieu*, 42: 59-72.
- Ning, X., Cloern, J.E. & Cole, B.E., 2000. Spatial and temporal variability of picocyanobacteria *Synechococcus* sp. in San Francisco Bay, *Limnol. Oceanogr.*, 45: 695-702.
- Ning, X., Cloern, J.E., Li, W.K.W., Cai, Y. & Shi, J., 2005. Comparative analysis of bacterioplankton and phytoplankton in three ecological provinces of the northern South China Sea, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 293: 17-28.
- Ning, X. & Vault, D., 1992. Estimating *Synechococcus* spp. growth rates and grazing pressure by heterotrophic nanoplankton in the English Channel and the Celtic Sea, *Acta Oceanol. Sinica*, 11: 255-273.
- Nixon, S.W., 1982. Nutrient dynamics, primary production and fisheries yields in lagoons, *Oceanol. Acta*, SP: 357-371.
- Nixon, S.W. & Lee, V., 1981. The flux of carbon, nitrogen and phosphorus between coastal lagoons and offshore waters. *In: Coastal lagoon research, present and future*, Unesco, 325-348 pp.
- Noble, R.T. & Fuhrman, J.A., 1997. Virus decay and its cause in coastal waters, *Appl. Environ. Microbiol.*, 63: 77-83.
- Nogueira, E. & Figueiras, F.G., 2005. The microplankton succession in the Ría de Vigo revisited: species assemblages and the role of weather-induced hydrodynamic variability, *J. Mar. Sci.*, 54: 139-155.
- Nogueira, E., Ibanez, F. & Figueiras, F.G., 2000. Effect of meteorological and hydrographic disturbances on the microplankton community structure in the Ria de Vigo (NW Spain), *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 203: 23-45.

- Norén, F., Haamer, J. & Linddahl, O., 1999. Changes in the plankton community passing a *Mytilus edulis* mussel bed, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 191: 187-194.
- Norland, S., 1993. The relationship between biomass and volume of bacteria. *In: Handbook of methods in aquatic microbial ecology*, Eds.: P.F. Kemp, B.F. Sherr, E.B. Sherr and J.J. Cole, Lewis Publishers, Boca Raton, 303-307 pp.
- Not, F., Latasa, M., Marie, D., Cariou, T., Vaultot, D. & Simon, N., 2004. A single species, *Micromonas pusilla* (Prasinophyceae), dominates the eukaryotic picoplankton in the Western English Channel, *Appl. Environm. Microbiol.*, 70: 4064-4072.
- Nuccio, C., Melillo, C., Massi, L. & Innamorati, M., 2003. Phytoplankton abundance, community structure and diversity in the eutrophicated Orbetello lagoon (Tuscany) from 1995 to 2001, *Oceanol. Acta*, 26: 15-25.
- Nuzzi, R. & Waters, R.M., 2004. Long-term perspective on the dynamics of brown tide blooms in Long Island coastal bays, *Harmful Algae*, 3: 279-293.
- Obayashi, Y. & Tanoue, E., 2002. Growth and mortality rates of phytoplankton in the northwestern North Pacific estimated by the dilution method and HPLC pigment analysis, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 280: 33-52.
- Ochs, C.A. & Eddy, L.P., 1998. Effects of UV-A (320 to 399 nm) on grazing pressure of a marine heterotrophic nanoflagellate in strains of the unicellular cyanobacteria *Synechococcus* spp., *Appl. Environ. Microbiol.*, 64: 287-293.
- Odate, T., 1989. Seasonal changes in cell density of cyanobacteria and other picophytoplankton populations in Funka Bay, Japan, *Bull. Plankton Soc. Japan*, 36: 53-61.
- Odate, T. & Imai, K., 2003. Seasonal variation in chlorophyll-specific growth and microzooplankton grazing of phytoplankton in Japanese coastal water, *J. Plankton Res.*, 25: 1497-1505.
- Odate, T. & Maita, Y., 1990. Phagotrophic grazing by dinoflagellates on diatoms during the spring phytoplankton bloom in Funka Bay, *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 36: 142-144.
- Odate, T., Yanada, M., Mizuta, H. & Maita, Y., 1993. Phytoplankton carbon biomass estimated from the size-fractionated chlorophyll a concentration and cell density in the Northern coastal waters from spring bloom to summer, *Bull. Plankton Soc. Japan*, 39: 127-144.
- Officer, C.B., Smayda, T.J. & Mann, R., 1982. Benthic filter feeding: a natural eutrophication control, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 9: 203-210.
- Ohman, M.D. & Runge, J.A., 1994. Sustained fecundity when phytoplankton resources are in short supply: omnivory by *Calanus finmarchicus* in the Gulf of St Lawrence, *Limnol. Oceanogr.*, 39: 21-36.
- Ohman, M.D. & Snyder, R.A., 1991. Growth kinetics of the omnivorous oligotrich ciliate *Strombidium* sp., *Limnol. Oceanogr.*, 36: 922-935.
- Ojala, A., 1993. Effects of temperature and irradiance on the growth of two freshwater photosynthetic cryptophytes, *J. Phycol.*, 29: 278-284.

- O'Kelly, C.J., Sieracki, M.E., Their, E.C. & Hobson, I.C., 2003. A transient bloom of *Ostreococcus* (Chlorophyta, Prasinophyceae) in West Neck Bay, Long Island, New York, *J. Phycol.*, 39: 850-854.
- Oli, K., Wexels Riser, C., Wassmann, P., Ratkova, T., Arashkevich, E. & Pasternak, A., 2001. Vertical flux of biogenic matter during a Lagrangian study off the NW Spanish continental margin, *Prog. Oceanogr.*, 51: 443-466.
- Olson, R.J., Chisholm, S.W., Zettler, E.R. & Ambrust, E.V., 1990. Pigments, size, and distribution of *Synechococcus* in the North Atlantic and Pacific Oceans, *Limnol. Oceanogr.*, 35: 45-58.
- Olsson, P., Granéli, E., Carlsson, P. & Abreu, P., 1992. Structuring of a postspring phytoplankton community by manipulation of trophic interactions, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 158: 249-266.
- Ornolfsdottir, E.B., Lumsden, S.E. & Pinckney, J.L., 2004a. Nutrient pulsing as a regulator of phytoplankton abundance and community composition in Galveston Bay, Texas, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 303: 197-220.
- Ornolfsdottir, E.B., Lumsden, S.E. & Pinckney, J.L., 2004b. Phytoplankton growth-rate response to nitrate pulses in a shallow turbid estuary, Galveston Bay, Texas, *J. Plankton Res.*, 26: 325-339.
- OSPAR Commission, 2000. Quality Status Report 2000: Region IV - Bay of Biscay and Iberian Coast, OSPAR Commission, London, 134 + xiii pp.
- Ota, T. & Taniguchi, A., 2003. Standing crop of planktonic ciliates in the East China Sea and their potential grazing impact and contribution to nutrient regeneration, *Deep-Sea Res. II*, 50: 423-442.
- Otero, E., Culp, R., Noakes, J.E. & Hodson, R.E., 2000. Allocation of particulate organic carbon from different sources in two contrasting estuaries of southeastern USA, *Limnol. Oceanogr.*, 45: 1753-1763.
- Oviatt, C., Keller, A. & Reed, L., 2002. Annual primary production in Narragansett Bay with no bay-wide winter-spring phytoplankton bloom, *Est. Coastal Shelf Sci.*, 54: 1013-1026.
- Owen, R.W., Gíanesella-Galvão, S.F. & Kutner, M.B.B., 1992. Discrete, subsurface layers of the autotrophic ciliate *Mesodinium rubrum* off Brazil, *J. Plankton Res.*, 14: 97-105.
- Owens, O.v.H., Dresler, P., Crawford, C.C., Tyler, M.A. & Seliger, H.H., 1977. Phytoplankton cages for the measurement in situ of the growth rates of mixed natural populations, *Chesapeake Science*, 18: 325-333.
- Paasche, E. & Kristiansen, S., 1982. Ammonium regeneration by microzooplankton in the Oslofjord, *Mar. Biol.*, 69: 55-63.
- Pace, M.L., 1988. Bacterial mortality and the fate of bacterial production, *Hydrobiologia*, 159: 41-49.
- Padinha, C., Santos, R. & Brown, M.T., 2000. Evaluating environmental contamination in Ria Formosa (Portugal) using stress indexes of *Spartina maritima*, *Mar. Environ. Res.*, 49: 67-78.

- Painchaud, J., Lefaiivre, D., Therriault, J.-C. & Legendre, L., 1995. Physical processes controlling bacterial distribution and variability in the upper St. Lawrence estuary, *Estuaries*, 18: 433-444.
- Painchaud, J., Lefaiivre, D., Therriault, J.-C. & Legendre, L., 1996. Bacterial dynamics in the upper St. Lawrence estuary, *Limnol. Oceanogr.*, 41: 1610-1618.
- Painchaud, J. & Therriault, J.-C., 1989. Relationships between bacteria, phytoplankton and particulate organic carbon in the Upper St. Lawrence, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 56: 301-311.
- Pakulski, J.D., Assa, P., Jeffrey, W., Lyons, M., Waasenbergen, L.V., Mitchell, D. & Coffin, R., 1998. Influence of light on bacterioplankton production and respiration in a subtropical coral reef, *Aquat. Microb. Ecol.*, 14: 137-148.
- Palma, A.S., 1996. Variabilidade do fitoplâncton tóxico na costa portuguesa em 1992, 1993 e 1994, Relatório de Estágio profissionalizante para a obtenção do grau de Licenciatura em Biologia Vegetal Aplicada, 87 p.
- Palma, A.S., Vilarinho, M.G. & Moita, M.T., 1998. Interannual trends in the longshore variation of *Dinophysis* off the portuguese coast. *In: Harmful algae*, Eds.: B. Reguera, J. Blanco, M.L. Fernández and T. Wyatt, Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, 124-127 pp.
- Palumbo, A.V. & Ferguson, R.L., 1978. Distribution of suspended bacteria in the Newport River Estuary, North Carolina, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 7: 521-529.
- Palumbo, A.V., Ferguson, R. & Rublee, P., 1984. Size of suspended bacterial cells and association of heterotrophic activity with size fractions of particles in estuarine and coastal waters, *Appl. Environ. Microbiol.*, 48: 157-164.
- Paranjape, M.A., 1987. Grazing by microzooplankton in the eastern Canadian arctic in summer 1983, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 40: 239-246.
- Paranjape, M.A., 1990. Microzooplankton herbivory on the Grand Bank (Newfoundland, Canada): a seasonal study, *Mar. Biol.*, 107: 321-328.
- Park, G.S. & Choi, J.K., 1997. Microzooplankton assemblages: their distribution, trophic role and relationship to the environmental variables, *The Journal of the Korean Society of Oceanography*, 32: 145-155.
- Parsons, T.R., Stephens, K. & Strickland, J.D.H., 1961. On the chemical composition of eleven species of marine phytoplankters, *J. Fish. Res. Board Can.*, 18: 1001-1016.
- Parsons, T.R. & Takahashi, M., 1973. Environmental control of phytoplankton cell size, *Limnol. Oceanogr.*, 18: 511-515.
- Parsons, T.R., Takahashi, M. & Hargrave, B., 1977. *Biological Oceanographic Processes*, 2nd Ed., Pergamon Press, Oxford, 332 p.
- Parslow, J.S., Doucette, G.J., Taylor, F.J.R. & Harrison, P.J., 1986. Feeding by the zooflagellate *Pseudobodo* sp. on the picoplanktonic prasinomonad *Micromonas pusilla*, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 29: 237-246.

Paul, J.H., DeFlaun, M.F., Jeffrey, W.H. & David, A.W., 1988. Seasonal and diel variability in dissolved DNA and in microbial biomass and activity in a subtropical estuary, *Appl. Environ. Microbiol.*, 54: 718-727.

Pavillon, J.F. & Rassoulzadegan, F., 1980. Un aspect de la nutrition chez *Stenosemella ventricosa* (Tintinnide): absorption de quelques substances organiques marquées au ^{14}C , *J. Rech. Océanogr.*, 5: 53-61.

Payne, C.D. & Price, N.M., 1999. Effects of cadmium toxicity on growth and elemental composition of marine phytoplankton, *J. Phycol.*, 35: 293-302.

Pedros-Alió, C., Calderón-Paz, J.-I. & Gasol, J.M., 2000. Comparative analysis shows that bacterivory, not viral lysis, controls the abundance of heterotrophic prokaryotic plankton. *FEMS Microb. Ecol.*, 32: 157-165.

Pedros-Alió, C., Gasol, J.M. & Guerrero, R. 1987. On the ecology of a *Cryptomonas phaseolus* population forming a metalimnetic bloom in Lake Cisó, Spain: annual distribution and loss factors, *Limnol. Oceanogr.*, 32: 285-298.

Pelegri, S.P., Christaki, U., Dolan, J. & Rassoulzadegan, F., 1999. Particulate and dissolved organic carbon production by the heterotrophic nanoflagellate *Pteridomonas danica* Patterson and Fenchel, *Microb. Ecol.*, 37: 276-284.

Peliz, A.J. & Fiuza, A.F.G., 1999. Temporal and spatial variability of CZCS-derived phytoplankton pigment concentrations off the western Iberian Peninsula, *International Journal of Remote Sensing*, 20: 1363-1403.

Pennock, J.R., 1985. Chlorophyll distributions in the Delaware estuary: regulation by light-limitation, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 21: 711-725.

Pennock, J.R., 1987. Temporal and spatial variability in phytoplankton ammonium and nitrate uptake in the Delaware Estuary, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 24: 841-857.

Pennock, J.R. & Sharp, J.H., 1986. Phytoplankton production in the Delaware estuary: temporal and spatial variability, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 34: 143-155.

Pennock, J.R. & Sharp, J.H., 1994. Temporal alternation between light- and nutrient- limitation of phytoplankton production in a coastal plain estuary, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 111: 275-288.

Peralta, G., 2000. Estudios de crecimiento en *Zostera noltii* Hornem: dinámica estacional y aspectos ecofisiológicos, Tesis Doctoral, Universidad de Cadiz, Facultad de Ciencias del Mar, 205 p.

Peralta, G., Brun, F.G., Hernández, I., Vergara, J.J. & Pérez-Lloréns, J.L., 2005. Morphometric variations as acclimation mechanisms in *Zostera noltii* beds, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 64: 347-356.

Pérez, M.T., Dolan, J.R. & Fukai, E., 1997. Planktonic oligotrich ciliates in the NW Mediterranean: growth rates and consumption by copepods, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 155: 89-101.

Peters, F., 1994. Prediction of planktonic protistan grazing rates, *Limnol. Oceanogr.*, 39: 195-206.

Peters, R.H. & Downing, J.A., 1985. Empirical analysis of zooplankton filtering and feeding rates, *Limnol. Oceanogr.*, 29: 763-784.

- Peters, F. & Gross, T., 1994. Increased grazing rates of microplankton in response to small-scale turbulence, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 115: 299-307.
- Peters, F. & Marrasé, C., 2000. Effects of turbulence on plankton: an overview of experimental evidence and some theoretical considerations, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 205: 291-306.
- Peterson, W.T., 1986. The effects of seasonal variations in stratification on plankton dynamics in Long Island Sound. *In: Tidal mixing and plankton dynamics*, Eds.: J. Bowman, M. Yentch & W.T. Peterson, Springer-Verlag, Berlin, 297-320 pp.
- Petihakis, G., Triantafyllou, G., Koutsoubas, D., Allen, I. & Dounas, C., 1999. Modelling the annual cycles of nutrients and phytoplankton in a Mediterranean lagoon (Gialova, Greece), *Mar. Environ. Res.*, 48: 37-58.
- Phlips, E.J. & Badylak, S., 1996. Spatial variability in phytoplankton standing crop and composition in a shallow inner-shelf lagoon, Florida Bay, Florida, *Bull. Mar. Sci.*, 58: 203-216.
- Phlips, E.J., Badylak, S. & Grosskopt, T., 2002. Factors affecting the abundance of phytoplankton in a restricted subtropical lagoon, the Indian River Lagoon, Florida, USA, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 55: 385-402.
- Phlips, E.J., Badylak, S. & Lynch, T.C., 1999. Blooms of the picoplanktonic cyanobacterium *Synechococcus* in Florida Bay, a subtropical inner-shelf lagoon, *Limnol. Oceanogr.*, 44: 1166-1175.
- Phlips, E.J., Badylak, S., Youn, S. & Kelley, K., 2004. The occurrence of potentially toxic dinoflagellates and diatoms in a subtropical lagoon, the Indian River Lagoon, Florida, USA, *Harmful Algae*, 3: 39-49.
- Pick, F.R. & Bérubé, C., 1992. Diel cycles in the frequency of dividing cells of freshwater picocyanobacteria, *J. Plankton Res.*, 14: 1193-1198.
- Piehler, M.F., Twomy, L.J., Hall, N.S. & Paerl, H.W., 2004. Impacts of inorganic enrichment on phytoplankton community structure and function in Pamlico Sound, NC, USA, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 61: 197-209.
- Pierce, R.W. & Turner, J.T., 1992. Ecology of planktonic ciliates in marine food webs, *Reviews in Aquatic Science*, 6: 139-181.
- Pierce, R.W. & Turner, J.T., 1993. Global biogeography of marine tintinnids, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 94: 11-26.
- Pierce, R.W. & Turner, J.T., 1994. Plankton studies in Buzzards Bay, Massachusetts, USA. IV. Tintinnids, 1987 to 1988, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 112: 235-240.
- Pilkey, O.H., Neal, W.J., Monteiro, J.H. & Dias, J.M.A., 1989. Algarve Barrier Islands: a noncoastal-plain system in Portugal, *J. Coast. Res.*, 5: 239-261.
- Pinckney, J.L., Millie, D.F., Vinyard, B.T. & Paerl, H.W., 1997. Environmental controls of phytoplankton bloom dynamics in the Neuse River estuary (North Carolina, USA), *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54: 2491-2501.
- Pinckney, J.L., Paerl, H.W., Harrington, M.B. & Howe, K.E., 1998. Annual cycles of phytoplankton community-structure and bloom dynamics in the Neuse River Estuary, North Carolina, *Mar. Biol.*, 131: 371-381.

- Pinckney, J.L., Paerl, H.W., Haugen, E. & Tester, P.A., 2000. Responses of phytoplankton and *Pfisteria*-like zoospores to nutrient enrichment in the Neuse River Estuary, North Carolina, USA, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 192: 65-78.
- Pinhassi, J. & Hagstrom, A., 2000. Seasonal succession in marine bacterioplankton, *Aquat. Microb. Ecol.*, 21: 245-256.
- Pinto, I.J.M.P., 1993. Comunidades de Tintinídeos (Ciliophora, Tintinnina) na Costa Algarvia: um estudo pontual, Relatório de Estágio do Curso de Licenciatura em Biologia Marinha e Pescas, Universidade do Algarve, 61p.
- Pissarra, J.L., Cavaco, M.H., Manso, L. & Goes, M.C., 1993. Ciclos de produção planctónica, componente de oceanografia química, Campanha Verão 85, Rel. Téc. Cient. INIP, Lisboa, 69, 28 p.
- Pitcher, G.C., Walker, D.R., Mitchell-Innes, B.A. & Moloney, C.L., 1991. Short-term variability during an anchor station study in the southern Benguela upwelling system: phytoplankton dynamics, *Prog. Oceanogr.*, 28: 39-64.
- Pitta, P. & Giannakourou, A., 2000. Planktonic ciliates in the oligotrophic Eastern Mediterranean: vertical, spatial distribution and mixotrophy, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 194: 269-282.
- Pitta, P., Giannakourou, A. & Christaki, U., 2001. Planktonic ciliates in the oligotrophic Mediterranean Sea: longitudinal trends of standing stocks, distributions and analysis of food vacuole contents, *Aquat. Microb. Ecol.*, 24: 297-311.
- Platt, T., Subba Rao, D.V. & Irwin, B., 1983. Photosynthesis of picoplankton in the oligotrophic ocean, *Nature*, 301: 702-704.
- Pomeroy, L.R., 1974. The ocean's food web, a changing paradigm, *BioScience*, 24: 499-504.
- Pomeroy, L.R. & Deibel, D., 1986. Temperature regulation of bacterial activity during the spring bloom in Newfoundland coastal waters, *Science*, 233: 359-361.
- Pomeroy, L.R., Sheldon, J.E., Sheldon Jr., W.M. & Peters, F., 1995. Limits to growth and respiration of bacterioplankton in the Gulf of Mexico, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 117: 259-268.
- Pomeroy, L.R. & Wiebe, W.J., 1988. Energetics of microbial food webs, *Hydrobiologia*, 159: 7-18.
- Pomeroy, L.R. & Wiebe, W.J., 2001. Temperature and substrates as interactive limiting factors for marine heterotrophic bacteria, *Aquat. Microb. Ecol.*, 23: 187-204.
- Pommeruy, M., Cormier, M., Brunel, L. & Breton, M., 1987. Étude de la flore bactérienne d'un estuaire breton (Élorn, rade de Brest, France), *Oceanol. Acta*, 10: 187-196.
- Pond, S. & Pickard, G.L., 1991. *Introductory dynamical oceanography*, 2nd Ed., Pergamon Press, 329p.
- Poole, H.H. & Atkins, W.R.G., 1929. Photoelectric measurement of submarine illumination throughout the year, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 16: 297-324.

- Popovich, C.A. & Gayoso, A.M., 1999. Effect of irradiance and temperature on the growth rate of *Thalassiosira curviseriata* Takano (Bacillariophyceae), a bloom diatom in Bahía Blanca estuary (Argentina), *J. Plankton Res.*, 21: 1101-1110.
- Poremba, K., Tillmann, U. & Hesse, K.J., 1999. Distribution patterns of bacterioplankton and chlorophyll-a in German Wadden Sea, *Helg. Mar. Res.*, 53: 28-35.
- Porter, K.G., 1972. A method for the in situ study of zooplankton grazing effects on algal species composition and standing crop, *Limnol. Oceanogr.*, 17: 913-917.
- Porter, K.G. & Feig, Y.S., 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora, *Limnol. Oceanogr.*, 25: 943-948.
- Porter, K.G., Sherr, E.B., Sherr, B.F., Pace, M. & Sanders, R.W., 1985. Protozoa in planktonic food webs, *J. Protozool.*, 32: 409-415.
- Posch, T. & Arndt, H., 1996. Uptake of sub-micrometer- and micrometer- sized detrital particles by bacterivorous and omnivorous ciliates, *Aquat. Microb. Ecol.*, 10: 45-53.
- Posch, T., Loferer-Krobbacher, M., Gao, G., Alfreider, A., Pernthaler, J. & Psenner, R., 2001. Precision of bacterioplankton biomass determination: a comparison of two fluorescent dyes, and of allometric and linear volume-to-carbon conversion factors, *Aquat. Microb. Ecol.*, 25: 55-63.
- Poulet, S.A., Ianora, A., Miralto, A. & Meijer, L., 1994. Do diatoms arrest embryonic development in copepods?, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 111: 79-86.
- Prakash, A., Skoglund, L., Rystad, B. & Jensen, A., 1973. Growth and cell-size distribution of marine planktonic algae in batch and dialysis cultures, 30: 143-155.
- Preen, K. & Kirchman, D.L., 2004. Microbial respiration and production in the Delaware Estuary, *Aquat. Microb. Ecol.*, 37: 109-119.
- Prézelin, B.B., Glover, H.E. & Campbell, L., 1987. Effects of light intensity and nutrient availability on diel patterns of cell metabolism and growth in populations of *Synechococcus* spp., *Mar. Biol.*, 95: 469-480.
- Price, N.M., Harrison, P.J., Landry, M.R., Azam, F. & Hall, K.J.F., 1986. Toxic effects of latex and Tygon tubing on marine phytoplankton, zooplankton and bacteria, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 34: 41-49.
- Prieto, L., García, C.M., Corzo, A., Segura, J.R. & Echevarría, F., 1999. Phytoplankton, bacterioplankton and nitrate reductase activity distribution in relation to physical structure in the northern Alborán Sea and Gulf of Cadiz (southern Iberian Peninsula), *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 15: 401-411.
- Prins, T.C., Smaal, A.C. & Dame, R.F., 1998. A review of the feedbacks between bivalve grazing and ecosystem processes, *Aquat. Ecol.*, 31: 349-359.
- Probyn, T., Pitcher, G., Pienaar, R. & Nuzzi, R., 2001. Brown tides and mariculture in Saldanha Bay, South Africa, *Mar. Poll. Bull.*, 42: 405-408.
- Proctor, L.M. & Fuhrman, J.A., 1990. Viral mortality of marine bacteria and cyanobacteria, *Nature*, 343: 60-62.

Psenner, R., 1993. Determination of size and morphology of aquatic bacteria by automated image analysis. *In: Handbook of methods in aquatic microbial ecology*, Eds.: P.F. Kemp, B.F. Sherr, E.B. Sherr and J.J. Cole, Lewis Publishers, Boca Ratón, 339-345 pp.

Putland, J.N., 2000. Microzooplankton herbivory and bacterivory in Newfoundland coastal waters during spring, summer and winter, *J. Plankton Res.*, 22: 253-277.

Putland, J.N. & Rivkin, R.B., 1999. Influence of storage mode and duration on the microscopic enumeration of *Synechococcus* from a cold coastal ocean environment, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 17: 191-199.

Putt, M., 1990a. Abundance, chlorophyll content and photosynthetic rates of ciliates in the Nordic Seas during summer, *Deep-Sea Res.*, 37: 1713-1731.

Putt, M. & Stoecker, D.K., 1989. An experimentally determined carbon:volume ratio for marine "oligotrichous" ciliates from estuarine and coastal waters, *Limnol. Oceanogr.*, 34: 1097-1103.

Qian, Y., Jochens, A.E., Kennicutt III, M.C. & Biggs, D.C., 2003. Spatial and temporal variability of phytoplankton biomass and community structure over the continental margin of the northeast Gulf of Mexico based on pigment analysis, *Cont. Shelf Res.*, 23: 1-17.

Quéguiner, B. & Tréguer, P., 1984. Studies on the phytoplankton in the Bay of Brest (Western Europe). Seasonal variations in composition, biomass and production in relation to hydrological and chemical features (1981-1982), *Botanica Marina*, XXVII: 449-459.

Quevedo, M. & Anadón, R., 2000. Spring microzooplankton composition, biomass and potential grazing in the central Cantabrian coast (southern Bay of Biscay), *Oceanol. Acta*, 23: 297-309.

Raby, D., Mingelbier, M., Dodson, J.J., Klein, B., Lagadeuc, Y. & Legendre, L., 1997. Food-particle size and selection by bivalve larvae in a temperate embayment, *Mar. Biol.*, 127: 665-672.

Rassoulzadegan, F., 1977. Évolution annuelle des Ciliés pélagiques en Méditerranée nord-occidentale. II. Ciliés Oligotriches. Tintinnides (Tintinnina), *Inv. Pesq.*, 43: 417-448.

Rassoulzadegan, F., 1982. Dependence of grazing rate, gross growth efficiency and food size range on temperature in a pelagic oligotrichous ciliate *Lohmaniella spiralis* Leeg., fed on naturally occurring particulate matter, *Ann. Inst. Oceanogr.*, 58: 177-184.

Rassoulzadegan, F., 1993. Protozoan patterns in the Azam-Ammerman's bacteria-phytoplankton mutualism. *In: Trends in Microbial Ecology*, Eds.: R. Guerero and C. Pedrós-Alió, Spanish Society for Microbiology, 435-439 pp.

Rassoulzadegan, F. & Gostan, J., 1976. Répartition des ciliés pélagiques dans les eaux de Villefranche sur Mer. Remarques sur la dispersion du microzooplancton en mer et à l'intérieur des échantillons dénombrés par la méthode d'Utermohl, *Ann. Inst. Océanogr.*, 52: 175-188.

Rassoulzadegan, F., Laval-Peuto, M. & Sheldon, R.W., 1988. Partitioning of the food of marine ciliates between pico and nanoplankton, *Hydrobiologia*, 159: 75-88.

Ray, R.T., Haas, L.W. & Sieracki, M.E., 1989. Autotrophic picoplankton dynamics in a Chesapeake Bay sub-estuary, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 52: 273-285.

Raymond, P.A. & Bauer, J.E., 2000. Bacterial consumption of DOC during transport through a temperate estuary, *Aquat. Microb. Ecol.*, 22: 1-12.

- Raymont, J.E.G., 1980. Plankton and productivity in the Oceans. Vol 1 Phytoplankton, 2nd Ed., Pergamon Press, Oxford, 489 p.
- Raven, J.A., 1986. Physiological consequences of extremely small size for autotrophic organisms in the sea. *In: Photosynthetic picoplankton*, Eds.: T. Platt and W.K.W. Li, Can. Bull. Fish. Aquat. Sci., 214: 1-70.
- Reckermann, M. & Veldhuis, M.J.W., 1997. Trophic interactions between picophytoplankton and micro- and nanozooplankton in the western Arabian Sea during the NE monsoon 1993, *Aquat. Microb. Ecol.*, 12: 263-273.
- Redfield, A.C., Ketchum, B.H. & Richards, F.A., 1963. The influence of organisms in the composition of seawater. *In: The Sea*, vol II, Ed.: M.N. Hill, Wiley, 26-77 pp.
- Relexans, J.C., Meybeck, M., Billen, G., Brugeaille, M., Etcheber, H. & Somville, M., 1988. Algal and microbial processes involved in particulate organic matter dynamics in the Loire estuary, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 27: 625-644.
- Relvas, P.J., 1985. Contribuição para o estudo da energética de Portugal Continental: radiação solar, Relatório de Estágio Científico da Licenciatura em Física, Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, 157 p.
- Relvas, P.J., 1999. The physical oceanography of the Cape São Vicente upwelling region observed from sea, land and space, Thesis for the degree of Doctor of Philosophy, University of Wales, 244 p.
- Relvas, P. & Barton, E.D., 2002. Mesoscale patterns in the Cape São Vicente (Iberian Peninsula) upwelling region, *J. Geophys. Res.*, 107 (C10): 28-1 - 28-23.
- Relvas, P. & Barton, E.D., 2005. A separated jet and coastal counterflow during upwelling relaxation off Cape São Vicente (Iberian Peninsula), *Cont. Shelf Res.*, 25: 29-49.
- Rengefors, K., & Legrand, C., 2001. Toxicity in *Peridinium aciculiferum* - an adaptive strategy to outcompete other winter phytoplankton?, *Limnol. Oceanogr.*, 46: 1990-1997.
- Renk, H., Ochocki, S., Zalewski, M. & Chmielowski, H., 2001. Environmental factors controlling primary production in the Polish part of the Vistula Lagoon, *Bulletin of the Sea Fisheries Institute*, 1(152): 77-95.
- Revelante, N. & Gilmartin, M., 1976. The effect of Po River discharge on phytoplankton dynamics in the Northern Adriatic Sea, *Mar. Biol.*, 34: 259-271.
- Revelante, N. & Gilmartin, M., 1983. Microzooplankton distribution in the Northern Adriatic Sea with emphasis on the relative abundance of ciliated protozoans, *Oceanol. Acta*, 6: 407-415.
- Revelante, N. & Gilmartin, M., 1987. Seasonal cycle of the ciliated protozoan and micrometazoan biomass in a Gulf of Maine Estuary, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 25: 581-598.
- Revelante, N. & Gilmartin, M., 1990. Vertical water column resource partitioning by a ciliated protozoan population under stratified conditions in the northern Adriatic, *J. Plankton Res.*, 12: 89-107.
- Revelante, N. & Gilmartin, M., 1992. The lateral advection of particulate organic matter from the Po Delta region during summer stratification, and its implications for the Northern Adriatic, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 35: 191-212.

Revelante, N., Gilmartin, M. & Smodlaka, N., 1985. The effects of Po River induced eutrophication on the distribution and community structure of ciliated protozoan and micrometazoan populations in the northern Adriatic Sea, *J. Plankton Res.*, 7: 461-471.

Revilla, M., Iriarte, A. & Orive, E., 2000. Bacterial and phytoplankton dynamics along a trophic gradient in a shallow estuary, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 50: 297-313.

Reynolds, C.S., 1997. Vegetation processes in the pelagic: a model for ecosystem theory Excellence in Ecology, Ecology Institute, Germany, 371 p.

Reynolds, C.S. & Smayda, T.J., 1998. Principles of species selection and community assembly in the phytoplankton: further explorations of the Mandala. *In: Harmful algae*, Eds.: B. Reguera, J. Blanco, M.L. Fernández and T. Wyatt, Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, 8-10 pp.

Rheinheimer, G., 1994. Aquatic Microbiology, 4th Ed., John Wiley & Sons, Chichester, 363 p.

Rheinheimer, G. & Schmaljohann, R., 1983. Investigations on the upwelling and polluted rivers on the microflora of the North-eastern Atlantic off Portugal, I. Size and composition of bacterial population. *Bot. Mar.*, XXVI: 137-152.

Rhodes, M.W., Anderson, I.C. & Kator, H.I., 1983. *In situ* development of sublethal stress in *Escherichia coli*: effects on enumeration, *Appl. Environ. Microbiol.*, 45: 1870-1976.

Riaux, C., 1981. Tidal variations in phytoplankton biomass and seston in a Northern Brittany estuary: "ebb-flow" asymmetry, *Kieler Meeresforsch.*, 5: 274-277.

Riaux, C. & Douvillé, J.-L., 1980. Short-term variation in phytoplankton biomass in a tidal estuary in Northern Brittany, *Est. Coastal Shelf Sci.*, 10: 85-92.

Ribeiro, A.C., Peliz, A. & Santos, A.M.P., 2005. A study of the response of chlorophyll-a biomass to a winter upwelling event off Western Iberia using SeaWiFS and in situ data, *J. Mar. Syst.*, 53: 87-107.

Ricard, M. 1987. Atlas du phytoplancton marin. Vol II. Bacillariophycées (Diatomées), Editions du CNRS, Paris, p.

Ricci, N. & Verni, F., 1994. Experimental perturbations of the *Litonotus-Euplotes* predator-prey system, *Zoological Science*, 11: 399-406.

Riegman, R., Kuipers, B.R., Noordeloos, A.A.M. & Witte, H.J., 1993. Size-differential control of phytoplankton and the structure of plankton communities, *Neth. J. Sea Res.*, 31: 255-265.

Riemann, B., 1984. Determining growth rates of natural assemblages of freshwater bacteria by means of ³H-thymidine incorporation into DNA: comments on methodology, *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 19: 67-80.

Riemann, B., Nielsen, T.G., Horsted, S.J., Bjornsen, P.K. & Pock-Steen, J., 1988. Regulation of phytoplankton biomass in estuarine enclosures, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 48: 205-215.

Riemann, B., Sorensen, H.M., Bjornsen, P.K., Horsted, S.J., Jensen, L.M., Nielsen, T.G. & Sondergaard, M., 1990. Carbon budgets of the microbial foodweb in estuarine enclosures, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 65: 159-170.

- Riley, G.A., 1957. Phytoplankton of the North Central Sargasso Sea, *Limnol. Oceanogr.*, 2: 252-270.
- Rivkin, R.B., 1986. Radioisotopic method for measuring cell division rates of individual species of diatoms from natural populations, *Appl. Environ. Microbiol.*, 51: 769-775.
- Rivkin, R.B., Putland, J.N., Anderson, M.R. & Deibel, D., 1999. Microzooplankton bacterivory and herbivory in the NE subarctic Pacific, *Deep-Sea Res II*, 46: 2579-2618.
- Robertson, J.R., 1983. Predation by estuarine zooplankton on tintinnid ciliates, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 16: 27-36.
- Robles-Jarero, G. & Lara-Lara, J.R., 1993. Phytoplankton biomass and primary productivity by size classes in the Gulf of Tehuantepec, México, *J. Plank. Res.*, 15:1341-1358.
- Roden, C.M., 1984. The 1980/1981 phytoplankton cycle in the coastal waters off Connemara, Ireland, *Est. Coastal Shelf Sci.*, 18: 485-497.
- Roden, C.M., 1994. Chlorophyll blooms and the spring/neap tidal cycle: observations at two stations on the coast of Connemara, Ireland, *Mar. Biol.*, 118: 209-213.
- Roden, C.M., Rodhouse, P.G., Hansey, M.P., McMahon, T., Ryan, T.H. & Mercer, J.P., 1987. Hydrography and the distribution of phytoplankton in Killary Harbour: a fjord in western Ireland, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 67: 359-371.
- Rodríguez, F., Fernández, E., Head, R.N., Harbour, D.S., Bratbak, G., Heldal, M. & Harris, R.P., 2000. Temporal variability of viruses, bacteria, phytoplankton and zooplankton in the western English Channel off Plymouth, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 80: 575-586.
- Rodriguez, V. & Guerrero, F.J., 1994. Chlorophyll-a of size fractionated summer phytoplankton blooms at a coastal station in Malaga Bay, Alboran Sea, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 39: 413-419.
- Rodríguez, F., Pazos, Y., Maneiro, J. & Zapata, M., 2003. Temporal variation in phytoplankton assemblages and pigment composition at a fixed station of the Ria de Pontevedra (NW Spain), *Est. Coast. Shelf Sci.*, 58: 499-515.
- Rodriguez, G.G., Phipps, D., Ishiguro, K. & Ridgway, H.F., 1992. Using a fluorescent redox probe for direct visualisation of actively respiring bacteria, *Appl. Environ. Microb.*, 58: 1801-1810.
- Roelke, D.L., Cifuentes, L.A. & Eldridge, P.M., 1997. Nutrient and phytoplankton dynamics in a sewage-impacted gulf coast estuary: a field test of the PEG-model and equilibrium resource competition theory, *Estuaries*, 20: 725-742.
- Roff, J.C., Turner, J.T., Webber, M.K. & Hopcroft, R.R., 1995. Bacterivory by tropical copepod *nauplii*: extent and possible significance, *Aquat. Microb. Ecol.*, 9: 165-175.
- Roman, M.R., Ducklow, H.W., Fuhrman, J.A., Garside, C., Libert, P.M., Malone, T.C. & McManus, G.B., 1988. Production, consumption and nutrient cycling in a laboratory mesocosm, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 42: 39-52.
- Roseta, C.H. & McManus, G.B., 2003. Feeding by ciliates on two harmful algal bloom species, *Pymnesium parvum* and *Prorocentrum minimum*, *Harmful Algae*, 2: 109-126.

- Rousseau, V., Becquevort, S., Parent, J.-Y., Gasparini, S., Daro, M.-D., Tackx, M. & Lancelot, C., 2000. Trophic efficiency of the planktonic food web in a coastal ecosystem dominated by *Phaeocystis* colonies, *J. Sea Res.*, 43: 357-372.
- Roy, S., Chanut, J.-P., Gosselin, M. & Sime-Ngando, T., 1996. Characterization of phytoplankton communities in the lower St. Lawrence estuary using HPLC-detected pigments and cell microscopy, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 142: 55-73.
- Rublee, P.A., Merkel, S.M. & Faust, M.A., 1983. Nutrient flux in the Rhode River: tidal transport of microorganisms in brackish marshes, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 17: 669-680.
- Rublee, P.A., Merkel, S.M., Faust, M.A. & Miklas, J., 1984. Distribution and activity of bacteria in the headwaters of the Rhode River estuary, Maryland, USA, *Microb. Ecol.*, 10: 243-255.
- Rudek, J., Paerl, H.W., Mallin, M.A. & Bates, P.W., 1991. Seasonal and hydrological control of phytoplankton nutrient limitation in the lower Neuse River estuary, North Carolina, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 75: 133-142.
- Ruiz, A., Franco, J. & Villate, F., 1998. Microzooplankton grazing in the Estuary of Mundaka, Spain, and its impact on phytoplankton distribution along the salinity gradient, *Aquat. Microb. Ecol.*, 14: 281-288.
- Runge, J.A. & Ohman, M.D., 1982. Size fractionation of phytoplankton as an estimate of food available to herbivores, *Limnol. Oceanogr.*, 27: 570-576.
- Safi, K.A. & Hal, J.A., 1999. Mixotrophic and heterotrophic nanoflagellate grazing in the convergence zone east of New Zealand, *Aquat. Microb. Ecol.*, 20: 83-93.
- Saito, H., Suzuki, K., Hinuma, A., Ota, T., Fukami, K., Kiyosawa, H., Saino, T. & Tsuda, A., 2005. Response of microzooplankton to in situ iron fertilization in the western subarctic Pacific (SEEDS), *Prog. Oceanogr.*, 64: 223-236.
- Sakka, A., Legendre, L., Gosselin, M., LeBlanc, B., Delesalle, B. & Price, N.M., 1999. Nitrate, phosphate, and iron limitation in the lagoon of Takapoto Atoll (Tuamotu Archipelago, French Polynesia), *Aquat. Microb. Ecol.*, 19: 149-161.
- Sakshaug, E., 1977. Limiting nutrients and maximum growth rates for diatoms in Narragansett Bay, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 28: 109-123.
- Salles, P., 2001. Hydrodynamic controls on multiple tidal inlet persistence, Ph.D. Thesis, MIT/WHOI, 272 p.
- Salles, P., Voulgaris, G. & Aubrey, D.G., 2005. Contribution of nonlinear mechanisms in the persistence of multiple tidal inlet systems, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 65: 475-491.
- Sampayo, M.A.M. & Cabeçadas, G., 1981. Occurrence of red water off Algarve, *Bol. Inst. Nac. Invest. Pescas, Lisboa*, 5: 63-87.
- Samuelsson, K. & Andersson, A., 2003. Predation limitation in the pelagic microbial food web in an oligotrophic aquatic system, *Aquat. Microb. Ecol.*, 30: 239-250.
- Sandberg, J., Andersson, A., Johansson, S. & Wikner, J., 2004. Pelagic food web structure and carbon budget in the northern Baltic Sea: potential importance of terrigenous carbon, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 268: 13-29.

- Sanders, R.W., 1987. Tintinnids and other microzooplankton - seasonal distributions and relationships to resources and hydrography in a Maine estuary, *J. Plankton Res.*, 9: 65-77.
- Sanders, R.W., 1991a. Mixotrophic protists in marine and freshwater ecosystems, *J. Protozool.*, 38: 76-81.
- Sanders, R.W., 1991b. Trophic strategies among heterotrophic flagellates. *In: The biology of free-living heterotrophic flagellates*, Eds.: D.J. Patterson and J. Larsen, Clarendon Press, Oxford, 21-38 pp.
- Sanders, R.W., 1995. Seasonal distributions of the photosynthesizing ciliates *Laboea strobila* and *Myrionecta rubra* (= *Mesodinium rubrum*) in an estuary of the Gulf of Maine, *Aquat. Microb. Ecol.*, 9: 237-242.
- Sanders, R.W., Berninger, U.-G., Lim, E.L., Kemp, P.F. & Caron, D.A., 2000. Heterotrophic and mixotrophic nanoplankton predation on picoplankton in the Sargasso Sea and on Georges Bank, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 192: 103-118.
- Sanders, R.W., Caron, D.A. & Ulrike-Berninger, G., 1992. Relationship between bacteria and heterotrophic nanoplankton in marine and fresh waters: an inter-ecosystem comparison, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 86: 1-14.
- Santos, A.M.P., Kazmin, A.S. & Peliz, A., 2005. Decadal changes in the Canary upwelling system as revealed by satellite observations, and their impact in the productivity, *J. Mar. Res.*, 63: 359-379.
- Santos, R., Silva, J., Alexandre, A., Navarro, N., Barrón, C. & Duarte, C., 2004. Ecosystem metabolism and carbon fluxes of a tidally-dominated coastal lagoon, *Estuaries*, 27: 977-985.
- Sanudo-Wilhelmy, S.A. & Taylor, G.T., 1999. Bacterioplankton dynamics and organic carbon partitioning in the lower Hudson River estuary, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 182: 17-27.
- Sarthou, G., Timmermans, K.R., Blain, S. & Tréguer, P., 2005. Growth physiology and fate of diatoms in the ocean: a review, *J. Sea Res.*, 53: 25-42.
- Sautour, B., Artigas, L.F., Delmas, D., Herbland, A. & Laborde, P., 2000. Grazing impact of micro- and mesozooplankton during a spring situation in coastal waters off the Gironde estuary, *J. Plankton Res.*, 22: 531-552.
- Scavia, D. & Laird, G.A., 1987. Bacterioplankton in Lake Michigan: dynamics, controls, and significance to carbon flux, *Limnol. Oceanogr.*, 32: 1017-1033.
- Schluter, L., 1998. The influence of nutrient addition on growth rates of phytoplankton groups, and microzooplankton grazing rates in a mesocosm experiment, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 228: 53-71.
- Schnepf, E. & Kuhn, S.F., 2000. Food uptake and fine structure of *Cryothecomonas longipes* sp. nov., a marine nanoflagellate incertae sedis feeding phagotrophically on large diatoms, *Helgol Mar Res.*, 54: 18-32.
- Schultz, J.S. & Gerhardt, P., 1969. Dialysis culture of micro-organisms: design, theory and results, *Bact. Rev.*, 33: 1-47.

- Schultz, G.E., White III, E.D. & Ducklow, H.W., 2003. Bacterioplankton dynamics in the York River estuary: primary influence of temperature and freshwater inputs, *Aquat. Microb. Ecol.*, 30: 135-148.
- Schweikert, M. & Schepf, E., 1997. Light and electron microscopical observations on *Pirsonia punctigerae* spec. nov., a nanoflagellate feeding on marine centric diatom *Thalassiosira punctigera*, *Europ. J. Protistol.*, 33: 168-177.
- Sellner, K.G., Lacouture, R.V., Cibik, S.J., Brindley, A. & Brownlee, S.G., 1991. Importance of a winter microflagellate bloom in the Patuxent River estuary, *Est. Coastal Shelf Sci.*, 32: 27-42.
- Sellner, K.G., Selner, S.G., Lacouture, R.V.: & Magnien, R.E., 2001. Excessive nutrients select for dinoflagellates in the stratified Patapsco River estuary: Margalef reigns, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 220: 93-102.
- Sellner, K.G., Zingmark, R.G. & Miller, T.G., 1976. Interpretations of the ¹⁴C method of measuring the total annual production of phytoplankton in a South Carolina estuary, *Bot. Mar.*, XIX: 119-125.
- Serret, P., Fernández, E., Sostres, J.A. & Anadón, R., 1999. Seasonal compensation of microbial production and respiration in a temperate sea, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 187: 43-57.
- Setälä, O. & Kivi, K., 2003. Planktonic ciliates in the Baltic Sea in summer: distribution, species association and estimated grazing impact, *Aquat. Microb. Ecol.*, 32: 287-297.
- Shalapyonok, A., Olson, R.J., Shalapyonok, L.S., 2001. Arabian Sea phytoplankton during the Southwest and Northeast Monsoons 1995: composition, size structure, and biomass from individual cell properties measured by flow cytometry, *Deep-Sea Res. II*, 48: 1231-1261.
- Shapiro, L.P. & Guillard, R.R.L., 1986. Physiology and ecology of the marine eukaryotic ultraplankton. *In: Photosynthetic Picoplankton*, Eds.: T. Platt and W.K.W. Li, *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, 214: 371-389.
- Shapiro, L. P. & Haugen, E.M., 1988. Seasonal distribution and temperature tolerance of *Synechococcus* in Boothbay Harbor, Maine, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 26: 517-525.
- Sharp, J.H., Perry, M.J., Renger, E.H. & Eppley, R.W., 1980. Phytoplankton rate processes in the oligotrophic waters of the central North Pacific Ocean, *J. Plankton Res.*, 2: 335-353.
- Sheldon, R.W., Nival, P. & Rassoulzadegan, F., 1986. An experimental investigation of a flagellate-ciliate-copepod food chain with some observations relevant to the linear biomass hypothesis, *Limnol. Oceanogr.*, 31: 184-188.
- Sherr, E.B., 1988. Direct use of high molecular weight polysaccharides by heterotrophic flagellates, *Nature*, 335: 348-351.
- Sherr, B.F., del Giorgio, P. & Sherr, E.B., 1999. Estimating abundance and single-cell characteristics of respiring bacteria via the redox dye CTC. *Aquat. Microb. Ecol.*, 18: 117-131.
- Sherr, E.B., Rassoulzadegan, F. & Sherr, B.F., 1989a. Bacterivory by pelagic choreotrichous ciliates in coastal waters of the N. W. Mediterranean Sea, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 55: 235-240.
- Sherr, E.B. & Sherr, B.F., 1987. High rates of consumption of bacteria by pelagic ciliates, *Nature*, 325: 710-711.

- Sherr, E.B. & Sherr, B.F., 1988. Role of microbes in pelagic food webs: a revised concept, *Limnol. Oceanogr.*, 35: 1225-1227.
- Sherr, E.B. & Sherr, B.F., 2000. Marine microbes: an overview. *In*: D.L. Kirchman, *Microbial Ecology of the Oceans*, New York, Wiley-Liss, 13-46 pp.
- Sherr, E.B., Sherr, B.F. & Albright, L.J., 1987a. Bacteria: link or sink?, *Science*, 235: 88-89
- Sherr, B.F., Sherr, E.B., Andrew, T.L., Fallon, R.D. & Newell, S.Y., 1986a. Trophic interactions between heterotrophic Protozoa and bacterioplankton in estuarine water analyzed with selective metabolic inhibitors, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 32: 169-179.
- Sherr, B.F., Sherr, E.B. & Berman, T., 1983. Grazing, growth, and ammonium excretion rates of a heterotrophic microflagellate fed with four species of bacteria, *Appl. Environ. Microbiol.*, 45: 1196-1201.
- Sherr, B.F., Sherr, E.B. & Fallon, R.D., 1987b. Use of monodispersed, fluorescently labeled bacteria to estimate in situ protozoan bacterivory. *Appl. Environ. Microbiol.*, 53: 958-965.
- Sherr, E.B., Sherr, B.F., Fallon, R.D. & Newell, S.Y., 1986b. Small, aloricate ciliates as a major component of the marine heterotrophic nanoplankton, *Limnol. Oceanogr.*, 31: 177-183.
- Sherr, E.B., Sherr, B.F. & Fessenden, L., 1997. Heterotrophic protists in the Central Arctic Ocean, *Deep-Sea Res. II*, 44: 1665-1682.
- Sherr, B.F., Sherr, E.B. & Hopkinson, C.S., 1988. Trophic interactions within pelagic microbial communities: indications of feedback regulation of carbon flow, *Hydrobiologia*, 159: 19-26.
- Sherr, E.B., Sherr, B.F. & McDaniel, J., 1991. Clearance rates of <6 μm fluorescently labeled algae (FLA) by estuarine protozoa: potential grazing impact of flagellates and ciliates, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 69: 81-92.
- Sherr, B.F., Sherr, E.B. & McDaniel, J., 1992. Effect of protistan grazing on the frequency of dividing cells in bacterioplankton assemblages, *Appl. Environ. Microbiol.*, 58: 2381-2385.
- Sherr, B.F., Sherr, E.B. & Newell, S., 1984. Abundance and productivity of heterotrophic nanoplankton in Georgia coastal waters, *J. Plankton Res.*, 6: 195-202.
- Sherr, E.B., Sherr, B.F. & Paffenhofer, 1986c. Phagotrophic protozoa as food for metazoans: a "missing" trophic link in marine pelagic food webs?, *Mar. Microb. Food Webs*, 1: 61-80.
- Sherr, B.F., Sherr, E.B. & Pedrós-Alió, C., 1989b. Simultaneous measurement of bacterioplankton production and protozoan bacterivory in estuarine water, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 54: 209-219.
- Sherr, E.B., Sherr, B.F. & Wheeler, P.A., 2005. Distribution of coccoid cyanobacteria and small eukaryotic phytoplankton in the upwelling ecosystem off the Oregon coast during 2001 and 2002, *Deep-Sea Res. II*, 52: 317-330.
- Sherry, N.D. & Wood, A.M., 2001. Phycoerythrin-containing picocyanobacteria in the Arabian Sea in February 1995: diel patterns, spatial variability, and growth rates, *Deep-Sea Res. II*, 48: 1263-1283.

- Shiah, F.-K. & Ducklow, H.W., 1994a. Temperature and substrate regulation of bacterial abundance, production, and specific growth rate in Chesapeake Bay, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 103: 297-308.
- Shiah, F.-K. & Ducklow, H.W., 1994b. Temperature regulation of heterotrophic bacterioplankton abundance, production, and specific growth rate in Chesapeake Bay, *Limnol. Oceanogr.*, 39: 1243-1258.
- Shiah, F.-K. & Ducklow, H.W., 1995a. Multiscale variability in bacterioplankton abundance, production, and specific growth rate in a temperate salt-marsh tidal creek, *Limnol. Oceanogr.*, 40: 55-66.
- Shiah, F.-K. & Ducklow, H.W., 1995b. Regulation of bacterial abundance and production by substrate supply and bacterivory: a mesocosm study, *Microb. Ecol.*, 30: 239-255.
- Shiah, F.-K. & Ducklow, H.W., 1997. Bacterioplankton growth responses to temperature and chlorophyll variations in estuaries measured by thymidine:leucine incorporation ratio, *Aquat. Microb. Ecol.*, 13: 151-159.
- Shiah, F.-K., Gong, G.-C. & Chen, C.-C., 2003. Seasonal and spatial variation of bacterial production in the continental shelf of the East China Sea: possible controlling mechanisms and potential roles in carbon cycling, *Deep-Sea Res. II*, 50: 1295-1309.
- Shiah, F.-K., Liu, K.-K. & Gong, G.-C., 1999. Temperature *versus* substrate limitation of heterotrophic bacterioplankton production across trophic and temperature gradients in the East China Sea, *Aquat. Microb. Ecol.*, 17: 247-254.
- Shimeta, J., Jumars, P.A. & Lessard, E.J., 1995. Influences of turbulence on suspension feeding by planktonic protozoa: experiments in laminar shear fields, *Limnol. Oceanogr.*, 40: 845-859.
- Shimeta, J. & Sisson, J.D., 1999. Taxon-specific tidal resuspension of protists into the subtidal benthic layer of a coastal embayment, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 177: 51-62.
- Shinada, A., Ikeda, T., Ban, S. & Tsuda, A., 2000. Seasonal changes in micro-zooplankton grazing on phytoplankton assemblages in the Oyashio region, western subarctic Pacific, *Plankton Biol. Ecol.*, 47: 85-92.
- Shinada, A., Ikeda, T., Ban, S. & Tsuda, A., 2001. Seasonal dynamics of planktonic food chain in the Oyashio region, western subarctic Pacific, *J. Plankton Res.*, 23: 1237-1247.
- Sieburth, J.McN., 1979. *Sea Microbes*, New York, Oxford University Press, 491 p.
- Sieburth, J.McN., Johnson, K.M., Burney, C.M. & Lavoie, D.M., 1977. Estimation of *in situ* rates of heterotrophic using diurnal changes in dissolved organic matter and growth rates of picoplankton in diffusion culture, *Helgol. Meeresunt.*, 30: 565-574.
- Sieburth, J.McN., Johnson, P.W. & Hargraves, P.E., 1988. Ultrastructure and ecology of *Aureococcus anophagefferens* gen. Et sp. nov. (Chrysophyceae): the dominant picoplankton during a bloom in Narragansett Bay, Rhode Island, Summer 1985, *J. Phycol.*, 24: 416-425.
- Sieburth, J.McN., Smetacek, V. & Lenz, J., 1978. Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions, *Limnol. Oceanogr.*, 23: 1256-1263.

- Siegel, S. & Castellan Jr., N.J. , 1989. Nonparametric statistics for the behavioral sciences, 2nd Ed., McGraw-Hill, New York, 399 p.
- Sieracki, M.E., Gobler, C.J., Cucci, T.L., Their, E.C., Gilg, I.C. & Keller, M.D., 2004. Pico- and nanoplankton dynamics during bloom initiation of *Aureococcus* in a Long Island, NY bay, *Harmful Algae*, 3: 459-470.
- Sieracki, M.E., Haas, L.W., Caron, D.A. & Lessard, E.J., 1987. Effects of fixation on particle retention by microflagellates: underestimation of grazing rates, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 38: 251-258.
- Sieracki, M.E., Haugen, E.M. & Cucci, T.L., 1995. Overestimation of heterotrophic bacteria in the Sargasso Sea: direct evidence by flow and imaging cytometry, *Deep-Sea Res. I*, 42: 1399-1409.
- Sieracki, M.E., Reichenbach, S.E. & Webb, K.L., 1989. Evaluation of automated threshold selection methods for accurately sizing microscopic fluorescent cells by image analysis, *Appl. Environ. Microbiol.*, 55: 2762-2772.
- Sieracki, M.E. & Sieburth, J.McN., 1986. Sunlight-induced growth delay of planktonic marine bacteria in filtered seawater, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 33: 19-27.
- Sieracki, M.E., Verity, P.G. & Stoecker, D.K., 1993. Plankton community response to sequential silicate and nitrate depletion during the 1989 North Atlantic spring bloom, *Deep-Sea Res.*, II, 40: 213-225.
- Sieracki, M.E. & Viles, C.L., 1992. Distributions and fluorochrome-staining properties of sub-micrometer particles and bacteria in the North Atlantic, *Deep-Sea Res.*, 39: 1919-1929.
- Silva, J.L., 2001. Exchange processes between the Atlantic Ocean and the Ria Formosa coastal lagoon, Portugal, Dissertation submitted for the degree of MSc in Applied/Physical Oceanography in the Scholl of Ocean Sciences, University of Wales, Bangor, 74 p.
- Silva, J.M.S., 2004. The photosynthetic ecology of *Zostera noltii*, Dissertação apresentada à Universidade do Algarve para obtenção do grau de Doutor, 87 p.
- Silva, J. & Santos, R., 2003. Daily variation patterns in seagrass photosynthesis along a vertical gradient, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 257: 37-44.
- Silva, J., Santos, R., Calleja, M.L. & Duarte, C., 2005. Submerged versus air-exposed intertidal lagoon productivity: from Chl a fluorescence to CO₂ fixation, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 317: 87-95.
- Sime-Ngando, T., Gosselin, M., Roy, S. & Chanut, J.-P., 1995. Significance of planktonic ciliated protozoa in the Lower St. Lawrence Estuary: comparison with bacterial, phytoplankton, and particulate organic carbon, *Aquat. Microb. Ecol.*, 9: 243-258.
- Sime-Ngando, T. & Grolière, C.A., 1991. Effets quantitatifs des fixateurs sur la conservation des ciliés planctoniques d'eau douce, *Arch. Protistenkd.*, 140: 109-120.
- Sime-Ngando, T., Hartmann, H.J. & Grolière, C.A., 1990. Rapid quantification of planktonic ciliates: comparison of improved live counting with other methods, *Appl. Environ. Microbiol.*, 56: 2234-2242.
- Simon, M. & Azam, F., 1989. Protein content and protein synthesis rates of planktonic marine bacteria, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 51: 201-213.

- Simon, M., Cho, B.C. & Azam, F., 1992. Significance of bacterial biomass in lakes and the ocean: comparison to phytoplankton biomass and biogeochemical implications, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 86: 103-110.
- Simon, M. & Wunsch, C., 1998. Temperature control of bacterioplankton growth in a temperate large lake, *Aquat. Microb. Ecol.*, 16: 119-130.
- Simpson, M., Subba Rao, D.V. & Couture, R., 1981. Phytoplankton temporal distributions in estuaries, *Oceanol. Acta*, 4: 239-246.
- Sin, Y. & Wetzel, R.L., 2002. Ecosystem modeling analysis of size-structured phytoplankton dynamics in the York River estuary, Virginia (USA). II. Use of a plankton ecosystem model for investigating controlling factors on phytoplankton and nutrient dynamics, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 228: 91-101.
- Sin, Y., Wetzel, R.L. & Anderson, I.C., 1999. Spatial and temporal characteristics of nutrient and phytoplankton dynamics in the York River Estuary, Virginia: analyses of long-term data, *Estuaries*, 22: 260-275.
- Sin, Y., Wetzel, R.L. & Anderson, I.C., 2000. Seasonal variations of size-fractionated phytoplankton along the salinity gradient in the New York River estuary, Virginia (USA), *J. Plankton Res.*, 22: 1945-1960.
- Sinclair, M., 1978. Summer phytoplankton variability in the lower St. Lawrence estuary, *J. Fish. Res. Board Can.*, 35: 1171-1185.
- Sinclair, M., Subba Rao, D.V. & Couture, R., 1981. Phytoplankton temporal distributions in estuaries, *Oceanol. Acta*, 4: 239-246.
- Sipura, J., Lores, E. & Snyder, R.A., 2003. Effect of copepods on estuarine microbial plankton in short-term microcosms, *Aquat. Microb. Ecol.*, 33: 181-190.
- Six, C., Thomas, J.C., Brahasmsa, B., Lemoine, Y. & Partensky, F., 2004. Photophysiology of the marine cyanobacterium *Synechococcus* sp. WH8102, a new model organism, *Aquatic Microb. Ecol.*, 35: 17-29.
- Skibbe, O., 1994. An improved quantitative protargol stain for ciliates and other planktonic protists, *Arch. Hydrobiol.*, 130: 339-347.
- Skjoldal, H.R. & Lannergren, C., 1978. The spring phytoplankton bloom in Lindaspollene, a land-locked Norwegian fjord. II. Biomass and activity of net- and nanoplankton, *Mar. Biol.*, 47: 313-323.
- Skovgaard, A., 1996. Engulfment of *Ceratium* spp. (Dinophyceae) by the thecate photosynthetic dinoflagellate *Fragilidium subglobosum*, *Phycologia*, 35: 490-499.
- Small, E.B. & Lynn, D.H., 1985. Phylum Ciliophora. *In: An Illustrated Guide to the Protozoa*, Eds.: J.J. Lee, S.H. Hutner, E.C. Bovee, Allen Press, Lawrence, Kansas, 393-575 pp.
- Smayda, T.J., 1980. Phytoplankton species succession. *In: The physiological ecology of phytoplankton*, Ed.: I. Morris, Blackwell Scientific Publications, 493-570 pp.

- Smayda, T.J., 1990. Novel and nuisance phytoplankton blooms in the sea: evidence for a global epidemic. *In: Toxic marine phytoplankton*, Proc. 4th International Conference on Toxic Marine Phytoplankton, Elsevier, 29-40 pp.
- Smayda, T.J., 1996. Dinoflagellate bloom cycles: what is the role of cellular growth rate and bacteria?. *In: Harmful and toxic algal blooms*, Eds.: T. Yasumoto, Y. Oshima and Y. Fukuyo, Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, 331-334 pp.
- Smayda, T.J., 1997. Harmful algal blooms: their ecophysiology and general relevance to phytoplankton blooms in the sea, *Limnol. Oceanogr.*, 42: 1137-1153.
- Smayda, T.J., 1998. Patterns of variability characterizing marine phytoplankton, with examples from Narragansett Bay, *ICES J. Mar. Sci.*, 55: 562-573.
- Smayda, T.J., 2002. Turbulence, watermass stratification and harmful algal blooms: an alternative view and frontal zones as "pelagic seed banks", *Harmful Algae*, 1: 95-112.
- Smayda, T.J. & Reynolds, C.S., 2001. Community assembly in marine phytoplankton: application of recent models to harmful dinoflagellate blooms, *J. Plankton Res.*, 23: 447-461.
- Smetacek, V., 1981. The annual cycle of protozooplankton in the Kiel Bight, *Mar. Biol.*, 63: 1-11.
- Smetacek, V., 1984. Growth dynamics of a common Baltic protozooplankton: the ciliate genus *Lohmanniella*, *Limnologica (Berlin)*, 15: 371-376.
- Smetacek, V., 1985. The annual cycle of Kiel Bight plankton: a long-term analysis, *Estuaries*, 8: 145-157.
- Smith, D.C., Simon, M., Alldredge, A.L. & Azam, F., 1992. Intense hydrolytic enzyme activity on marine aggregates and implications for rapid particle dissolution, *Nature*, 359: 139-142.
- Smith, E.M. & del Giorgio, P.A., 2003. Low fractions of active bacteria in natural aquatic communities?, *Aquat. Microb. Ecol.*, 31: 203-208.
- Sobral, P., 1995. Ecophysiology of *Ruditapes decussatus* L. (Bivalvia, Veneridae), Tese de Doutoramento, Universidade Nova de Lisboa, Portugal
- Sobral, P. & Widdows, J., 2000. Effects of increasing current velocity, turbidity and particle size selection on the feeding activity and scope for growth of *Ruditapes decussatus* from Ria Formosa, southern Portugal, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 245: 111-125.
- Soetaert, K., Herman, P.M.J. & Kromkamp, J., 1994. Living in the twilight: estimating net phytoplankton growth in the Westerchelde estuary (The Netherlands) by means of an ecosystem model (MOSES), *J. Plankton Res.*, 16: 1277-1301.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J., 1995. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*, 3rd Ed., W.H. Freeman and Company, New York, 887 p.
- Solic, M. & Krstulovic, N., 1994. Role of predation in controlling bacterial and heterotrophic nanoflagellate standing stocks in the coastal Adriatic Sea: seasonal patterns, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 114: 219-235.
- Solic, M. & Krstulovic, N., 1995. Bacterial carbon flux through the microbial loop in Kastela Bay (Adriatic Sea), *Ophelia*, 41: 345-360.

- Solic, M., Krstulovic, N., Bojanovic, N., Marasovic, I. & Nincevic, Z., 1998. Seasonal switching between relative importance of bottom-up and top-down control of bacterial and heterotrophic nanoflagellate abundance, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 78: 755-766.
- Sommaruga, R., Oberleiter, A. & Psenner, R., 1996. Effect of UV radiation on the bacterivory of a heterotrophic nanoflagellate, *Appl. Environ. Microbiol.*, 62: 4395-4400.
- Sommer, U., 1981. The role of r- and k-selection in the succession of phytoplankton in Lake Constance, *Acta Ecol.*, 2: 237-342.
- Sommer, U., 1985. Comparison between steady state and non-steady state competition: experiments with natural phytoplankton, *Limnol. Oceanogr.*, 30: 335-346.
- Sommer, U., 1988. Some relationships in phytoflagellate motility, *Hydrobiologia*, 161: 125-131.
- Sommer, U., 2000. Scarcity of medium-sized phytoplankton in the northern Red Sea explained by strong bottom-up and weak top-down control, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 197: 19-25.
- Sommer, U., Berninger, U.G., Bottger-Schnack, R., Cornils, A., Hagen, W., Hansen, T., Al-Najjar, T., Post, A.F., Schnack-Schiel, S.B., Stibor, H., Stubing, D. & Wickham, S., 2002a. Grazing during early spring in the Gulf of Aqaba and the northern Red Sea, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 239: 251-261.
- Sommer, U., Stibor, H., Katechakis, A., Sommer, F. & Hansen, T., 2002b. Pelagic food web configurations at different levels of nutrient richness and their implications for the ratio fish production: primary production, *Hydrobiologia*, 484: 11-20.
- Sondergaard, M., Jensen, L. & Aertebjerg, G., 1991. Picoalgae in Danish coastal waters during summer stratification, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 79: 139-149.
- Sordo, I., Barton, E.D., Cotos, J.M. & Pazos, Y., 2001. An inshore poleward current in the NW of the Iberian Peninsula detected from satellite images, and its relation with *G. catenatum* and *D. acuminata* blooms in the Galician Rias, *Est. Coastal Shelf Sci.*, 53: 787-799.
- Sorokin, Y.I., 1964. On the primary production and bacterial activities in the Black Sea, *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 29: 41-60.
- Sorokin, Y.I., 1971. On the role of bacteria in the productivity of tropical oceanic waters, *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol.*, 56: 1-48.
- Sorokin, Y.I., 1977. The heterotrophic phase of plankton succession in the Sea of Japan, *Mar. Biol.*, 41: 107-117.
- Sorokin, Y.I., 1981. Microheterotrophic organisms in marine ecosystems. *In: Analysis of marine ecosystems*, Ed.: A.R. Longhurst, Academic Press, New York, 293-342 pp.
- Sorokin, Y.I. & Sorokin, P.Y., 1996. Plankton and primary production in the Lena River Estuary and in the South-eastern Laptev Sea, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 43: 399-418.
- Sorokin, P.Y., Sorokin, Y.I., Boscolo, R. & Giovanardi, O., 2004. Bloom of picocyanobacteria in the Venice lagoon during summer-autumn 2001: ecological consequences, *Hydrobiologia*, 523: 71-85.

- Sosa-Ávalos, R., Millán-Núñez, R. & Santamaria-del-Ángel, E., 1997. Primary productivity of phytoplankton estimated with the oxygen and carbon fourteen methods at one station of Estero de Punta Banda, Mexico, *Ciencias Marina*, 23: 361-375.
- Soto, Y., Bianchi, M., Martinez, Josefina & Rego, J.V., 1993. Seasonal evolution of microplanktonic communities in the estuarine front ecosystem of the Rhône River Plume (north-western Mediterranean Sea), *Est. Coast. Shelf Sci.*, 37: 1-13.
- Souchu, P., Vaquer, A., Collos, Y., Landrein, S., Deslous-Paoli, J.-M. & Bibent, B., 2001. Influence of shellfish farming activities on the biogeochemical composition of the water column in Thau lagoon, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 218: 141-152.
- Sournia, A., 1986. Atlas du phytoplancton marin. Vol 1. Cyanophycées, Dictyochophycées, Dinophycées et Raphidophycées, Editions du CNRS, Paris, p.
- Sournia, A., Birrien, J.-L., Douvillé, J.-L., Klein, B. & Viollier, M., 1987. A daily study of the diatom spring bloom at Roscoff (France) in 1985. I. The spring bloom within the annual cycle, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 25: 355-367.
- Sousa, F.M. & Bricaud, A., 1992. Satellite-derived phytoplankton pigment structures in the portuguese upwelling area, *J. Geophys. Res.*, 97 (C7): 11343-11356.
- Sousa, M.-J.B.D. de, Nair, S., Bharathi, P.A.L. & Chandramohan, D., 2003. Particle-associated bacterial dynamics in a tropical tidal plain (Zuari estuary, India), *Aquat. Microb. Ecol.*, 33: 29-40.
- Souza, A.J. & Pineda, J., 2001. Tidal mixing modulation of sea-surface temperature and diatom abundance in Southern California, *Cont. Shelf Res.*, 21: 651-666.
- Spencer, J.W., 1971. Fourier series representation of the position of the sun, *Search*, 2: 172-175.
- Spittler, P., 1973. Feeding experiments with tintinnids, *Oikos*, 15: 128-132.
- Sprung, M., 1994a. High larval abundances in the Ria Formosa (Southern Portugal) - methodological or local effect?, *J. Plankton Res.*, 16: 151-160.
- Sprung, M., 1994b. Macrobenthic secondary production in the intertidal zone of the Ria Formosa-a lagoon in southern Portugal, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 38: 539-558.
- Sprung, M., Asmus, H. & Asmus, R., 2001. Energy flow in benthic assemblages of tidal basins: Ria Formosa (Portugal) and Sylt-Romo Bay (North Sea) compared. *In: Ecological comparisons of sedimentary shores*, Ed.: K. Reise, Ecological Studies, V.151, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 237-254 pp.
- Sprung, M. & Santos, A.M., 1993. Which mesh size to use for sampling copepods and larvae from the plankton of a coastal lagoon?, *Bol. UCA, U. Algarve*, vol 1: 670-677.
- Srinivasan, A., Santhanam, R. & Jegatheesan, G., 1988. Biomass and seasonal distribution of planktonic tintinnids of Pullavazhi Estuary, Southeast Coast of India, *Indian Journal of Marine Sciences*, 17: 131-133.
- Stal, L.J., Staal, M. & Villbrandt, M., 1999. Nutrient control of cyanobacterial blooms in the Baltic Sea, *Aquat. Microb. Ecol.*, 18: 165-173.

- Staroscik, A.M. & Smith, D.C., 2004. Seasonal patterns in bacterioplankton abundance and production in Narragansett Bay, Rhode Island, USA, *Aquat. Microb. Ecol.*, 35: 275-282.
- Steele, J.H., 1974. The structure of marine ecosystems. Harvard University Press, Cambridge, 128p.
- Steidinger, K.A. & Tangen K., 1997. Dinoflagellates. *In: Identifying marine phytoplankton*, Ed.: C.R. Thomas, Academic Press, Harcourt Brace & Company, San Diego, 387-584 pp.
- Sterner, R.W., 1989. The role of grazers in phytoplankton succession. *In: Plankton Ecology*, Ed.: U. Sommer, Springer-Verlag, Berlin, 107-170 pp.
- Stewart, A. & Wetzel, R.G., 1986. Cryptophytes and other microflagellates as couplers in planktonic community dynamics, *Arch. Hydrobiol.*, 106: 1-19.
- Stockner, J.G., Klut, M.E. & Cochlan, W.P., 1990. Leaky filters: a warning to aquatic ecologists, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47: 16-23.
- Stoecker, D.K., 1984. Particle production by planktonic ciliates, *Limnol Oceanogr.*, 29: 930-940.
- Stoecker, D., 1988. Are marine planktonic ciliates suspension-feeders?, *J. Protozool.*, 35(2): 252-255.
- Stoecker, D.K., 1991. Mixotrophy in marine planktonic ciliates: physiological and ecological aspects of plastid-retention by oligotrichs. *In: Protozoa and their role in marine processes*, Eds.: P.C. Reid, C.M. Turley and P.H. Burkill, Springer-Verlag, Berlin, 161-179 pp.
- Stoecker, D.K., 1998. Conceptual models of mixotrophy in planktonic protists and some ecological and evolutionary implications, *Europ. J. Protistol.*, 34: 281-290.
- Stoecker, D. K., 1999. Mixotrophy among dinoflagellates, *J. Eukar. Microbiol*, 46: 397-401.
- Stoecker, D.K. & Capuzzo, J.McD., 1990. Predation on Protozoa: its importance to zooplankton, *J Plank Res*, 12: 891-908.
- Stoecker, D. K., Cucci, T.L., Hulburt, E.M. & Yentsch, C.M., 1986. Selective feeding by *Balanion* sp. (Ciliata: Balanionidae) on phytoplankton that best supports its growth, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 95: 113-130.
- Stoecker, D.K., Davis, L.H. & Anderson, D.M., 1984. Fine scale spatial correlations between planktonic ciliates and dinoflagellates, *J. Plankton Res.*, 6: 829-842.
- Stoecker, D., Davis, L.H. & Provan, A., 1983. Growth of *Favella* sp. (Ciliata: Tintinnina) and other microzooplankters in cages incubated *in situ* and comparison to growth *in vitro*, *Mar. Biol.*, 75: 293-302.
- Stoecker, D.K. & Egloff, D.A., 1987. Predation by *Acartia tonsa* on planktonic ciliates and rotifers, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 110: 53-68.
- Stoecker, D.K. & Evans, G.T., 1985. Effects of protozoan herbivory and carnivory in a microplankton food web, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 25: 159-167.
- Stoecker, D.K., Gallagher, S.M., Langdon, C.J. & Davis, L.H. (1995). Particle capture by *Favella* sp. (Ciliata, Tintinnina), *J. Plankton Res.*, 17(5): 1105-1124.

- Stoecker, D.K., Gifford, D.J. & Putt, M., 1994a. Preservation of marine planktonic ciliates: losses and cell shrinkage during fixation, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 110: 293-299.
- Stoecker, D.K., Guillard, R.R.L. & Kavee, R.M., 1981. Selective predation by *Favella ehrenbergii* (Tintinnina) on and among dinoflagellates, *Biol. Bull.*, 160: 136-145.
- Stoecker, D.K., Li, A., Coats, D.W., Gustafson, D.E. & Nannen, M.K., 1997. Mixotrophy in the dinoflagellate *Prorocentrum minimum*, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 152: 1-12.
- Stoecker, D.K., Michaels, A.E. & Davis, L.H., 1987. Large proportion of marine planktonic ciliates found to contain functional chloroplasts, *Nature*, 326: 790-792.
- Stoecker, D.K., Putt, M., Davis, L.H. & Michaels, A.E., 1991. Photosynthesis in *Mesodinium rubrum*: species-specific measurements and comparison to community rates, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 73: 245-252.
- Stoecker, D.K., Sieracki, M.E., Verity, P.G., Michaels, A.E., Haugen, E., Burkill, P.H. & Edwards, E.S., 1994b. Nanoplankton and protozoan microzooplankton during the JGOFS North Atlantic bloom experiment: 1989 and 1990, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 74: 427-443.
- Stoecker, D.K., Taniguchi, A. & Michaels, A.E., 1989. Abundance of autotrophic, mixotrophic and heterotrophic ciliates in shelf and slope waters, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 50: 241-254.
- Stolte, W., McCollin, T., Noordeloos, A.A.M. & Riegman, R., 1994. Effect of nitrogen source on the size distribution within marine phytoplankton populations, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 184: 83-97.
- Straile, D., 1997. Gross growth efficiency of protozoan and metazoan zooplankton and their dependence on food concentration, predator-prey weight ratio, and taxonomic group, *Limnol. Oceanogr.*, 42: 1375-1385.
- Strathmann, R.R., 1967. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume, *Limnol. Oceanogr.*, 12: 411-418.
- Strickland, J.D.H. & Parsons, T.R., 1972. A practical handbook of seawater analysis, 2nd Ed., *Fish. Res. Board of Canada Bull.*, Ottawa, p.
- Strom, S.L., 1991. Growth and grazing rates of the herbivorous dinoflagellate *Gymnodinium* sp. from the open subarctic Pacific Ocean, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 78: 103-113.
- Strom, S.L., 2000. Bacterivory: interactions between bacteria and their grazers. *In*: D.L. Kirchman, *Microbial Ecology of the Oceans*, New York, Wiley-Liss, 351-386 pp.
- Strom, S.L., 2001. Light-aided digestion, grazing and growth in herbivorous protists, *Aquat. Microb. Ecol.*, 23: 253-261.
- Strom, S.L., Benner, R., Ziegler, S. & Dagg, M.J., 1997. Planktonic grazers are a potentially important source of marine dissolved organic carbon, *Limnol. Oceanogr.*, 42: 1364-1374.
- Strom, S.L., Brainard, M.A., Holmes, J.L. & Olson, M.B., 2001. Phytoplankton blooms are strongly impacted by microzooplankton grazing in coastal North Pacific waters, *Mar. Biol.*, 138: 355-368.
- Strom, S.L. & Buskey, E.J., 1993. Feeding, growth, and behaviour of the thecate heterotrophic dinoflagellate *Oblea rotunda*, *Limnol. Oceanogr.*, 38(5): 965-977.

- Strom, S.L. & Loukos, H., 1998. Selective feeding by protozoa: model and experimental behaviors and their consequences for population stability, *J. Plankton Res.*, 20: 831-846.
- Strom, S.L. & Strom, M.W., 1996. Microplankton growth, grazing, and community composition in the Northern Gulf of Mexico, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 130: 229-240.
- Strom, S.L. & Welschmeyer, N.A., 1991. Pigment-specific rates of phytoplankton growth and microzooplankton grazing in the open subarctic Pacific Ocean, *Limnol. Oceanogr.*, 36: 50-63.
- Stuart, V. & Klumpp, D.W., 1984. Evidence for food-resource partitioning by kelp-bed filter feeders, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 16: 27-37.
- Su, H.-M., Lin, H.-J. & Hung, J.-J., 2004. Effects of tidal flushing on phytoplankton in a eutrophic tropical lagoon in Taiwan, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 61: 739-750.
- Subba-Rao, 1981. Spatial and temporal variations of phytoplankton production in lagoons. *In: Coastal lagoons research, present and future*, UNESCO, 173-189 pp.
- Suttle, C.A., Chan, A.M.; Taylor, W.D. & Harrison, P.J., 1986. Grazing of planktonic diatoms by microflagellates, *J. Plankton Res.*, 8: 393-398.
- Suzuki, M.T., 1999. Effect of protistan bacterivory on coastal bacterioplankton diversity, *Aquat. Microb. Ecol.*, 20: 261-272.
- Suzuki, M.T., Sherr, E.B. & Sherr, B.F., 1993. DAPI direct counting underestimates bacterial abundances and average cell size compared to AO direct counting, *Limnol. Oceanogr.*, 38: 1566-1570.
- Suzuki, T. & Taniguchi, A., 1998. Standing crops and vertical distribution of four groups of marine planktonic ciliates in relation to phytoplankton chlorophyll *a*, *Mar. Biol.*, 132: 375-382.
- Suzuki, K., Tsuda, A., Kiyosawa, H., Takeda, S., Nishioka, J., Saino, T., Takahashi, M. & Wong, C.S., 2002. Grazing impact of microzooplankton on a diatom bloom in a mesocosm as estimated by pigment-specific dilution technique, *J. Exper. Mar. Biol. Ecol.*, 271: 99-120.
- Suzuki, T., Yamada, N. & Taniguchi, A., 1998. Standing crops of planktonic ciliates and nanoplankton in oceanic waters of the western Pacific, *Aquat. Microb. Ecol.*, 14: 49-58.
- Taguchi, S., 1976. Microzooplankton and seston in Akkeshi Bay, Japan, *Hydrobiologia*, 50: 195-204.
- Taguchi, S. & Laws, E.A., 1988. On the particles which pass through glass fiber filter type GF/F in coastal and open waters, *J. Plankton Res.*, 10: 999-1008.
- Takahashi, M. & Bienfang, P.K., 1983. Size structure of phytoplankton biomass and photosynthesis in subtropical Hawaiian waters, *Mar. Biol.*, 76: 203-211.
- Tamigneaux, E., Legendre, L., Klein, B. & Mingelbier, M., 1999. Seasonal dynamics and potential fate of size-fractionated phytoplankton in a temperate nearshore environment (Western Gulf of St Lawrence, Canada), *Est. Coastal Shelf Sci.*, 48: 253-269.
- Tamigneaux, E., Mingelbier, M., Klein, B. & Legendre, L., 1997. Grazing by protists and seasonal changes in the size structure of protozooplankton and phytoplankton in a temperate

- nearshore environment (western Gulf of St. Lawrence, Canada), *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 146: 231-247.
- Tamigneaux, E., Vazquez, E., Mingelbier, M., Klein, B. & Legendre, L., 1995. Environmental control of phytoplankton in nearshore marine waters, with special emphasis on phototrophic ultraplankton, *J. Plankton Res.*, 17: 1421-1447.
- Tan, Y., Huang, L., Chen, Q. & Huang, X., 2004. Seasonal variation in zooplankton composition and grazing impact on phytoplankton standing stock in the Pearl River Estuary, China, *Cont. Shelf Res.*, 24: 1949-1968.
- Tanaka, T., Fujita, N. & Taniguchi, A., 1997. Predator-prey eddy in heterotrophic nanoflagellate-bacteria relationships in a coastal marine environment: a new scheme for predator-prey associations, *Aquat. Microb. Ecol.*, 13: 249-256.
- Tanaka, T. & Taniguchi, A., 1999. Predator-prey eddy in heterotrophic nanoflagellate-bacteria relationships in a bay on the northeastern Pacific coast of Japan, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 179: 123-134.
- Tang, E.P.Y., 1995. The allometry of algal growth rates, *J. Plankton Res.*, 17: 1325-1335.
- Taniguchi, A. & Kawakami, R. 1983. Growth rates of ciliate *Eutintinnus lusundae* and *Favella taraikaensis* observed in the laboratory culture experiments, *Bull. Plankton Soc. Japan*, 30: 33-40.
- Taniguchi, A. & Kawakami, R., 1985. Feeding activity of a tintinnid ciliate *Favella taraikaensis* and its variability observed in laboratory cultures, *Mar. Microb. Food Webs*, 1: 17-34.
- Taniguchi, A. & Takeda, Y., 1988. Feeding rate and behavior of the tintinnid ciliate *Favella taraikaensis* observed with a high speed VTR system, *Mar. Microb. Food Webs*, 3(1): 21-34.
- Taylor, D.I. & Allanson, B.R., 1995. Organic carbon fluxes between a high marsh and estuary, and the inapplicability of the Outwelling hypothesis, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 120: 263-270.
- Taylor, F.J.R. & Pollinger, U., 1987. Ecology of dinoflagellates. *In: The Biology of dinoflagellates*, 398-542.
- Taylor, J.L. & Solomon, C.H., 1968. Some effects of hydraulic dredging and coastal development in Boca Ciega Bay, Florida, *Fish. Bull.*, 67: 213-241.
- Teira, E., Pazó, M.J., Serret, P. & Fernández, E., 2001. Dissolved organic carbon production by microbial populations in the Atlantic Ocean, *Limnol. Oceanogr.*, 46: 1370-1377.
- Tenore, K.R., Alonso-Noval, M., Álvarez-Ossorio, M., Atkinson, L.P., Cabans, J.M., Cal, R.M., Campos, H.J., Castillejo, F., Chesney, E.J., González, R.B., Hanson, R.B., McClain, C.R., Miranda, A., Roman, M.R., Sánchez, J., Santiago, G., Valdés, L., Varela, M. & Yoder, J., 1995. Fisheries and oceanography off Galicia, NW Spain: mesoscale spatial and temporal changes in physical processes and resultant patterns of biological productivity. *J. Geophys. Res.*, 100: 10943-10966.
- Tett, P., Gilpin, L., Svendsen, H., Erlandsson, C.P., Larsson, U., Kratzer, S., Fouilland, E., Janzen, C., Lee, J.-Y., Grenz, C., Newton, A., Gomes Ferreira, J., Fernandes, T. & Scory, S., 2003. Eutrophication and some European waters of restricted exchange, *Cont. Shelf Res.*, 23: 1635-1671.

- Thayer, G.W., 1971. Phytoplankton production and the distribution of nutrients in a shallow unstratified estuarine system near Beaufort, N.C., *Chesapeake Science*, 12: 240-253.
- Therriault, J.-C., Legendre, L. & Demers, S., 1990. Oceanography and ecology of phytoplankton in the St. Lawrence Estuary. *In: Oceanography of a large-scale estuarine system The St. Lawrence*, Eds.: M.I.El-Sabh and N. Silverberg, Coastal and Estuarine Studies, Vol 39, Springer-Verlag, New York, 269-295 pp.
- Therriault, J.-C. & Levasseur, M., 1985. Control of phytoplankton production in the lower St. Lawrence estuary: light and freshwater runoff, *Naturalist can. (Rev. Écol. Syst.)*, 112: 77-96.
- Thiele-Gliesche, D., 1992. Zur Ökologie pelagischer ciliaten in der subtropischen lagune "Ria Formosa" (südweste Portugal), Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel, 105 p.
- Thingstad, T.F., Havskum, H., Kaas, H., Nielsen, T., Riemann, B., Lefevre, D. & Williams, P.J.le B., 1999. Bacteria-protist interactions and organic matter degradation under P-limited conditions: analysis of an enclosure experiment using a simple model, *Limnol. Oceanogr.*, 44: 62-79.
- Thomas, W.H. & Gibson, C.H., 1990b. Effects of small scale turbulence on microalgae, *J. Appl. Phycol.*, 2: 71-77.
- Thompson, P.A., 1998. Spatial and temporal patterns of factors influencing phytoplankton in a salt wedge estuary, the Swan River, Western Australia, *Estuaries*, 21: 801-817.
- Thomsen, H.A. & Buck, K.R., 1991. Choanoflagellate diversity with particular emphasis on the Acanthoecidae. *In: The biology of free-living heterotrophic flagellates*, Eds.: D.J. Patterson and J. Larsen, Clarendon Press, Oxford, 21-38 pp.
- Thronsdén, J., 1976. Occurrence and productivity of small marine flagellates, *Norwegian Journal of Botany*, 23: 269-293.
- Thronsdén, J., 1978. Preservation and storage. *In: Phytoplankton Manual*, Ed.: A. Sournia, Monographs on Oceanographic Methodology, UNESCO, 69-74 pp.
- Thronsdén, J., 1997. The planktonic marine flagellates. *In: Identifying marine phytoplankton*, Ed.: C.R. Thomas, Academic Press, Harcourt Brace & Company, San Diego, 591-730 pp.
- Tibbles, B.J., 1996. Effects of temperature on the incorporation of leucine and thymidine by bacterioplankton and bacterial isolates, *Aquat. Microb. Ecol.*, 11: 239-250.
- Tillmann, U., 1998. Phagotrophy by a plastidic haptophyte, *Prymnesium patelliferum*, *Aquat. Microb. Ecol.*, 14: 155-160.
- Tillmann, U., Hesse, K.-J. & Colijn, F., 2000. Planktonic primary production in the German Wadden Sea, *J. Plankton Res.*, 22: 1253-1276.
- Tilstone, G.H., Figueiras, F.G., Fermin, E.G. & Arbones, B., 1999. Significance of nanophytoplankton photosynthesis and primary production in a coastal upwelling system (Ría de Vigo, NW Spain), *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 183: 13-27.
- Tilstone, G.H., Miguez, B.M., Figueiras, F.G. & Fermin, E.G., 2000. Diatom dynamics in a coastal ecosystem affected by upwelling: coupling between species succession, circulation and biogeochemical processes, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 205: 23-41.

- Timmermans, K.R., van der Wagt, B., Veldhuis, M.J.W., Maatman, A. & de Baar, H.J.W., 2005. Physiological responses of three species of marine pico-phytoplankton to ammonium, phosphate, iron and light limitation, *J. Sea Res.*, 53: 109-120.
- Tobiensen, A., 1990. Temperature dependent filtration rates and size selection in some heterotrophic microflagellates and one dinoflagellate, *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 34: 293-304.
- Tobiensen, A., 1991. The succession of microheterotrophs and phytoplankton within the microbial loop in Oslofjorden, May-October 1984, *J. Plankton Res.*, 13: 197-216.
- Tolomio, C., Moschin, E., Moro, I. & Andreoli, C., 1999. Phytoplankton de la Lagune de Venice. I. Bassins Nord et Sud (Avril 1988-Mars 1989), *Vie et Milieu*, 49: 33-44.
- Torréton, J.P., Guirat, D. & Arfi, R., 1989. Bacterioplankton biomass and production during destratification in a monomictic eutrophic bay of a tropical lagoon, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 57: 53-67.
- Torréton, J.P., Talbot, V. & Garcia, N., 2000. Nutrient stimulation of bacterioplankton growth in Tuamotu atoll lagoons, *Aquat. Microb. Ecol.*, 21: 125-137.
- Towsend, D.W., Cammen, L.M., Holligan, P.M., Campbell, D.E. & Pettigrew, N.R., 1994. Causes and consequences of variability in the timing of spring phytoplankton blooms, *Deep-Sea Res.*, 41: 747-765.
- Towsend, D.W. & Thomas, M., 2002. Springtime nutrient and phytoplankton dynamics on Georges Bank, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 228: 57-74.
- Tranvik, L.J., Sherr, E.B. & Sherr, B.F., 1993. Uptake and utilization of "coloidal DOM" by heterotrophic flagellates in seawater, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 92: 301-309.
- Travers, M., 1973. Le microplancton du Golfe de Marseille: variations de la composition systématique et de la densité des populations, *Tethys*, 5: 31-53.
- Tremblay, J-É., Legendre, L. & Therriault, J-C., 1997. Size differential effects of vertical stability on the biomass and production of phytoplankton in a large estuarine system, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 45: 415-431.
- Trigueros, J.M. & Orive, E., 2000. Tidally driven distribution of phytoplankton blooms in a shallow, macrotidal estuary, *J. Plankton Res.*, 22: 969-986.
- Trousselier, M., Cahet, G., LeBaron, P. & Baleux, B., 1993. Distribution and dynamics of bacterial production in relation to wind perturbations in a Mediterranean lagoon, *Limnol. Oceanogr.*, 38: 193-201.
- Tsai, A.-Y., Chiang, K.-P., Chang, J. & Gong, G.-C., 2005. Seasonal diel variations of picoplankton and nanoplankton in a subtropical western Pacific coastal ecosystem, *Limnol. Oceanogr.*, 50: 1221-1231.
- Tsuda, A., Sugisaki, H., Takahashi, K. & Furuya, K., 1994. Succession of pelagic organisms in the size range 0.5-200 μm during a diatom bloom in Otsuchi Bay, Japan, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 39: 173-184.

Tumantseva, N.I. & Kopylov, A.I., 1985. Reproduction and production rates of planktic infusoria in coastal waters of Peru, *Oceanology*, 25: 390-394.

Turley, C.M., 1993. Direct estimates of bacterial numbers in seawater samples without incurring cell loss due to sample storage. *In: Handbook of methods in aquatic microbial ecology*, Eds.: P.F. Kemp, B.F. Sherr, E.B. Sherr and J.J. Cole, Lewis Publishers, Boca Raton, 143-147 pp.

Turley, C. & Lochte, K., 1985. Direct measurement of bacterial productivity in stratified waters close to a front in the Irish Sea, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 23: 209-219.

Turley, C. & Lochte, K., 1986. Diel changes in the specific growth rate and mean cell volume of natural bacterial communities in two different water masses in the Irish Sea, *Microb. Ecol.*, 12: 271-282.

Turner, R.E., 1978. Community plankton respiration in a salt marsh estuary and the importance of macrophyte leachates, *Limnol. Oceanogr.*, 23: 442-451.

Turner, J.T. & Tester, P.A., 1997. Toxic marine phytoplankton, zooplankton grazers, and pelagic food webs, *Limnol. Oceanogr.*, 42: 1203-1214.

Turpin, D.H. & Harrison, P.J., 1979. Limiting nutrient patchiness and its role in phytoplankton ecology, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 39: 151-166.

Uchida, T., Kamiyama, T. & Matsuyama, Y., 1997. Predation by a photosynthetic dinoflagellate *Gyrodinium instriatum* on loricated ciliates, *J. Plankton Res.*, 19: 603-608.

Uitto, A., Heiskanen, A.-S., Lignell, R., Autio, R. & Pajuniemi, R., 1997. Summer dynamics of the coastal planktonic food web in the northern Baltic Sea, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 151: 27-41.

Underwood, G.J.C. & Kromkamp, J., 1999. Primary production by phytoplankton and microphytobenthos in estuaries, *Advances in Ecological Research*, 29: 93-153.

Urrutxurtu, I., 2004. Seasonal succession of tintinnids in the Nervión River estuary, Basque Country, Spain, *J. Plankton Res.*, 26: 307-314.

Urrutxurtu, I., Orive, E. & Sota, A., 2003. Seasonal dynamics of ciliated protozoa and their potential food in an eutrophic estuary (Bay of Biscay), *Est. Coast. Shelf Sci.*, 57: 1169-1182.

Uysal, Z., 2000. Pigments, size and distribution of *Synechococcus* spp. in the Black Sea, *J. Mar. Syst.*, 24: 313-326.

Uysal, Z., 2001. Chroococcoid cyanobacteria *Synechococcus* spp. in the Black Sea: pigments, size, distribution, growth and diurnal variability, *J. Plankton Res.*, 23: 175-189.

Vale, P. & Sampayo, M.A.de M., 2002. Seasonality of diarrhetic shellfish poisoning at a coastal lagoon in Portugal: rainfall patterns and folk wisdom, *Toxicon*, 41: 187-197.

Valencia, J., Abalde, J., Bode, A., Cid, A., Fernández, E., González, N., Lorenzo, J., Teira, E. & Varela, M., 2003. Variations in planktonic bacterial biomass and production, and phytoplankton blooms off A Coruna (NW Spain), *Sci. Mar.*, 67: 143-157.

Valiela, I., Teal, J.M., Allen, S.D., Etten, R.V., Goehringer, D. & Volkmann, S., 1985. Decomposition in salt marsh ecosystems: the phases and major factors affecting disappearance of above-ground organic matter, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 89: 29-54.

- Vandevelde, T., Legendre, L., Demers, S. & Therriault, J.-C., 1989. Circadian variations in photosynthetic assimilation and estimation of daily phytoplankton production, *Mar. Biol.*, 100: 525-531.
- Van Duyl, F.C., Bak, R.P.M., Kop, A.J. & Nieuland, G., 1990. Bacteria, auto- and heterotrophic nanoflagellates, and their relations in mixed, frontal and stratified waters of the North Sea, *Neth. J. Sea Res.*, 26: 97-109.
- Van Haren, H., Mils, D.K. & Wetsteyn, L.P.M.J., 1998. Detailed observations of the phytoplankton spring bloom in the stratifying central North Sea, *J. Mar. Res.*, 56: 655-680.
- Van Spaendonk, J.C.M., Kromkamp, J.C. & Visscher, P.R.M., 1993. Primary production of phytoplankton in a turbid coastal plain estuary, the Westerschelde (The Netherlands), *Neth. J. Sea Res.*, 31: 267-279.
- Vanucci, S., Acosta Pomar, M.L.C. & Maugeri, T.L., 1994. Seasonal pattern of phototrophic picoplankton in the eutrophic coastal waters of the northern Adriatic Sea, *Bot. Mar.*, 37: 57-66.
- Vaqué, D., Blough, H.A. & Duarte, C.M., 1997. Dynamics of ciliate abundance, biomass and community composition in an oligotrophic coastal environment (NW Mediterranean), *Aquat. Microb. Ecol.*, 12: 71-83.
- Vaqué, D., Gasol, J.M. & Marrasé, C., 1994. Grazing rates on bacteria: the significance of methodology and ecological factors, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 109: 263-274.
- Vaqué, D., Pace, M.L., Findlay, S. & Lints, D., 1992. Fate of bacterial production in a heterotrophic ecosystem: grazing by protists and metazoans in the Hudson Estuary, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 89: 155-163.
- Vaquer, A., Trouselier, M., Courties, C. & Bibent, B., 1996. Standing stock and dynamics of picophytoplankton in the Thau Lagoon (northwest Mediterranean coast), *Limnol. Oceanogr.*, 41: 1821-1828.
- Varela, M., Bode, A. & Lorenzo, J., 1998. Annex 4: Check list of phytoplankton species of the northwestern Iberian Atlantic (1948-1996). *In: Report of the Working group on phytoplankton Ecology, Lisbon, Portugal, 19-24 March 1998, ICES CM 1998/C:3, 25-38 pp.*
- Varela, M., Prego, R., Belzunce, M.J. & Salas, F.M., 2001. Inshore-offshore differences in seasonal variations of phytoplankton assemblages: the case of a Galician Ria Alta (Ria de A Coruna) and its adjacent shelf (NW of Spain), *Cont. Shelf Res.*, 21: 1815-1838.
- Varela, M., Prego, R., Pazos, Y. & Morono, A., 2005. Influence of upwelling and river runoff interaction on phytoplankton assemblages in a Middle Galician Ria and comparison with northern and southern rias (NW Iberian Peninsula), *Est. Coast. Shelf Sci.*, 64: 721-737.
- Vargas, C.A. & González, H.E., 2004. Plankton community structure and carbon cycling in a coastal upwelling system. II. Microheterotrophic pathway, *Aquat. Microb. Ecol.*, 34: 165-180.
- Vargas, J.M., García-Lafuente, J., Delgado, J. & Criado, F., 2003. Seasonal and wind-induced variability of sea surface temperature patterns in the Gulf of Cadiz, *J. Mar. Syst.*, 38: 205-219.
- Vatova, A., 1961. Primary production in the High Venice Lagoon, *J. Cons. Int. Expl. Mer.*, 26: 148-155.

- Vaulot, D. & Frisoni, G.-F., 1986. Phytoplankton productivity and nutrients in five Mediterranean lagoons, *Oceanol. Acta*, 9: 57-63.
- Vaulot, D., Marie, D., Olson, R.J. & Chisholm, S.W., 1995. Growth of *Prochlorococcus*, a photosynthetic prokaryote, in the equatorial Pacific Ocean, *Science*, 268: 1480-1482.
- Vaulot, D., Romani, K. & Not, F., 2002. Are autotrophs less diverse than heterotrophs in marine picoplankton?, *Trends in Microbiology*, 10: 266-267.
- Veldhuis, M.J.W., Kraay, G.W. & Gieskes, W.W.C., 1993. Growth and fluorescence characteristics of ultraplankton on a north-south transect in the eastern north Atlantic, *Deep-Sea Res.*, 40: 609-626.
- Veldhuis, M.J.W., Kraay, G.W. & Timmermans, K.R., 2001. Cell death in phytoplankton: correlation between changes in membrane permeability, photosynthetic activity, pigmentation and growth, *J. Phycol.*, 36: 167-177.
- Veldhuis, M.J.W., Timmermans, K.R., Croot, P. & van der Wagt, B., 2005. Picophytoplankton: a comparative study of their biochemical composition and photosynthetic properties, *J. Sea Res.*, 53: 7-24.
- Venrick, E.L., 1978. How many cells to count?. *In*: *Phytoplankton Manual*, Ed.: A. Sournia, Monographs on Oceanographic Methodology, UNESCO, 167-180 pp.
- Venrick, E.L., Beers, J.R. & Heinbokel, J.F., 1977. Possible consequences of containing microplankton for physiological rate measurements, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 26: 55-76.
- Vaqué, D., Blough, H.A. & Duarte, C.M., 1997. Dynamics of ciliate abundance, biomass and community composition in an oligotrophic coastal environment (NW Mediterranean), *Aquat. Microb. Ecol.*, 12: 71-83.
- Verity, P., 1986a. Grazing of phototrophic nanoplankton by microzooplankton in Narragansett Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 29: 105-115.
- Verity, P.G., 1986b. Growth rates of natural tintinnid populations in Narragansett Bay, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 29: 117-126.
- Verity, P.G., 1987. Abundance, community composition, size distribution, and production rates of tintinnids in Narragansett Bay, Rhode Island, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 24: 671-690.
- Verity, P.G., 1988. Chemosensory behavior in marine planktonic ciliates, *Bull. Mar. Sci.*, 43: 772-782.
- Verity, P., 1991a. Feeding in planktonic protozoans: evidence for non-random acquisition of prey, *J. Protozool.*, 38: 69-76.
- Verity, P.G., 1991b. Measurement and simulation of prey uptake by marine planktonic ciliates fed plastidic and aplastidic nanoplankton, *Limnol. Oceanogr.*, 36: 729-750.
- Verity, P.G. & Langdon, C., 1984. Relationships between lorica volume, carbon, nitrogen, and ATP content of tintinnids in Narragansett Bay, *J. Plankton Res.*, 6: 859-868.
- Verity, P.G., Redalje, D.G., Lohrenz, S.R., Flagg, C. & Hristov, R., 2002a. Coupling between primary production and pelagic consumption in temperate ocean margin pelagic ecosystems, *Deep-Sea Res. II*, 49: 4553-4569.

- Verity, P.G., Robertson, C.Y., Tronzo, C.R., Andrews, M.G., Nelson, J.R. & Sieracki, M.E., 1992. Relationships between cell volume and the carbon and nitrogen content of marine photosynthetic nanoplankton, *Limnol. Oceanogr.*, 37: 1434-1446.
- Verity, P.G. & Smetacek, V., 1996. Organism life cycles, predation, and the structure of marine pelagic ecosystems, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 130: 277-293.
- Verity, P. & Stoecker, D., 1982. Effects of *Olisthodiscus luteus* on the growth and abundance of tintinnids, *Mar. Biol.*, 72: 79-87.
- Verity, P.G., Stoecker, D.K., Sieracki, M.E. & Nelson, J.R., 1996. Microzooplankton grazing of primary production at the 140°W in the equatorial Pacific, *Deep-Sea Res. II*, 43: 1227-1255.
- Verity, P.G., Stoecker, D.K., Sieracki, E. & Nelson, J.R., 1993. Grazing, growth and mortality of microzooplankton during the 1989 North Atlantic spring bloom at 47°N, 18°W, *Deep-Sea Research I*, 40: 1793-1814.
- Verity, P.G., Stoecker, D.K., Sieracki, E. & Nelson, J.R., 1996., Microzooplankton grazing of primary production at 140°W in the equatorial Pacific, *Deep-Sea Res. II*, 43: 1227-1255.
- Verity, P.G. & Vernet, M., 1992. Microzooplankton grazing, pigments, and composition of plankton communities during late spring in two Norwegian fjords, *Sarsia*, 77: 263-274.
- Verity, P.G. & Villareal, T.A., 1986. The relative food value of diatoms, dinoflagellates, flagellates and cyanobacteria for tintinnid ciliates, *Arch. Protistenk.*, 131: 71-84.
- Verity, P.G., Wassmann, P., Frischer, M.E., Howard-Jones, M.H. & Allen, A.E., 2002b. Grazing of phytoplankton by microzooplankton in the Barents Sea during early summer, *J. Mar. Syst.*, 38: 109-123.
- Verity, P.G., Wassmann, P., Ratkova, T.N., Andreassen, I.J. & Nordby, E., 1999. Seasonal patterns in composition and biomass of autotrophic nano- and microplankton communities on the north Norwegian shelf, *Sarsia*, 84: 265-277.
- Verity, P.G., Yoder, J.A., Bishop, S., Nelson, J.R., Craven, D.B., Blanton, J.O., Robertson, C.Y. & Tronzo, C.R., 1993b. Composition, productivity and nutrient chemistry of a coastal ocean planktonic food web, *Cont. Shelf Res.*, 13: 741-776.
- Vila-Concejo, A., Ferreira, Ó., Matias, A. & Dias, J.M.A., 2003. The first two years of an inlet: sedimentary dynamics, *Continental Shelf Res.*, 23: 1425-1445.
- Vidussi, F., Marty, J.-C. & Chiavérini, J., 2000. Phytoplankton pigment variations during the transition from spring bloom to oligotrophy in the northwestern Mediterranean sea, *Deep-Sea Res. I*, 47: 423-445.
- Vitiello, P., 1964. Contribution à l'étude des tintinnides de la baie d'Alger, *Pelagos*, 2: 5-42.
- Vosjan, J.H. & van Noort, G.J., 1998. Enumerating nucleoid-visible marine bacterioplankton: bacterial abundance determined after storage of formalin fixed samples agrees with isopropanol rinsing method, *Aquat. Microb. Ecol.*, 14: 149-154.
- Vyhnálek, V. & Budjovice, C., 1989. Growth rates of phytoplankton populations in Rímov Reservoir (Czechoslovakia) during the spring clear-water phase, *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 33: 435-444.

- Wafar, M.V.M., Le Corre, P. & Birrien, J.L., 1983. Nutrients and primary production in permanently well-mixed temperate coastal waters, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 17: 431-446.
- Wafar, M., L'Helguen, S., Raikar, V., Maguer, J.-F. & Le Corre, P., 2004. Nitrogen uptake by size-fractionated plankton in permanently well-mixed temperate coastal waters, *J. Plankton Res.*, 26: 1207-1218.
- Wainright, S.C., 1987. Stimulation of heterotrophic microplankton production by resuspended marine sediments, *Science*, 238: 1710-1712.
- Wainright, S.C., 1990. Sediment-to-water fluxes of particulate material and microbes by resuspension and their contribution to the planktonic food web, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 62: 271-281.
- Wallberg, P., Bergvist, P.-A. & Andersson, A., 1997. Potential importance of protozoan grazing on the accumulation of polychlorinated biphenyls (PCBs) in the pelagic food web, *Hydrobiologia*, 357: 53-62.
- Wallberg, P., Jonsson, P. & Johnstone, R., 1999. Abundance, biomass and growth rate of pelagic microorganisms in a tropical coastal ecosystem, *Aquat. Microb. Ecol.*, 18: 175-185.
- Wasmund, N. & Kell, V., 1991. Characterization of brackish coastal waters of different trophic levels by means of phytoplankton biomass and primary production, *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 76: 361-370.
- Wassmann, P., 1998. Retention *versus* export food chains: processes controlling sinking loss from marine pelagic systems, *Hydrobiologia*, 363: 29-57.
- Waterbury, J.B. & Ripka, R., 1989. Subsection I. Chroococales Wettstein 1924, Emend. Rippka et al., 1979. *In: Bergey's Manual on Systematic Bacteriology*, Vol 3, Eds.: J.T. Stanley, M.P. Bryant, N. Pfennig and J.G. Holt, 1728-1746 pp.
- Waterbury, J.B., Watson, S.W., Valois, F.W. & Franks, D.G., 1986. Biological and ecological characterization of the marine unicellular cyanobacterium *Synechococcus*. *In: Photosynthetic Picoplankton*, Eds.: T. Platt and W.K.W. Li, *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, 214: 71-120.
- Waterhouse, T.Y. & Welschmeyer, N.A., 1995. Taxon-specific analysis of microzooplankton grazing rates and phytoplankton growth rates, *Limnol. Oceanogr.*, 40: 827-834.
- Weisse, T., 1989. The microbial loop in the Red Sea: dynamics of pelagic bacteria and heterotrophic nanoflagellates, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 55: 241-250.
- Weisse, T., 1990. Trophic interactions among heterotrophic microplankton, nanoplankton, and bacteria in Lake Constance, *Hydrobiologia*, 191: 111-122.
- Weisse, T., 1993. Dynamics of autotrophic picoplankton in marine and freshwater ecosystems. *In: Advances in Microbial Ecology*, vol 13, Ed.: J.G. Jones, Plenum Press, New York, 327-370 pp.
- Weisse, T., 1997. Growth and production of heterotrophic nanoflagellates in a meso-eutrophic lake, *J. Plankton Res.*, 19: 703-722.
- Weisse, T., 2002. The significance of inter- and intraspecific variation in bacterivorous and herbivorous protists, *Antoine van Leeuwenhoek*, 81: 327-341.

- Weisse, T. & Muller, H., 1998. Planktonic protozoa and the microbial food web in Lake Constance, Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol., 53: 223-254.
- Weisse, T. & Scheffel-Moser, U., 1991. Uncoupling the microbial loop: growth and grazing loss rates of bacteria and heterotrophic nanoflagellates in the North Atlantic, Mar. Ecol. Prog. Ser., 71: 195-205.
- Weinbauer, M.G. & Peduzzi, P., 1995. Significance of viruses *versus* heterotrophic nanoflagellates for controlling bacterial abundance in the northern Adriatic Sea, J. Plankton Res., 17: 1851-1856.
- Wells, M.L., 1999. Manipulating iron availability in nearshore waters, Limnol. Oceanogr., 44: 1002-1008.
- Welschmeyer, N.A., Goericke, R., Strom, S.L. & Peterson, W., 1991. Phytoplankton growth and herbivory in the subarctic Pacific: a chemotaxonomic analysis, Limnol. Oceanogr., 36: 1631-1649.
- Werner, I. & Hollibaugh, J.T., 1993. *Potamocorbula amurensis*: comparison of clearance rates and assimilation efficiencies for phytoplankton and bacterioplankton, Limnol. Oceanogr., 38: 949-964.
- Wessenberg, H. & Antipa, G., 1970. Capture and ingestion of *Paramecium* by *Didinium nasutum*, J. Protozool., 17: 250-270.
- Wetz, M.S., Lewitus, A.J., Koepfler, E.T. & Hayes, K.C., 2002. Impact of the Eastern oyster *Crassostrea virginica* on microbial community structure in a salt marsh estuary, Aquat. Microb. Ecol., 28: 87-97.
- Wetz, M.S. & Wheeler, P.A., 2004. Response of bacteria to simulated upwelling phytoplankton blooms, Mar. Ecol. Prog. Ser., 272: 49-57.
- Wetzel, R.G., Hatcher, P.G. & Bianchi, T.S., 1995. Natural photolysis by ultraviolet irradiance of recalcitrant dissolved organic matter to simple substrates for rapid bacterial metabolism, Limnol. Oceanogr., 40: 1369-1390.
- White, P.A., Kalff, J., Rasmussen, J.B. & Gasol, J.M., 1991. The effect of temperature and algal biomass on bacterial production and specific growth rate in freshwater and marine habitats, Microb. Ecol., 21: 99-118.
- White, D.L., Proter, D.E. & Lewitus, A.J., 2004. Spatial and temporal analysis of water quality and phytoplankton biomass in an urbanized versus a relatively pristine salt marsh estuary, J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 298: 255-273.
- Wiackowski, K., Brett, M.T. & Goldman, C.R., 1994. Differential effects of zooplankton species on ciliate community structure, Limnol. Oceanogr., 39: 486-492.
- Wiebinga, C.J., Veldhuis, M.J.W. & De Baar, H.J., 1997. Abundance and productivity of bacterioplankton in relation to seasonal upwelling in the northwest Indian Ocean, Deep-Sea Res. I, 44: 451-476.
- Wienke, S.M. & Cloern, J.E., 1987. The phytoplankton component of seston in San Francisco Bay, Neth. J. Sea Res., 21: 25-33.

- Wikner, J., Andersson, A., Normark, S. & Hagstrom, A., 1986. Use of genetically marked minicells as a probe in measurement of predation on bacteria in aquatic environments, *Appl. Environ. Microbiol.*, 52: 4-8.
- Wikner, J. & Hagstrom, A., 1988. Evidence of a tightly coupled nanoplanktonic predator-prey link regulating the bacterivores in the marine environment, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 50: 137-145.
- Wikner, J. & Hagstrom, A., 1991. Annual study of bacterioplankton community dynamics, *Limnol. Oceanogr.*, 36: 1313-1324.
- Wikner, J. & Hagstrom, A., 1999. Bacterioplankton intra-annual variability: importance of hydrography and competition, *Aquat. Microb. Ecol.*, 20: 245-260.
- Wikner, J., Rassoulzadegan, F. & Hagstrom, A., 1990. Periodic bacterivore activity balances bacterial growth in the marine environment, *Limnol. Oceanogr.*, 35: 313-324.
- Williams, P.J.le B., 1981. Incorporation of microheterotrophic processes into the classical paradigm of the planktonic food web, *Kieler Meeresforsch., Sonderh.* 5: 1-28.
- Williams, P.J.le B., 2000. Heterotrophic bacteria and the dynamics of dissolved organic matter. *In: D.L. Kirchman, Microbial Ecology of the Oceans*, New York, Wiley-Liss, 153-200 pp.
- Williams, R.B. & Murdoch, M.G., 1966. Phytoplankton production and chlorophyll concentration in the Beaufort Channel, North Carolina, *Limnol. Oceanogr.*, 11: 78-82.
- Wilson, C.A. & Stevenson, H., 1980. The dynamics of the bacterial population associated with a salt marsh, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 48: 123-138.
- Winter, D.F., Banse, K. & Anderson, G.C., 1975. The dynamics of phytoplankton blooms in Puget Sound, a fjord in the northwestern United States, *Mar. Biol.*, 29: 139-176.
- Witek, M., 1998. Annual changes of abundance and biomass of planktonic ciliates in the Gdansk Basin, Southern Baltic, *Internat. Rev. Hydrobiol.*, 83: 163-182.
- Witek, Z., Ochocki, S., Maciejowska, M., Pastusrak, M., Nakonieczny, J., Podgórska, B., Kownacka, J.M., Mackiewicz, T. & Wrzesinska-Kwiecien, M., 1997. Phytoplankton primary production and its utilization by the pelagic community in the coastal zone of the Gulf of Gdansk (southern Baltic), *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 148: 169-186.
- Wofsy, S.C., 1983. A simple model to predict extinction coefficients and phytoplankton biomass in eutrophic waters, *Limnol. Oceanogr.*, 28: 1144-1155.
- Wolfe, G.V., Sherr, E.B. & Sherr, B.F., 1994. Release and consumption of DMSP from *Emiliana huxleyi* during grazing by *Oxyrrhis marina*, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 111: 111-119.
- Wommack, K.E., Hill, R., Muller, T.A. & Colwell, R.R., 1996. Effects of sunlight on bacteriophage viability and structure, *Appl. Environ. Microbiol.*, 62: 1336-1341.
- Wong, M.W. & Townsend, D.W., 1999. Phytoplankton and hydrography of the Kennebec estuary, Maine, USA, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 178: 133-144.
- Wood, A.M., Horan, P.K., Muirhead, K., Phinney, D.A., Yentsch, C.M. & Waterbury, J.B., 1985. Discrimination between types of pigments in marine *Synechococcus* spp. by scanning spectroscopy, epifluorescence microscopy, and flow cytometry, *Limnol. Oceanogr.*, 30: 1303-1315.

- Wooster, W.S., Bakun, A. & McLain, D.R., 1976. The seasonal upwelling cycle along the eastern boundary of the North Atlantic, *J. Mar. Res.*, 34: 131-141.
- Worden, A.Z. & Binder, B.J., 2003. Application of dilution experiments for measuring growth and mortality rates among *Prochlorococcus* and *Synechococcus* populations in oligotrophic environments, *Aquat. Microb. Ecol.*, 30: 159-174.
- Wright, R.T. & Coffin, R.B., 1983. Planktonic bacteria in estuaries and coastal waters of northern Massachusetts: spatial and temporal distribution, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 11: 205-216.
- Wright, R.T. & Coffin, R.B., 1984a. Factors affecting bacterioplankton density and productivity in salt marsh estuaries. *In: Current perspectives in microbial ecology*, Eds.: M.J. Klug and C.A. Reddy, American Society for Microbiology, Washington DC, 485-494 pp.
- Wright, R.T. & Coffin, R.B., 1984b. Measuring microzooplankton grazing on planktonic marine bacteria by its impact on bacterial production, *Microb. Ecol.*, 10: 137-149.
- Wright, R.T., Coffin, R.B. & Lebo, M.E., 1987. Dynamics of planktonic bacteria and heterotrophic microflagellates in the Parker Estuary, northern Massachusetts, *Cont. Shelf Res.*, 7: 1383-1397.
- Wright, R.T., Coffin, R.B., Ersing, C.P. & Pearson, D., 1982. Field and laboratory measurements of bivalve filtration of natural marine bacterioplankton, *Limnol. Oceanogr.*, 27: 91-98.
- Wright, S.W., Jeffrey, S.W. & Mantoura, R.F.C., 1997. Evaluation of methods and solvents for pigment extraction. *In: Phytoplankton pigments in oceanography: guidelines to modern methods*. Eds.: S.W. Jeffrey, R.F.C. Mantoura and S.W. Wright, UNESCO Publishing, Paris, 261-282 pp.
- Yáñez-Arancibia, A. & Day Jr., J.W., 1982. Ecological characterization of Términos Lagoon, a tropical lagoon-estuarine system in the Southern Gulf of Mexico, *Oceanol. Acta*, n° SP: 431-440.
- Yih, W., Kim, H.S., Jeng, H.J., Myung, G. & Kim, Y.G., 2004. Ingestion of cryptophyte cells by marine photosynthetic ciliate *Mesodinium rubrum*, *Aquat. Microb. Ecol.*, 36: 165-170.
- Yoder, J.A., 1979a. A comparison between the cell division rate of natural populations of the marine diatom *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve grown in dialysis culture and that predicted from a mathematical model, *Limnol. Oceanogr.*, 24: 97-106.
- Yoder, J.A., 1979b. Effect of temperature on light-limited growth and chemical composition of *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae), *J. Phycol.*, 15: 362-370.
- Yokokawa, T., Nagata, T., Cotrell, M. & Kirchman, D.L., 2004. Growth rate of the major phylogenetic bacterial groups in the Delaware estuary, *Limnol. Oceanogr.*, 49: 1620-1629.
- Zehr, J.P., Waterbury, J.B., Montoya, J.P., Omoregie, E., Steward, G.F., Hansen, A. & Karl, D.M., 2001. Unicellular cyanobacteria fix N₂ in the subtropical North Pacific Ocean, *Nature*, 412: 635-638.
- Zhang, W. & Wang, R., 2000. Summertime ciliate and copepod *nauplii* distributions and microzooplankton herbivorous activity in the Laizhou Bay, Bohai Sea, China, *Est. Coastal Shelf Sci.*, 51: 103-114.

Ziegler, S. & Benner, R., 1999. Dissolved organic carbon cycling in a subtropical seagrass-dominated lagoon, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 180: 149-160.

Zimmermann, R., 1977. Estimation of bacterial number and biomass by epifluorescence microscopy and scanning electron microscopy. *In: Microbial Ecology of a brackish water environment*, Ed.: G. Rheinheimer, Springer-Verlag, Berlin, 103-120 pp.

Zonneveld, C., 1998. A cell-based model for the chlorophyll a to carbon ratio in phytoplankton, *Ecol. Modell.*, 113: 55-70.

Zweifel, U.L., 1999. Factors controlling accumulation of labile dissolved organic matter in the Gulf of Riga, *Est. Coast. Shelf Sci.*, 48: 357-370.

Zweifel, U.L. & Hagstrom, A., 1995. Total counts of marine bacteria include a large fraction of non-nucleoid containing bacteria (ghosts), *Appl. Environ. Microbiol.*, 61: 2180-2185.

Zweifel, U.L., Norrman, B. & Hagstrom, A., 1993. Consumption of dissolved organic carbon by marine bacteria and demand for inorganic nutrients, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 101: 23-32.

Anexo

Valores médios e gama de variação (min-max) da concentração de macronutrientes inorgânicos (μM) numa estação localizada na plataforma algarvia, a cerca de 26 km a oeste da Estação Barra no período de Abril 1991 a Maio 1992, com localização temporal e indicação da concentração aproximada (μM) dos principais máximos relativos. nd: valor inferior ao limite de detecção (extraído de Cravo, 1996).

Nutriente	média	min-max	localização e concentração máximos relativos
Si-SiO ₄	1,1	nd-8,7	Abril 1991: 6 Junho-Julho 1991: 4 Setembro 1991: 3 Dezembro 1991-Janeiro 1992: 5 Março-Abril 1992: 3
N-NO ₃	3,5	0,1-22,7	Abril 1991: 8 Setembro 1991: 13 Dezembro 1991-Janeiro 1992: 17 Abril 1992: 6
N-NH ₄	1,5	0,4-3,6	Outubro 1991: 3 Dezembro 1991: 2,5 Maio 1992: 2,5
P-PO ₄	0,4	0,1-0,9	Setembro 1991: 1,2 Abril 1992: 0,9