

Universidade Federal de Juiz de Fora
Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada ao Manejo
e Conservação dos Recursos Naturais

Efeitos da disponibilidade de luz e limitação de nutrientes
sobre a competição entre cepas de *Cylindrospermopsis*
raciborskii e *Microcystis aeruginosa*

Marina Junqueira Melgaço

Dissertação apresentada ao programa
de Pós-Graduação em Ecologia como
requisito para obtenção do grau de Mestre
em Ecologia Aplicada ao Manejo e
Conservação dos Recursos Naturais

Juiz de Fora – MG - Brasil

2007

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

**Efeitos da disponibilidade de luz e limitação de nutrientes sobre a
competição entre cepas de *Cylindrospermopsis raciborskii* e *Microcystis
aeruginosa***

Marina Junqueira-Melgaço

Dissertação apresentada ao programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos necessários para a obtenção do grau de Mestre em Ecologia Aplicada ao Manejo e Conservação dos Recursos Naturais.

Profa. Lúcia Helena Sampaio da Silva, Dra.

Ana Cláudia Pimentel de Oliveira, Dra.

Prof. Marcelo Manzi Marinho, Dr.

JUIZ DE FORA – BRASIL

JUNHO DE 2007

Orientador:

Marcelo Manzi Marinho

FICHA CATALOGRÁFICA

JUNQUEIRA-MELGAÇO, Marina

Efeitos da disponibilidade de luz e limitação de nutrientes sobre a competição entre cepas de *Cylindrospermopsis raciborskii* e *Microcystis aeruginosa*

64p: 17 figuras, 7 tabelas

Dissertação de Mestrado, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Juiz de Fora, 2007.

Palavras-chave: *Cylindrospermopsis raciborskii*, *Microcystis aeruginosa*, luz, competição

A meus pais, exemplos de honestidade,
seriedade e responsabilidade.

Agradecimentos

Agradeço a Deus pelas oportunidades que me foram dadas, a força que sempre me deu nos momentos difíceis e as alegrias que foram postas em meu caminho.

Ao CNPq pela bolsa de mestrado que me foi concedida.

Aos meus avós.

Aos meus irmãos queridos.

Aos meus tios queridos que estão sempre ao meu lado: tia Martha, tia Nêga, tia Mariângela, tio Lui, tia Regina, Zezinho, Chico, Bitencourt e cia.

Ao meu namorado, que algumas vezes deixei de lado pra fazer experimentos. Em momento algum esqueci de você. Tenha certeza que você esteve comigo todos os dias fazendo amostragens, contando, fazendo análises, gráficos, tabelas... Amo você!

Ao Marcelo, meu orientador, por todo ensinamento, pela imensa paciência, atenção e amizade todos esses anos.

Ao Dr. Fábio Roland, meu primeiro orientador que me apresentou a Limnologia e principalmente, as cianobactérias. Agradeço todo apoio e incentivo em todos esses anos que trabalhei em seu laboratório.

Aos amigos do laboratório de ecologia aquática (Alessandro, Caíque, Eliese, Emílio, Felipe, Fernanda, Gladson, Lúcia, Luciana, Marcela, Natália, Nathan, Priscila, Raphaela, Raquel, Simone) que me fizeram companhia durante o longo período de contagem das amostras, que me muito ajudaram nas análises e muitas vezes dividiram momentos de tensão. Vocês tornaram o trabalho mais fácil e alegre.

As amigas (Bianca, Kelly, Michelle, Adriana...) que estiveram sempre por perto nas horas difíceis e comemorando as vitórias.

A Mariana, companheira de trabalho, que muito me ajudou no preparo dos experimentos, amostragens e no cuidado do cultivo.

Lúcia obrigada pela ajuda na confecção dos gráficos e pelas longas conversas repletas de incentivo. Marcela, agradeço a você também as palavras de apoio.

Raquel obrigada pela grande ajuda preparação da apresentação. E Felipe obrigada pelo auxílio durante a formatação deste trabalho.

“Não se pode defender o que não se ama, e, não se pode amar o que não se conhece.”

Autor desconhecido

Sumário

Abstract	ix
1. Introdução	1
1.1. Considerações Gerais	1
1.2. <i>Cylindrospermopsis raciborskii</i> :	2
1.3. <i>Microcystis aeruginosa</i> :	5
1.4. Competição por recursos:	6
2. Objetivo	12
2.1. Objetivos específicos	12
3. Metodologia	13
3.1. Cepas	13
3.2. Condições de cultivo	13
3.3. Experimentos de absorção	15
3.4. Experimentos de competição	15
3.5. Densidade celular	16
3.6. Crescimento	17
3.7. Biomassa	17
3.8. Análise de nutrientes	17
3.9. Tratamento estatístico	17
4. Resultados	18
4.1. Absorção de nutrientes	18
4.2. Experimentos de Competição	26
5. Discussão	42
6. Conclusão	48
7. Bibliografia	50

Resumo

O aumento da ocorrência e dominância de *Cylindrospermopsis raciborskii* em ecossistemas aquáticos continentais, observado em todo o mundo tem resultado, em muitos casos, na substituição de outras espécies de cianobactérias, como *Microcystis aeruginosa*. Os fatores relacionados a essa dominância ainda não são bem compreendidos. O objetivo deste trabalho foi avaliar a influência da luz e nutrientes na competição entre *C. raciborskii* e *M. aeruginosa*. Foram realizados experimentos em cultivos unialgais visando determinar a dinâmica de absorção de nitrogênio (N) e fósforo (P) por 4 cepas (2 cepas de *C. raciborskii*, 2 de *M. aeruginosa*). As habilidades competitivas das duas espécies foram avaliadas em cultivos mistos em 3 condições de intensidade luminosa (alta, média e baixa) e de limitação de N e P. As quatro cepas estudadas apresentaram a mesma dinâmica na assimilação de nutrientes, absorvendo rapidamente N e P (ca. 24hs) e com taxas de crescimento, tempo de duplicação e rendimento máximo da cultura semelhantes. Nos experimentos de competição as cepas de *M. aeruginosa* foram dominantes na maior intensidade luminosa nas condições P-limitada e controle e na limitação por N apenas no último bloco. Na menor intensidade foi dominante apenas nos dois últimos blocos na condição controle. Na intensidade média foi dominante na condição controle no último bloco, com limitação de fósforo e nitrogênio nos dois últimos blocos. Enquanto que apenas uma cepa *C. raciborskii* foi dominante na condição controle na menor intensidade luminosa. Na condição N-limitada, *C. raciborskii* foi dominante apenas na menor intensidade no primeiro bloco e na maior intensidade no segundo bloco de experimentos. Na condição P-limitada, *C. raciborskii* não foi dominante em nenhum momento. Fica evidente portanto, a influência e interação da disponibilidade de luz e nutrientes na competição entre *C. raciborskii* e *M. aeruginosa*, contudo, as respostas são dependentes das cepas, e as generalizações específicas devem ser avaliadas com cuidado.

Abstract

The increase in occurrence and dominance of the cyanobacteria *Cylindrospermopsis raciborskii* in freshwater ecosystems, observed worldwide, has resulted, in many cases, in a replacement of other species like *Microcystis aeruginosa*. The factors related with this dominance are still unknown. The aim of this work was to evaluate the influence of light and nutrients in the competition between *C. raciborskii* and *M. aeruginosa*. Experiments with 4 strains (2 strains of *C. raciborskii*, 2 strains of *M. aeruginosa*) in unialgal cultures have been accomplished to determine the nitrogen (N) and phosphorus (P) uptake dynamics. Competitive abilities of the two species have been evaluated in mixed cultures under 3 light intensities (high, medium and low) and under N and P limitation. The 4 studied strains presented the same nutrient uptake dynamics, absorbing N and P quickly (ca. 24 hours) and similar growth rates, mean doubling time and maximum yield of the cultures. At competition experiments *M. aeruginosa* was dominant in P-limited and control conditions under high and medium light intensities. *C. raciborskii* strains presented different responses: one of them was dominant in all conditions under low light intensity and also N-limited condition under medium light intensity. The other was dominant only in the N-limited and control conditions under low light intensity. It's then evident the influence of the availability of light and nutrients in the competition between *C. raciborskii* and *M. aeruginosa*, however, the responses rely on the strains and specific generalization should be carefully evaluated.

1. Introdução

1.1. Considerações Gerais

A diversificação dos usos múltiplos, o despejo de resíduos líquidos e sólidos em rios, lagos, represas e a destruição das áreas alagadas e das matas galeria têm produzido continua e sistemática deterioração e perdas extremamente elevadas em quantidade e qualidade da água (TUNDISI, 2003). A contínua descarga de efluentes gera um aumento da concentração de nutrientes, especialmente fósforo e nitrogênio, nos ecossistemas aquáticos, que tem como conseqüência o aumento de suas produtividades (ESTEVES, 1998). O aumento desta eutrofização leva, geralmente, a uma perda de diversidade e ao crescimento intenso de algumas espécies de algas planctônicas, formando o que é conhecido como florações. Dentre estas algas, destaca-se o grupo das cianobactérias. É muito freqüente o registro da dominância de cianobactérias em reservatórios e lagoas costeiras brasileiras (HUSZAR & SILVA, 1999).

A dominância de cianobactérias em ambientes eutróficos tem sido associada com uma variedade de fatores como: baixa turbulência (REYNOLDS, 1987, mas veja GANF, 1974), baixa intensidade luminosa (ZEVENBOOM & MUR, 1980; SMITH, 1986), baixa razão zona eufótica/zona de mistura (JENSEN et al., 1994), alta temperatura (SHAPIRO, 1990), baixo CO₂/alto pH (KING, 1970; SHAPIRO, 1990; CARACO & MILLER, 1998), alta concentração de fósforo total (McQUEEN & LEAN, 1987; TRIMBEE & PREPAS, 1987; WATSON et al., 1997), baixas concentrações de nitrogênio total (SMITH, 1983) e de nitrogênio inorgânico dissolvido (BLOMQUIST et al., 1994) e armazenagem de fósforo (PETTERSSON et al., 1993).

Além dos desequilíbrios ecológicos relacionados do ponto de vista de perda de diversidade e alterações ao longo da cadeia trófica, as florações de cianobactérias apresentam problemas ligados à saúde humana. Um dos maiores problemas está no fato de que muitas cianobactérias são potencialmente produtoras de toxinas, as

cianotoxinas, substâncias hepatotóxicas ou neurotóxicas. Esses compostos não atingem apenas os organismos aquáticos, mas também animais terrestres, uma vez que podem ser acumuladas na rede trófica, ocasionando diferentes sintomas de intoxicação e efeitos crônicos, muitas vezes, difíceis de serem diagnosticados (BITTENCOURT-OLIVEIRA & MOLICA, 2003).

Dentre os gêneros mais freqüentemente observados nas florações de cianobactérias no Brasil, destacam-se *Microcystis* e *Cylindrospermopsis*, descritos na literatura como potencialmente produtores de toxinas (CARMICHAEL, 1994). Florações tóxicas desses gêneros já foram registradas em ecossistemas aquáticos brasileiros (AZEVEDO & CARMOUZE, 1994; BOUVY et al., 1999; MAGALHÃES & AZEVEDO, 1999).

1.2. *Cylindrospermopsis raciborskii*:

Cylindrospermopsis raciborskii Seenayya et Subba Raju (1972) é uma cianobactéria filamentosa pertencente a ordem Nostocales. Apresenta capacidade de fixar nitrogênio (heterocitos) e aerótopos (vesículas de gás) que permitem a migração na coluna d'água. Esta espécie é caracterizada por apresentar tricomas isopolares, solitários, cilíndricos ou ligeiramente estreitos nas extremidades células mais longas que largas. Os heterocitos se formam exclusivamente a partir das células terminais, depois de uma divisão assimétrica da maior parte da célula e os acinetos são cilíndricos (KOMÁRKOVÁ, 1998; SANT'ANNA & AZEVEDO, 2000). Filamentos retos, sigmóides ou espiralados podem ocorrer simultaneamente na mesma população (BITTENCOURT-OLIVEIRA & MOLICA, 2003), destacando que, as formas reta e espiralada apresentam alta similaridade genética e não há relação entre habilidade de produzir toxinas e a morfologia do tricoma (SAKER et al., 1999; SAKER & NEILAN, 2001).

Embora tenha sido descrita como uma espécie tropical sua ocorrência tem sido reportada para ambientes de regiões sub-tropical e temperada. *Cylindrospermopsis raciborskii* ocupou rapidamente larga área geográfica, ocorrendo num amplo número de lagos, reservatórios e rios tropicais (PADISÁK, 1997), produzindo florações tóxicas e extensas em muitos corpos d'água ao redor do mundo (BRANCO & SENNA, 1994; DOKULIL & MAYER, 1996; CHAPMAN & SCHELSKI, 1997). Tem habitado diferentes ambientes aquáticos, desde o reservatório oligotrófico Kareba no hemisfério sul a pequenos, rasos e hipereutróficos reservatórios do hemisfério norte (PADISÁK, 1997). Independente da latitude, populações de *C. raciborskii* crescem e aumentam apenas em água quentes (> 25°C). Conseqüentemente pode manter grandes populações em águas permanentemente quentes durante todo o ano enquanto que sua presença está restrita a menores períodos em direção às altas latitudes. Assim em regiões temperadas ocorre exclusivamente nos períodos mais quentes do ano, sendo sensíveis às condições meteorológicas (PADISÁK, 1997).

C. raciborskii vem se tornando uma das espécies de cianobactérias de maior interesse de pesquisadores, em parte pelo seu potencial de produzir toxinas e formar florações, mas principalmente pelo aumento do número de relatos de sua ocorrência na última década em ecossistemas continentais de regiões tropicais, subtropicais, e mesmo temperadas (PADISÁK, 1997). O aparecimento desta espécie em lagos naturais ou artificiais tem sido freqüentemente seguido de florações durante as quais há picos de densidade com cerca de 10^8 - 10^9 filamentos L^{-1} (PADISÁK, 1997).

Condições em que populações de *C. raciborskii* podem formar florações: depleção de nutrientes no epilímnio, altos valores de pH, alta temperatura (BRANCO & SENNA, 1994), ausência de predação (HAWKINS & LAMPERT, 1989; BRANCO & SENNA, 1994), geralmente associadas à reduzidas concentrações das formas dissolvidas de nitrogênio e fósforo (PADISÁK, 1997, BRANCO & SENNA, 1994, BRIAND *et al.*, 2002, MARINHO e HUSZAR, 2002) e estabilidade da coluna d'água (PADISÁK, 1997; TUCCI & SANT'ANNA, 2003; HAWKINS & GRIFFITHS, 1993). A

ocorrência de *C. raciborskii* em ambientes rasos sem estratificação duradoura foi registrada em ambientes tropicais e subtropicais (BOUVY *et al.*, 1999; MARINHO & HUSZAR, 2002).

Altas temperaturas são essenciais para seu desenvolvimento (SAKER *et al.*, 1999). Populações perenes têm sido observadas apenas em regiões tropicais: Austrália (FABBRO & DUIVENVOORDEN, 1996) e Brasil (BOUVY *et al.*, 1999; KOMARKOVÁ *et al.*, 1999), enquanto que em países temperados as proliferações são limitadas aos períodos mais quentes: Áustria (DOKULIL & MAYER, 1996) e Hungria (PADISÁK & REYNOLDS, 1998). Porém foi registrado que cepas japonesas podem crescer numa ampla faixa de temperaturas a (15-35 °C) com o ótimo entre 30-35°C mostrando características de grupo adaptado a baixas temperaturas (CHONUDOMKUL *et al.*, 2004). A presença desta espécie também foi observada na lagoa do Peri (Florianópolis – SC) durante o inverno, com temperatura da água a 15°C (MATTHIENSEN & BARBOSA, 2003).

Exposição de luz acima de 120-150 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ foi inibitório para culturas de *C. raciborskii* (SHAFIK *et al.*, 1997). Fotoinibição foi observada numa densidade de fótons acima de 70-240 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ em um lago raso Australiano (DOKULIL & MAYER, 1996). VARKONY *et al.* (2000) viram que a fotoinibição de células de *C. raciborskii* ocorreu em culturas crescendo entre 25 e 35°C, e que células crescendo a 25°C foram mais tolerantes a exposição de alta luminosidade que a 35°C. E que células crescendo a 20°C eram mais sensíveis que 30°C. Além disso, células que cresciam a baixas temperaturas possuíam consideravelmente maiores quantidades de componentes glicerolipídios poli-insaturados que células crescendo em maiores temperaturas, indicando boa correlação entre quantidade de moléculas de lipídios poli-insaturados e habilidade de células para proteger o fotossistema II contra baixa temperatura e fotoinibição.

A formação de acinetos ocorre comumente em resposta a limitação de nutrientes ou luz, condições desfavoráveis que não suportam o crescimento vegetativo

e dominância do organismo (MOORE *et al.*, 2003). Acinetos de *Cylindrospermopsis raciborskii* podem ter dois papéis: funcionar como inóculo para um próximo crescimento e assimilar fósforo durante sua fase no sedimento (ISTVANÓVCS *et al.*, 1993, PADISÁK, 2003). Para o crescimento e desenvolvimento completo dos acinetos é necessário um choque inicial de temperatura e disponibilidade de fósforo. (MOORE *et al.*, 2003). Temperaturas frias estão comumente associadas com a diferenciação e maturação destas células (MOORE *et al.*, 2003). Assim, em sistemas tropicais, filamentos com acinetos não tem sido reportados, ou quando ocorrem são raros (PADISÁK, 1997).

1.3. *Microcystis aeruginosa*:

Microcystis aeruginosa (Kützing) Kützing 1846 é uma cianobactéria colonial pertencente à ordem Chroococcales. São colônias flutuantes, usualmente microscópicas, irregulares no contorno, com lobos e crateras distintos. A colônia de *Microcystis* apresenta uma fina camada de mucilagem, alta densidade de células, com diâmetro da célula variando de 4-6 µm (KOMÁREK *et al.*, 2002). As células estão irregularmente aglomeradas e mais ou menos densas (KOMÁREK & KOMÁRKOVÁ, 2002). O gênero *Microcystis* é uma das mais importantes cianobactérias presentes nos ecossistemas aquáticos podendo ser considerado cosmopolita. Está claramente delimitado a nível genérico por seqüenciamento genético, mas ocorrendo em variados morfotipos em reservatórios temperados e tropicais (KOMÁREK *et al.*, 2002).

M. aeruginosa, como outras espécies pertencentes a este gênero, tem a capacidade de manter sua posição em quantidade de luz ótima no ambiente controlando a flutuação com vesículas de gás (REYNOLDS, 1972). O tamanho da colônia tem importante papel na velocidade de migração na coluna d'água (REYNOLDS *et al.*, 1987; O' BRIEN *et al.*, 2004), na pressão de predação (OLIVER & GANF, 2000) e na razão superfície / volume (O' BRIEN *et al.*, 2004). E esta razão afeta

a atenuação de luz (ROBARTS & ZOHARY, 1984; O' BRIEN *et al.*, 2004), a taxa de crescimento (REYNOLDS, 1997) e a assimilação de nutrientes (O'BRIEN *et al.*, 2004). O tamanho da colônia também permite a redução da predação pelo zooplâncton (LAMPERT, 1981; SHULAMIT *et al.*, 1986; FULTON & PEARL, 1987).

Sistemas aquáticos onde *Microcystis* geralmente forma florações tem algumas características em comum: taxas de troca de água são baixas, alto influxo de nutrientes, baixas concentrações de nitrogênio e/ou fósforo (KUWATA & MIYAZAKI, 2000), tende a formar florações em águas paradas mais que em águas turbulentas (TAKEYA *et al.*, 2004). A espécie *Microcystis* também requer alta irradiação luminosa (HAVENS *et al.*, 1998). Em reservatórios de ambientes temperados, a espécie *M. aeruginosa* aparece na coluna d'água no final da primavera e forma florações durante o verão. Após esse crescimento excessivo, ela afunda e chega ao sedimento no outono (LATOURE & GIRAUDET, 2004). *Microcystis aeruginosa* pode ser considerada uma espécie adaptada a estocar fósforo, com alta capacidade para absorver fósforo inorgânico (OLSEN, 1989).

1.4.Competição por recursos:

As dinâmicas da população dos organismos planctônicos são conseqüências das complexas interações entre recursos ambientais, necessidades e tolerâncias de cada espécie e da competição entre elas (BRANCO & SENNA, 1996). A recente dominância de *C. raciborskii* em vários ecossistemas aquáticos mundiais e até mesmo a substituição de *M. aeruginosa* por esta espécie pode estar relacionada com a competição por recursos.

Uma espécie que requer menor disponibilidade de recurso (R^*) irá excluir uma outra espécie que tenha um maior valor de R^* na competição por nutrientes limitantes (TILMAN, 1982, TAKEYA *et al.*, 2004). Se apenas um recurso é limitante, a espécie que é capaz de reduzir a densidade do recurso para o menor nível (R^*) exclui

competitivamente todas as outras espécies (STEWART & LEVIN, 1973; ARMSTRONG & McGHEE, 1980; BUTLER & WOLKOWICZ, 1987). Em caso de dois recursos limitantes a coexistência de duas espécies é possível (MacARTHUR & LEVINS, 1964; PHILLIPS, 1973).

Estudos experimentais mostraram que muitas espécies do fitoplâncton podem coexistir sempre que um número limitado de nutrientes regulam sua taxa de crescimento (FLODER *et al*, 2002). Investigações teóricas mostram que suprimento variável de recursos pode promover coexistência e aumento de diversidade (LITCHMAN, 2003).

A competição interespecífica entre algas por nutrientes pode determinar a estrutura da comunidade fitoplanctônica (TILMAN, 1982). As espécies dominantes substituem outras espécies dependendo das características de utilização de nutrientes e modos de suprimentos de nutrientes (TILMAN, 1977; SOMMER, 1985).

A competição por luz é mediada pelo sombreamento e pela heterogeneidade espacial da luz criada pelos próprios competidores (HUISMAN & WEISSING, 1994). Sob um constante suprimento de luz a espécie que possui menor I_k^* (intensidade luminosa de saturação) competitivamente exclui a outra, porque está apta a reduzir o I_k^* abaixo das intensidades luminosas críticas de todas as outras espécies (HUISMAN & WEISSING, 1994). De acordo com a teoria de competição por recursos, a espécie que está apta para atenuar luz para o menor ponto (medido no fundo da coluna d'água) provavelmente vence a competição (LITCHMAN, 2003). Ao contrário da competição por nutrientes onde o nível mínimo de recurso é independente da taxa de suprimento, o I_{out} (medido no fundo da coluna d'água) depende da irradiação que consegue penetrar nas diferentes profundidades da colunad'água (LITCHMAN, 2003).

O vencedor da competição por luz depende da intensidade luminosa incidente (I_{in}). A mudança sazonal de I_{in} pode induzir mudanças sazonais na dominância competitiva das espécies (STOCKNER, 1968). O resultado da competição por um único nutriente vai ser independente do suprimento deste. Em contraste, I_k^* é função

de I_{in} e o resultado da competição por luz depende do seu suprimento (HUISMAN & WEISSING, 1994).

A teoria interespecífica de competição por luz (HUISMAN & WEISSING, 1994; WEISSING & HUISMAN, 1994; HUISMAN *et al.*, 1999) prediz que uma mistura completa pode levar a uma exclusão competitiva de maneira semelhante a do R^* , a espécie com menor intensidade luminosa crítica deve substituir as outras espécies.

A dinâmica de populações de espécies fitoplanctônicas é governada por crescimento e transporte local. A taxa de crescimento das espécies é dada pela disponibilidade de luz, que varia com a profundidade. As espécies competem umas com as outras por sombreamento (HUISMAN *et al.*, 1999).

A composição de espécies de uma comunidade é afetada significativamente por mudanças periódicas na intensidade de luz de um a vários dias na escala temporal (FLODER *et al.*, 2002). Mudanças na luz podem causar alterações no conteúdo de carboidrato das células, influenciando as razões P/C, N/C, ATP/C, Chl-a/C e Proteína/Carboidrato dramaticamente (RIEGMAN & MUR, 1986).

Diferentes regimes de variabilidade temporal da luz podem estimular diferentes espécies ou grupos taxonômicos, o que pode levar a uma mudança na composição da comunidade fitoplanctônica (LITCHMAN, 2000).

A inibição do crescimento causada por alta irradiação pode ocorrer devido a inibição da fotossíntese (NEALE & MARRA, 1985), aumento da taxa de respiração (FALKOWSKI *et al.*, 1994) ou aumento de alocação de recursos para proteção (evitável) e mecanismos de reparo e assim redução na alocação para o crescimento (LITCHMAN, 2000).

A disponibilidade de um nutriente para suportar o crescimento é determinada por sua concentração no ambiente e pela habilidade dos organismos fitoplanctônicos de acumulá-lo (RIEGMAN & MUR, 1986). Por mais de 50 anos têm sido realizadas investigações a respeito dos efeitos dos nutrientes (N e P) na abundância e composição do fitoplâncton (XIE *et al.*, 2003).

O nitrogênio é um dos elementos mais importantes no metabolismo de ecossistemas aquáticos. Essa importância deve-se principalmente à sua participação na formação de proteínas, um dos componentes básicos da biomassa (ESTEVES, 1998). A absorção de nitrogênio na forma de nitrato aumenta com a concentração deste íon, já que a absorção requer menos energia que a fixação de nitrogênio atmosférico (N_2), que pode ocorrer mesmo em concentrações elevadas de nitrato, embora em taxas decrescentes (SHAFIK *et al.*, 2001). Porém estudos em laboratório mostram que *Cylindrospermopsis raciborskii* usa preferencialmente amônio e nitrato quando comparados ao nitrogênio atmosférico (SPROBER *et al.*, 2003). Em adição taxas mais rápidas de crescimento são encontradas quando amônio é a fonte de nitrogênio, seguido por nitrato e por último quando há fixação de nitrogênio atmosférico (SHAFIK *et al.*, 2001).

A concentração mínima de amônio para assimilação de *C. raciborskii* é provavelmente menor que de outras cianobactérias, o que pode ser uma vantagem na competição durante o desenvolvimento de floração (PADISÁK, 1997).

Fósforo é o macronutriente mais essencial aos organismos, requerido por processos de energia e metabólicos os quais determinam a sobrevivência dos organismos (MARTIM, 1990). De acordo com o modelo linear força-fluxo, a assimilação de fósforo ($\mu gP [ngC] h^{-1}$) cessa no limiar da concentração, porque a energia disponível é insuficiente para suportar a incorporação de fósforo (ISTVÁNOVICS *et al.*, 2000).

A velocidade máxima de absorção de fosfato é função de sua concentração externa e interna (BROWN & HARRIS, 1978; FRANCO & WETZEL; 1980; ESTEVES, 1998). Assim, a taxa de absorção de fosfato diminui com o aumento da concentração no interior da célula (ESTEVES, 1998). Algumas algas são capazes de assimilar fósforo além de suas necessidades momentâneas ("luxury consumption"), o que permite o crescimento da população mesmo que a fonte externa de fosfato esteja esgotada (ESTEVES, 1998). Espécies com adaptação a estocagem tem uma alta

capacidade de assimilação de fósforo ($\mu_{\max} = \mu_{\min}/Q_p$) relativo a sua taxa de crescimento (SOMMER, 1984). O transporte de fósforo do sedimento para a coluna d'água por células de resistência contribui para o aumento deste nutriente na coluna (XIE *et al.*, 2003).

As taxas de absorção de nutrientes dependem de muitos fatores ambientais, incluindo a luz. Embora *C. raciborskii* tenha sido capaz de manter assimilação de fósforo no escuro, a assimilação fica mais devagar e menor que em condições ótimas de luz (ISTVÁNOVICS *et al.*, 2000; BUFORD *et al.*, 2006). Porém a dependência de luz para absorção parece ser desigual para diferentes nutrientes. Ou seja, nutrientes que requerem mais energia para serem assimilados, exemplo nitrato e amônio (SYRETT, 1981), podem mostrar dependência da luz na absorção menor, como mostrado em vários estudos (KUDELA *et al.*, 1997, MULHOLLAND *et al.*, 1999). Apesar da dependência da luz pra absorção de nutrientes aparentemente ser diferente entre os grupos taxonômicos (EPPLEY *et al.*, 1971, WHEELER *et al.*, 1983), a assimilação de nutriente é sempre um processo dependente de luz (DONALD *et al.*, 1997).

A severidade de cada limitação pode determinar o resultado da competição e o intervalo entre as razões de nutrientes pode determinar a faixa onde uma coexistência é possível (RIEGMAN & MUR, 1986).

A disponibilidade de luz e a energia dispensada para fixação de nitrogênio podem influenciar o crescimento dependente de fósforo (ISTVÁNOVICS *et al.*, 2000). A luz é um recurso essencial para todos os organismos fotoautotróficos e sua disponibilidade tem grande influência na estrutura da comunidade. A disponibilidade de luz em qualquer profundidade depende da luz incidente (I_{in}) e da atenuação total pelo fitoplâncton e turbidez (HUISMAN & WEISSING, 1994).

A densidade da população é basicamente determinada por fatores ambientais (luz, nutrientes e temperatura). Flutuações do ambiente podem afetar interações ecológicas que estão ocorrendo, como a competição e predação (LITCHMAN *et al.*, 2004).

Florações de *C. raciborskii* têm sido cada vez mais freqüentes em reservatórios brasileiros o que torna esta espécie um dos mais importantes componentes das comunidades fitoplanctônicas. A grande expansão na distribuição desta cianobactéria deu-se a partir da década de 90, coincidindo com o aumento da eutrofização dos sistemas aquáticos nas mais diversas regiões do país (TUCCI & SANT'ANNA, 2003). Esta espécie vem substituindo outras espécies de cianobactérias, como *M. aeruginosa* e *Anabaena* spp.. No reservatório de Juturnaíba, Estado do Rio de Janeiro, no período de dezembro de 1996 a abril de 1997 havia dominância de *M. aeruginosa* seguida de *A. spiroides*. Após este período foi verificada a dominância de *C. raciborskii* e *A. spiroides* (MARINHO & HUSZAR, 2002). No Lago das Garças, Estado de São Paulo, *C. raciborskii* começou a ser encontrada apenas em 1997, sendo que o ambiente até aquele momento era dominado por espécies de *Microcystis* (TUCCI & SANT'ANNA, 2003). O que tem levado a essa recente dominância de *Cylindrospermopsis raciborskii*?

Essa substituição estaria acontecendo por causa da intensidade luminosa dos ambientes? Ou porque *C. raciborskii* cresce mais com pouco fósforo e tem a capacidade de fixar nitrogênio atmosférico?

As respostas do fitoplâncton dependem, entre outros fatores, das adaptações ecofisiológicas. Neste sentido, estudos experimentais sobre a ecofisiologia do fitoplâncton com culturas de laboratório são importantes, pois permitem o conhecimento sobre as estratégias e fatores que estimulam a resposta adaptativa das espécies, tornando as extrapolações para a natureza ainda mais realistas (ZEVENBOOM, 1987).

2. Objetivo

O presente estudo visa, através de estudos em laboratório, avaliar as habilidades competitivas de *Cylindrospermopsis raciborskii* e *Microcystis aeruginosa* em relação à luz e nutrientes, buscando entender como estas poderiam estar influenciando a crescente dominância de *C. raciborskii*.

2.1. Objetivos específicos

- 1) Determinar as taxas de crescimento de cepas de *Cylindrospermopsis raciborskii* e *Microcystis aeruginosa* em condições unialgais e de competição (cultivos mistos)
- 2) Avaliar a capacidade de assimilação de nitrogênio e fósforo por cepas de *C. raciborskii* e *M. aeruginosa* em condições unialgais
- 3) Avaliar o comportamento competitivo em cultivos mistos das cepas de *C. raciborskii* e *M. aeruginosa* em condições controle e com limitação de nitrogênio e fósforo

3. Metodologia

3.1. Cepas

Para este estudo foram utilizadas cepas, unialgais, não axênicas, de *Cylindrospermopsis raciborskii* e *Microcystis aeruginosa* isoladas de alguns ambientes aquáticos brasileiros (Tabela 1). A cepa LEA-04 foi isolada no Laboratório de Ecologia Aquática da Universidade Federal de Juiz de Fora, a partir de amostras coletadas no reservatório de Itumbiara (GO), enquanto que as demais foram obtidas junto ao banco de cultivo do Laboratório de Ecofisiologia e Toxicologia de Cianobactérias do Instituto de Biofísica Carlos Chagas Filho da Universidade Federal do Rio de Janeiro, gentilmente cedidas pela Dra Sandra Azevedo.

Tabela 1: Cepas das espécies *C. raciborskii* e *M. aeruginosa* utilizadas nos experimentos, suas origens e cianotoxinas.

Cepa	Espécie	Toxina	Origem
NPCP	<i>Cylindrospermopsis raciborskii</i>	Não produtora	COPASA (MG)
T3	<i>Cylindrospermopsis raciborskii</i>	Saxitoxinas	R. Guarapiranga (SP)
NPLJ-4	<i>Microcystis aeruginosa</i>	Microcistinas	L. Jacarepaguá (RJ)
LEA-04	<i>Microcystis aeruginosa</i>	Microcistinas	R. Itumbiara (GO)

3.2. Condições de cultivo

Durante os experimentos as cepas foram mantidas em meio ASM-1 (GORHAM *et al.*, 1964) a temperatura de 26°C, pH 8,0 e fotoperíodo de 12 horas, com iluminação provida por lâmpadas fluorescentes. Estas condições foram mantidas em incubadora Fanem MOD 347 CDG. A intensidade luminosa foi ajustada para cada um dos experimentos realizados com auxílio de radiômetro Licor, modelo LI 1000.

As culturas foram mantidas em erlenmeyers e homogêneas através do borbulhamento de ar estéril, que permitiu intensa mistura do meio de cultivo, impedindo um adensamento dos filamentos de *C. raciborskii* (Figura 1).

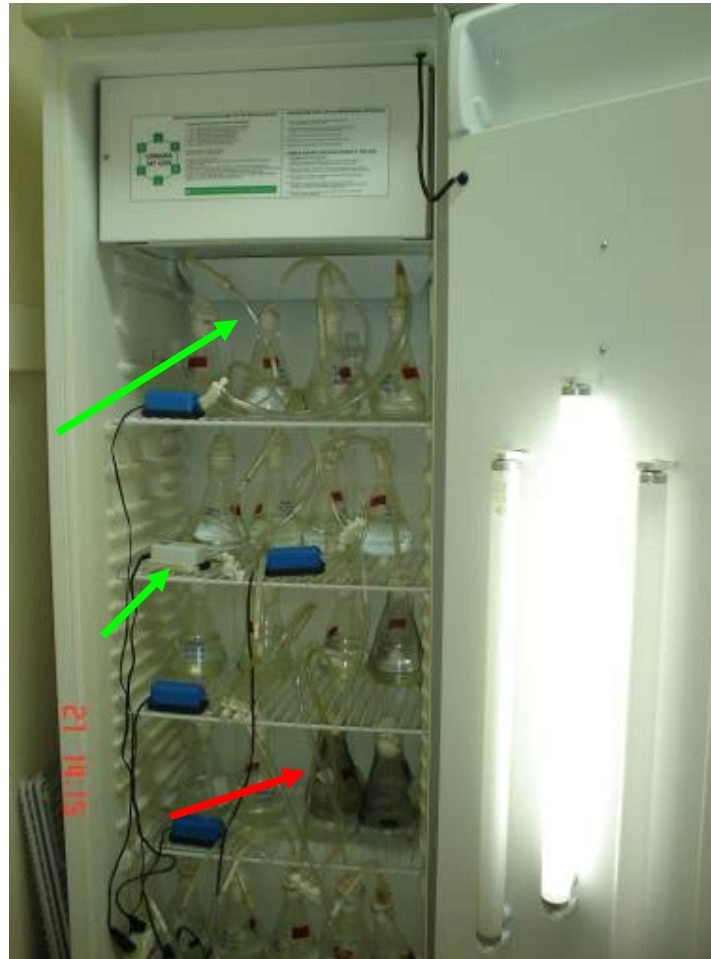


Figura 1: Incubadora com os erlenmeyers durante experimento de competição. Em detalhe erlenmeyers com os filtros pretos e sistema de aeração.

O estudo foi realizado em duas etapas. Na primeira foram realizados experimentos com o objetivo de avaliar a absorção de nutrientes (fósforo e nitrogênio) pelas cepas estudadas. Na segunda etapa foram realizados experimentos para avaliar a influência da disponibilidade de luz e limitação por nutrientes na competição entre as cepas de *Cylindrospermopsis raciborskii* e *Microcystis aeruginosa*.

3.3. Experimentos de absorção

Os experimentos de assimilação foram conduzidos em intensidade luminosa de $80 \mu\text{E}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ e temperatura de 26°C com duração de 10 dias. Foram realizados cultivos estanques, em erlenmeyers de 1000ml contendo 800ml de meio, em duplicatas (cepas LEA-04 e NPLJ-4) e triplicatas (cepas NPCP e T3).

Antes do início dos experimentos os inóculos foram mantidos em meio ASM-1 sem adição de nutrientes (Fósforo e Nitrogênio) por cinco dias para assegurar a utilização de todo o estoque intracelular de fósforo e nitrogênio.

Foram coletadas amostras diárias até o 4º dia de experimento e, após esse período, a cada dois dias, totalizando sete amostragens. As amostras para contagem de células foram fixadas com lugol acético. Foram também retiradas amostras para quantificação das frações dissolvidas de fósforo (fósforo solúvel reativo – PSR) e nitrogênio (nitrato).

3.4. Experimentos de competição

Os experimentos de competição foram realizados em quatro blocos (Tabela 2) e conduzidos em três intensidades luminosas: luz baixa (LB) com $40 \mu\text{E}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; luz média (LM) com $80 \mu\text{E}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; luz alta (LA) com $120 \mu\text{E}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Em cada bloco eram realizados cultivos mistos com uma cepa de *C. raciborskii* e uma de *M. aeruginosa* nas 3 intensidades luminosas e nas 3 condições citadas abaixo.

Tabela 2: Os quatro blocos do experimento de competição com as cepas que foram testadas em cada um deles.

Bloco	<i>Cylindrospermopsis raciborskii</i>	<i>Microcystis aeruginosa</i>
1	NPCP	NPLJ-4
2	NPCP	LEA04
3	T3	NPLJ-4
4	T3	LEA04

Para cada uma das intensidades luminosas testadas foram estabelecidas condições de cultivo variando a disponibilidade de nitrogênio e fósforo. A condição controle foi estabelecida com meio ASM-1 em sua concentração normal. As condições de limitação de fósforo (P-limitado) e limitação de nitrogênio (N-limitado) foram obtidas através de modificações no meio ASM-1, (sem adição de P ou N, respectivamente) e testadas em triplicatas.

Neste teste os inóculos também foram mantidos em meio ASM-1 sem adição de nutrientes (Fósforo e Nitrogênio) por cinco dias para assegurar a utilização de todo o estoque intracelular de fósforo e nitrogênio.

O experimento de competição foi conduzido com cultivos mistos em erlenmeyers de 500ml, cada um com 400 ml de meio ASM-1. A densidade celular inicial das duas cepas presentes em cada um dos blocos experimentais foi a mesma (250.000 céls/ml) visando, assim, minimizar possíveis desvantagens na competição entre elas.

Amostras para determinação da densidade de indivíduos foram retiradas a cada dois dias e fixadas com lugol acético. As amostras para quantificação de fósforo dissolvido (PSR) e nitrogênio (nitrato) foram retiradas no primeiro (início), sexto (meio) e 12° dia (final) de experimento.

3.5. Densidade celular

A determinação do número de células foi realizada em câmara de Neubauer, com auxílio de microscópio Olympus BX41, segundo metodologia descrita em SIPAUBA - TAVARES & ROCHA (2003).

3.6. Crescimento

O crescimento das culturas foi verificado através da densidade celular. As taxas relativas de crescimento (μ) e tempo de duplicação (G) foram derivadas de FOGG & THAKE (1987) e calculadas como:

$$\mu = (\ln N_2 - \ln N_1) (t_2 - t_1)^{-1}$$

$$G = \ln 2 \mu^{-1}$$

O rendimento máximo das culturas (R) foi estimado como a razão entre a densidade celular máxima alcançada por cada cultura e o número de células do inoculo (MARINHO & AZEVEDO, 2007).

3.7. Biomassa

A biomassa foi estimada a partir da multiplicação da densidade celular e o biovolume celular médio.

3.8. Análise de nutrientes

Como já foi dito anteriormente foram retiradas amostras para quantificar as frações dissolvidas de fósforo e nitrogênio. Estas amostras foram filtradas em membrana GF/C e depois foram acondicionadas em freezer para posterior análise.

Nitrato e PSR (fósforo solúvel reativo) foram determinados por espectrofotometria, segundo WETZEL e LIKENS (1990).

3.9. Tratamento estatístico

O teste t de student com variâncias diferentes foi usado para verificar diferenças entre as réplicas dos experimentos realizados.

4. Resultados

4.1. Absorção de nutrientes

As cepas de *C. raciborskii* (NPCP e T3) entraram em crescimento exponencial a partir do sexto dia de experimento (Figuras 2 e 3). NPCP apresentou densidade máxima de $3,6 \times 10^6$ cél/ml. T3 apresentou densidade final de $5,2 \times 10^6$ cél/ml e seu R foi maior que a de NPCP, mas tiveram taxa de crescimento (μ) semelhante e tempo de duplicação (G) semelhante. Os dados de crescimento estão apresentados na tabela 3.

Tabela 3: Parâmetros fisiológicos (taxa de crescimento (μ), tempo médio de replicação (G) e rendimento máximo da cultura (R)) das cepas estudadas.

CEPA	μ	G	R
NPCP	0,50	1,4	14
T3	0,54	1,3	28
NPLJ-4	0,51	1,4	31
LEA-O4	0,50	1,4	35

As cepas de *Microcystis* também entraram em fase exponencial de crescimento a partir do sexto dia de experimento (Figuras 4 e 5). NPLJ-4 teve densidade final de $6,6 \times 10^6$ cél/ml e LEA-04 de $8,1 \times 10^6$ cél/ml. O rendimento máximo de LEA04 foi maior que o da NPLJ-4, que pode ser visto na tabela 3. As taxas de crescimento (μ) e tempo de duplicação (G) das duas foram muito semelhantes entre si e também com as de *C. raciborskii*.

A figura 2 mostra a densidade e o comportamento da cepa NPCP na absorção de fósforo e nitrogênio. Do estoque inicial de fósforo solúvel reativo (PSR) de 200 μ mol, NPCP consumiu quase todo o fósforo (74,5%) no primeiro dia de experimento. No final do experimento no meio ainda estava disponível 38 μ mol de PSR. Porém, em relação ao nitrato, NPCP consumiu apenas 403 μ mol dos 2000 μ mol de nitrato presente no meio, não havendo maior absorção deste nutriente durante o experimento.

A outra cepa de *Cylindrospermopsis* consumiu a mesma quantidade de fósforo (74,5%) que NPCP. Porém a concentração final de fósforo no meio foi de 27 μmol (Figura 3), mostrando que a cepa T3 absorveu um pouco mais de fósforo. Do estoque inicial de nitrato (2000 μmol) T3 assimilou apenas 511 μmol no primeiro dia, e assim como NPCP não teve maiores assimilações durante o restante do experimento. Ressaltando que a grande absorção de nitrato pela cepa T3 (figura 3) no ultimo dia pode ser um erro na análise deste nutriente.

A cepa de *M. aeruginosa* NPLJ-4 consumiu 85,5% dos 200 μmol de fósforo colocado no meio no primeiro dia de experimento (Figura 4). A concentração final de SRP foi de 23 μmol . O consumo de nitrato foi bastante baixo, 520 μmol dos 2000 μmol colocados no meio (Figura 4).

A outra cepa de *Microcystis* LEA-04 absorveu quase todo o fósforo disponível no meio no primeiro dia (89% dos 200 μmol colocados inicialmente) de experimento (Figura 5). A concentração deste nutriente ao final do experimento foi de 19 μmol , um pouco menor que da cepa NPLJ-4. A absorção de nitrato foi muito pequena, mas pode ser visto que a assimilação de nitrato por esta cepa foi menor que por NPLJ-4

As diferenças nas concentrações de nutrientes e variação da biomassa durante a fase exponencial de crescimento são apresentadas na tabela 4. As cepas de *Microcystis* apresentaram maior incremento em biomassa, sendo a cepa NPCP (*C. raciborskii*) a que menos aumentou em biomassa.

A dinâmica de absorção de P foi muito semelhante entre as cepas de *Microcystis* e *Cylindrospermopsis*. A absorção foi intensa e ocorreu especialmente na fase Lag (Tabela 4). Contudo, algumas diferenças foram observadas em relação à absorção de N, sendo NPCP e NPLJ-4 as cepas que apresentaram maior absorção (Tabela 4).

Em ambas as cepas de *Cylindrospermopsis* as razões $\Delta\text{P}/\Delta\text{B}$ (fósforo por biomassa) e $\Delta\text{N}/\Delta\text{B}$ (nitrogênio por biomassa) foram muito semelhantes. O maior

incremento na biomassa ocorreu após absorção de grande quantidade de nutrientes, porém o aumento de biomassa de T3 foi maior que o de NPCP (Tabela 4).

As duas cepas de *Microcystis* também apresentaram uma razão $\Delta P/\Delta B$ semelhantes. Entretanto, a razão $\Delta N/\Delta B$ para a cepa NPLJ-4 foi maior do que LEA04. O aumento da biomassa das duas cepas foi muito semelhante conforme mostrado na tabela 4 e ocorreu também após a absorção de nutrientes.

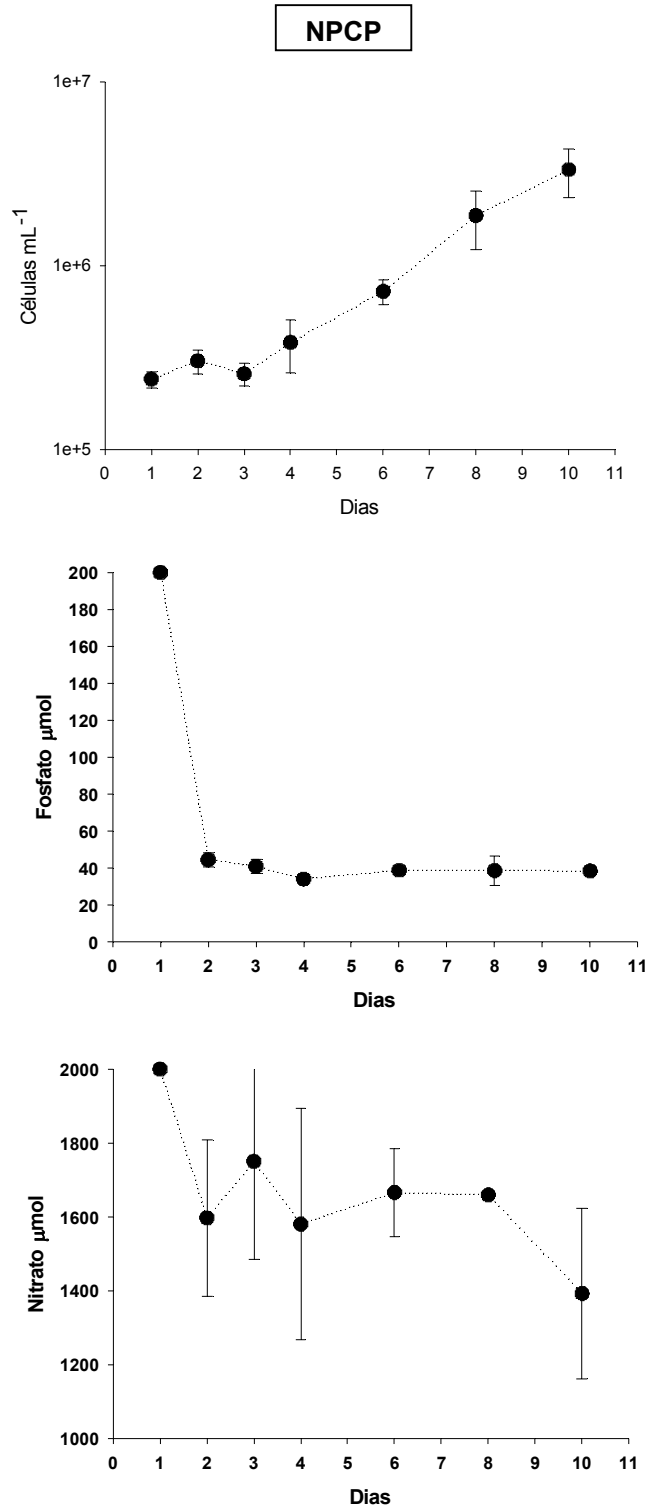


Figura 2: Densidade celular (cel mL⁻¹) absorção de fosfato (μmol) e nitrato (μmol) pela cepa de *C. raciborskii* NPCP.

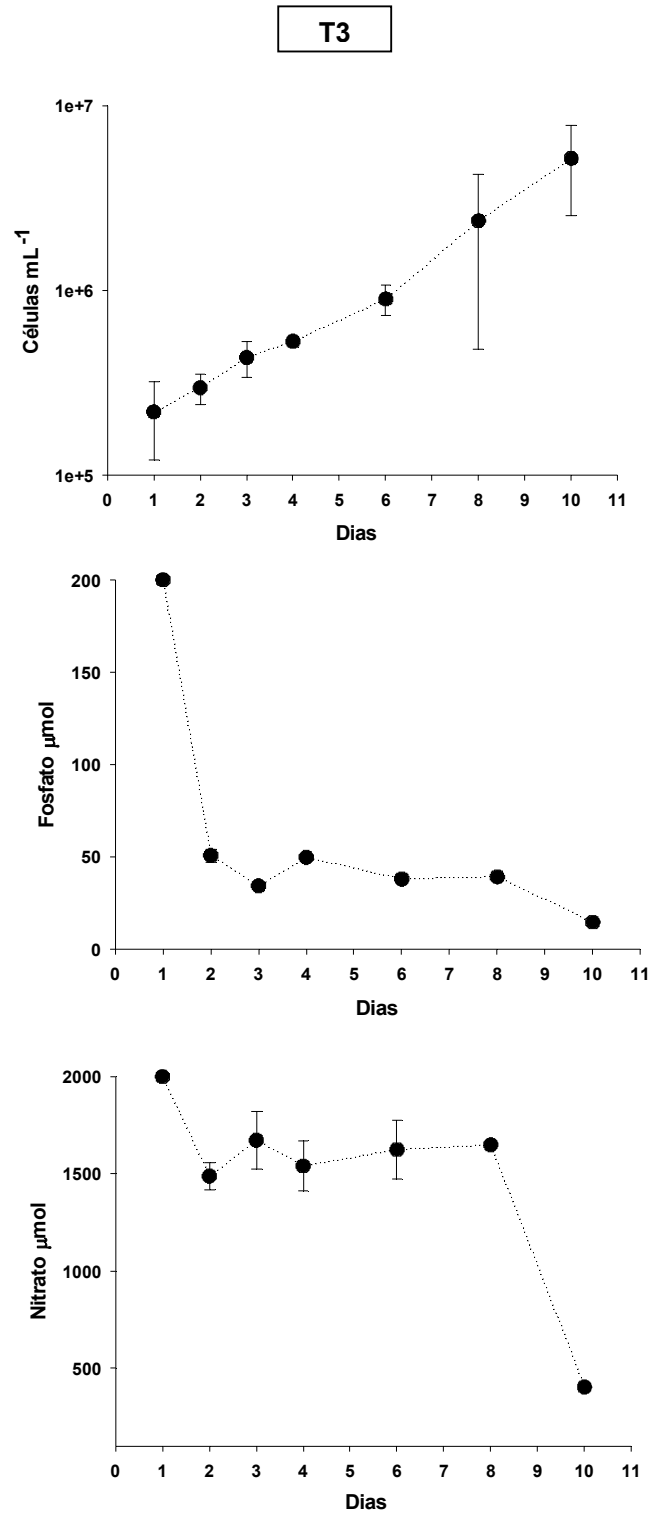


Figura 3: Densidade celular (cel mL⁻¹) absorção de fosfato (μmol) e nitrato (μmol) pela cepa de *C. raciborskii* T3.

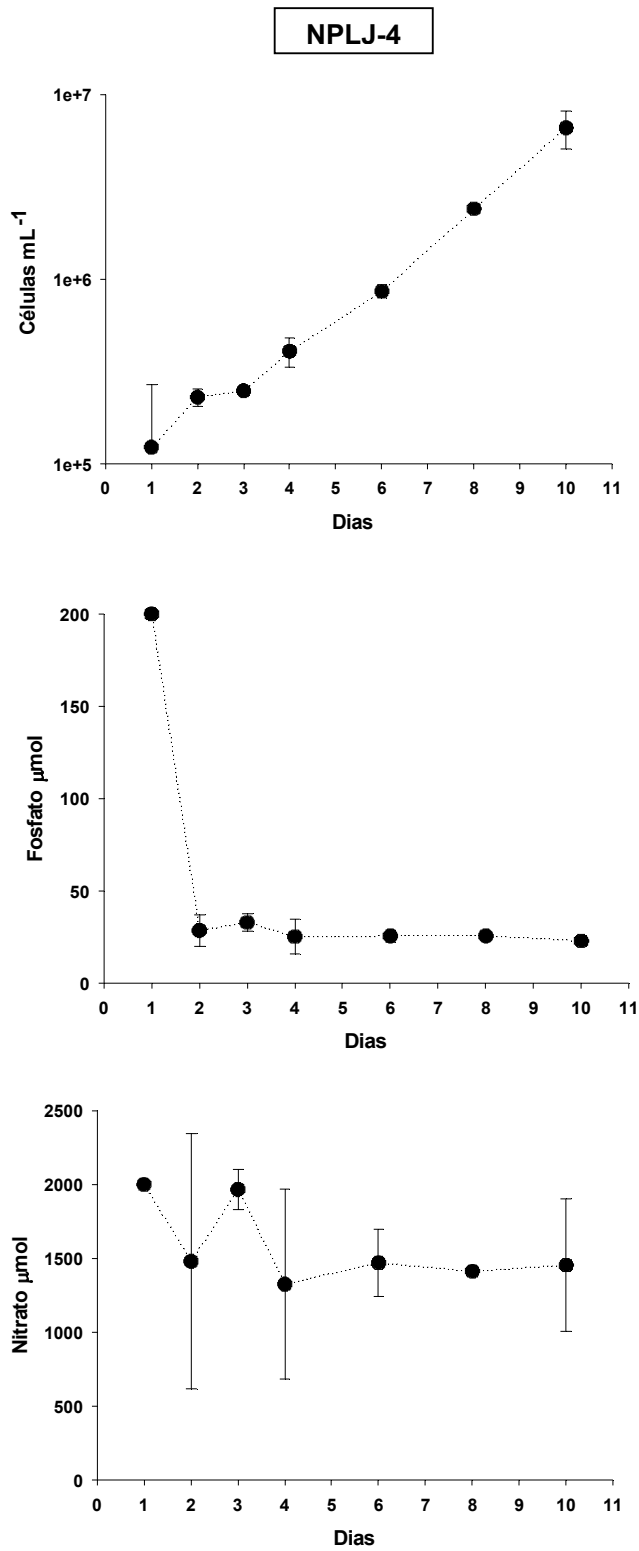


Figura 4: Densidade celular (cel mL⁻¹) absorção de fosfato (μmol) e nitrato (μmol) pela cepa de *M. aeruginosa* NPLJ-4.

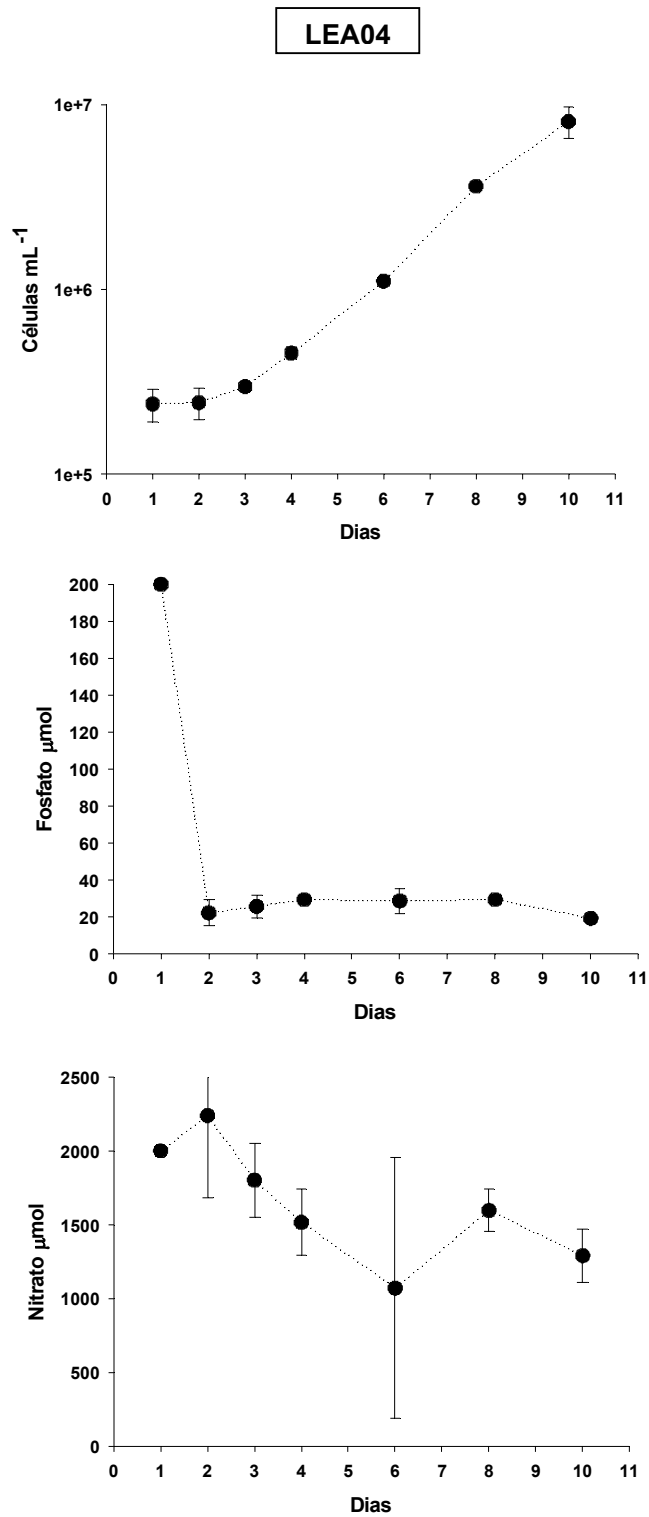


Figura 5: Densidade celular (cel mL^{-1}) absorção de fosfato (μmol) e nitrato (μmol) pela cepa de *M. aeruginosa* LEA04.

Tabela 4: Variação média na biomassa ($\Delta B - \text{mm}^3 \text{ l}^{-1}$), fósforo ($\Delta P - \mu\text{mol}$) e nitrato ($\Delta N - \mu\text{mol}$) e razões $\Delta P / \Delta B$ ($\mu\text{mol} / \text{mm}^3 \text{ l}^{-1}$) e $\Delta N / \Delta B$ ($\mu\text{mol} / \text{mm}^3 \text{ l}^{-1}$) durante o crescimento das cepas de *C. raciborskii* (NPCP e T3) e *M. aeruginosa* (NPLJ-4 e LEA04)

Intervalo de tempo (dias)	ΔB	ΔP	ΔN	$\Delta P / \Delta B$	$\Delta N / \Delta B$
NPCP					
0 - 5	32	161	334	5	10
5 - 9	173	1	273	0	2
T3					
0 - 5	52	162	460	3	9
5 - 9	328	11	5	0	0
NPLJ-4					
0 - 5	47	174	530	4	11
5 - 9	362	3	16	0	0
LEA-04					
0 - 5	55	171	307	3	6
5 - 9	440	9	402	0	1

4.2. Experimentos de Competição

Durante os experimentos de competição também foram calculados os rendimentos máximos das culturas (R) e taxas de crescimentos das espécies (μ). Foi observado que mesmo que uma cepa atingisse maior densidade celular, não necessariamente ela apresentava maior R e μ . Estes dados estão disponíveis nas tabelas 5 e 6.

No bloco 1 onde estavam sob teste NPCP e NPLJ-4, na menor intensidade luminosa ($40\mu\text{E}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$) *Cylindrospermopsis raciborskii* foi dominante em todas as condições (Figura 6) ao final do experimento ($p > 0,5$). Na intensidade de $80\mu\text{E}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ *Microcystis aeruginosa* foi dominante ($p > 0,5$) na condição P-limitada e *C. raciborskii* morreu ao final do experimento. Na condição controle as duas obtiveram densidades semelhantes. Enquanto que *C. raciborskii* foi dominante ($p > 0,5$) na condição N-limitada. (Figura 7). Na condição de $120\mu\text{E}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ NPLJ-4 foi dominante nos grupos controle e P-limitada ($p > 0,5$), enquanto que NPCP obteve maior densidade apenas na condição N-limitada ($p > 0,5$), morrendo apenas na condição controle (Figura 8).

No bloco2, NPCP e LEA-04, na intensidade de $40\mu\text{E}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$, *C. raciborskii* foi dominante na condição controle, porém nas condições P-limitada e N-limitada tiveram densidades semelhantes ($p > 0,5$) (Figura 9). Na intensidade de $80\mu\text{E}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ as duas cepas tiveram um crescimento muito semelhante, atingindo densidades semelhantes ($p > 0,5$) ao final do experimento, mesmo na condição com limitação por nitrogênio (Figura 10). Na intensidade de $120\mu\text{E}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$, LEA-04 foi dominante nas condições controle e com fósforo limitante ($p > 0,5$), enquanto que NPCP na condição N-limitante ($p > 0,5$) (Figura 11).

Na competição entre T3 e NPLJ-4 na menor intensidade, *M. aeruginosa* foi dominante na condição controle, nas demais as duas cepas tiveram densidades semelhantes ($p > 0,5$) (Figura 12). Na intensidade de $80\mu\text{E}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$, *M. aeruginosa* foi dominante nas condições com limitação de fósforo e nitrogênio e *C. raciborskii* na

condição controle (Figura 13). Na maior intensidade *M. aeruginosa* foi dominante no controle (passando por um período de adaptação com posterior crescimento) e com limitação de fósforo e na condição N-limitada tiveram densidades semelhantes ($p > 0,5$) (Figura 14).

No bloco 4, T3 e LEA-04, *C. raciborskii* e *M. aeruginosa* tiveram densidades semelhantes nas condições N-limitado e P-limitado ($p > 0,5$). No controle *M. aeruginosa* teve maior densidade ao final do experimento (Figura 15) na menor intensidade. Na intensidade de $80\mu\text{E}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ *M. aeruginosa* foi dominante ($p > 0,5$) em todas as situações testadas, ocorrendo, ainda, a morte de *C. raciborskii* no grupo com limitação por fósforo no décimo dia de experimento (Figura 16), fato verificado também na intensidade de $120\mu\text{E}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$, porém observado no quinto dia de experimento (Figura 17).

A tabela 7 sintetiza os resultados dos experimentos de competição. As cepas de *C. raciborskii* foram predominantes em condições de baixa intensidade de luz e/ou limitação de N. Por outro lado, *Microcystis* predominou em condições de maior disponibilidade luminosa e/ou limitação de P, com exceção do bloco 2 na intensidade de $80\mu\text{E}$ quando não foi observada a dominância de nenhuma cepa.

Tabela 5: Valores de rendimento máximo das culturas (R) das cepas de *C. raciborskii* e *M. aeruginosa* durante os experimentos de competição. Em destaque (vermelho) as cepas que foram dominantes ao final do experimento. Cyl (*C. raciborskii*); Mic (*M. aeruginosa*); CONT (Controle), P-lim (condição P-limitado) e N-lim (condição N-limitado).

Condição		40 μ E.cm ⁻¹ .s ⁻¹			80 μ E.cm ⁻¹ .s ⁻¹			120 μ E.cm ⁻¹ .s ⁻¹		
Bloco	Espécie	CONT	P-lim	N-lim	CONT	P-lim	N-lim	CONT	P-lim	N-lim
NPCP X NPLJ-4	Cyl	3,8	3,4	1,7	14,9	5,3	2,2	34,1	3,6	4,6
	Mic	3,0	2,9	1,6	38	15,2	1,8	59,7	12,9	1,9
NPCP X LEA-04	Cyl	2,4	2,4	1,7	8,9	11,5	2,1	11,8	8,1	2,3
	Mic	1,4	2,5	1,4	6,5	14,8	1,6	25,0	12,8	1,7
T3 X NPLJ-4	Cyl	3,2	5,6	2,4	27,7	1,8	2,5	1,5	1,2	1,7
	Mic	8,7	3,7	2,1	7,2	8,0	2,2	7,0	5,7	2,1
T3 X LEA-04	Cyl	3,4	4,7	2,9	21,9	4,8	2,3	69,7	4,8	1,9
	Mic	4,8	8,8	1,7	21,3	14,7	1,8	212,2	16,3	1,6

Tabela 6: Taxas de crescimento das espécies *C. raciborskii* e *M. aeruginosa* durante os experimentos de competição. Em destaque (vermelho) estão as cepas que foram dominantes ao final do experimento. Cyl (*C. raciborskii*); Mic (*M. aeruginosa*), CONT (Controle), P-lim (P-limitado), N-lim (N-limitado) e (-) não foi calculada a taxa de crescimento.

Condição		40 μ E.cm ⁻¹ .s ⁻¹			80 μ E.cm ⁻¹ .s ⁻¹			120 μ E.cm ⁻¹ .s ⁻¹		
Bloco	Espécie	CONT	P-lim	N-lim	CONT	P-lim	N-lim	CONT	P-lim	N-lim
NPCP X NPLJ-4	Cyl	0,73	0,58	—	0,67	0,57	0,18	0,76	0,64	0,32
	Mic	0,32	0,38	—	0,74	0,87	—	0,80	0,54	0,32
NPCP X LEA-04	Cyl	—	0,38	0,20	0,18	0,44	0,36	0,64	0,62	0,20
	Mic	—	0,46	—	0,39	0,66	—	0,67	0,75	0,28
T3 X NPLJ-4	Cyl	0,45	0,33	0,10	—	0,91	0,33	—	—	—
	Mic	0,41	0,66	—	—	0,53	0,36	—	—	—
T3 X LEA-04	Cyl	0,33	—	0,29	0,66	—	—	0,71	—	—
	Mic	0,73	0,49	—	0,61	0,56	—	0,98	1,01	—

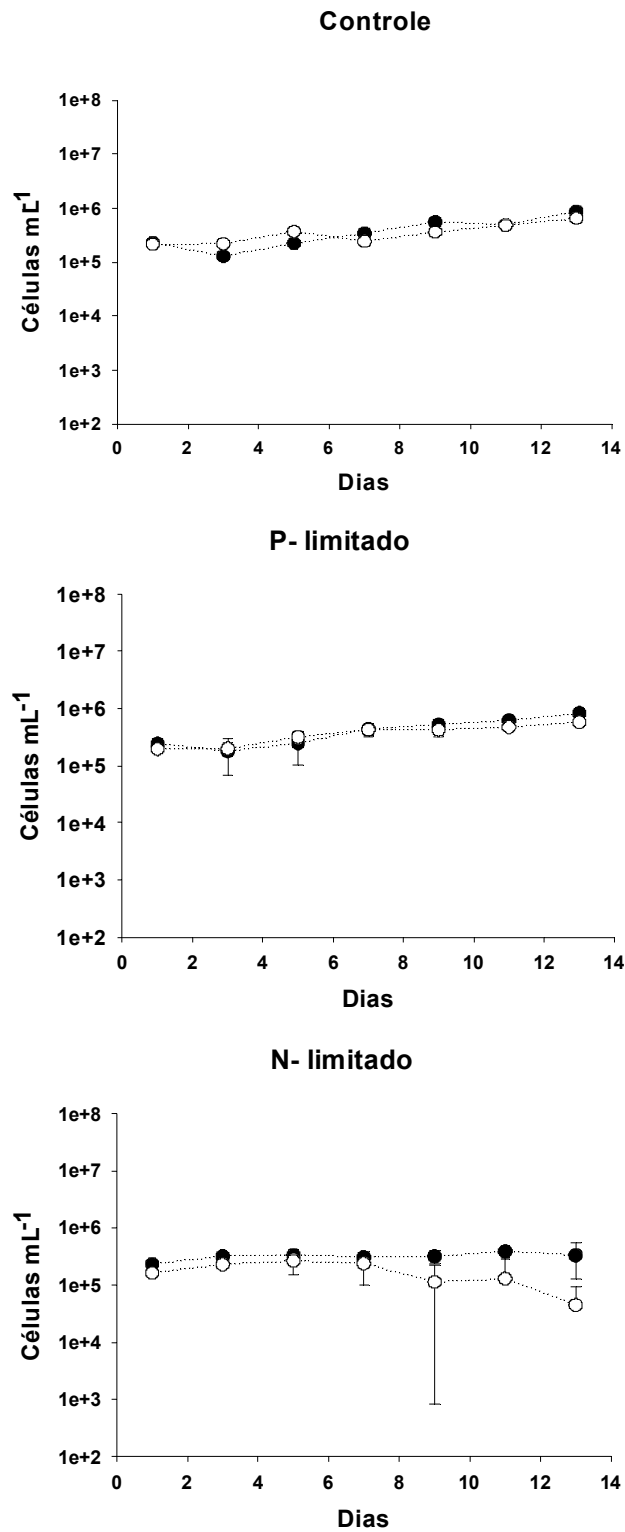


Figura 6: Densidade celular das cepas NPCP – *C. raciborskii* - (círculos pretos) e NPLJ-4 – *M. aeruginosa* - (círculos brancos), presentes no bloco 1, na intensidade de $40\mu\text{E}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ nas três condições: controle, P-limitado e N-limitado.

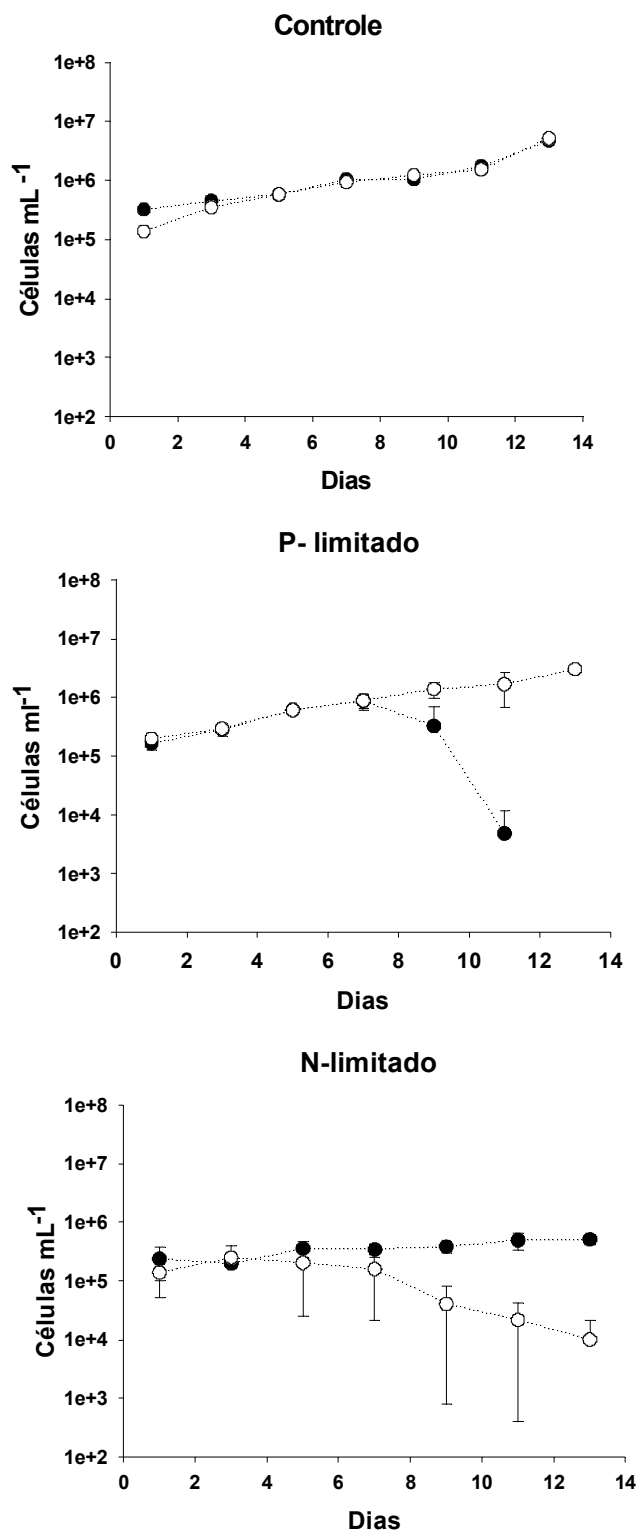


Figura 7: Densidade celular das cepas NPCP – *C. raciborskii* - (círculos pretos) e NPLJ-4 – *M. aeruginosa* - (círculos brancos), presentes no bloco 1, na intensidade de $80\mu\text{E}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ nas três condições: controle, P-limitado e N-limitado.

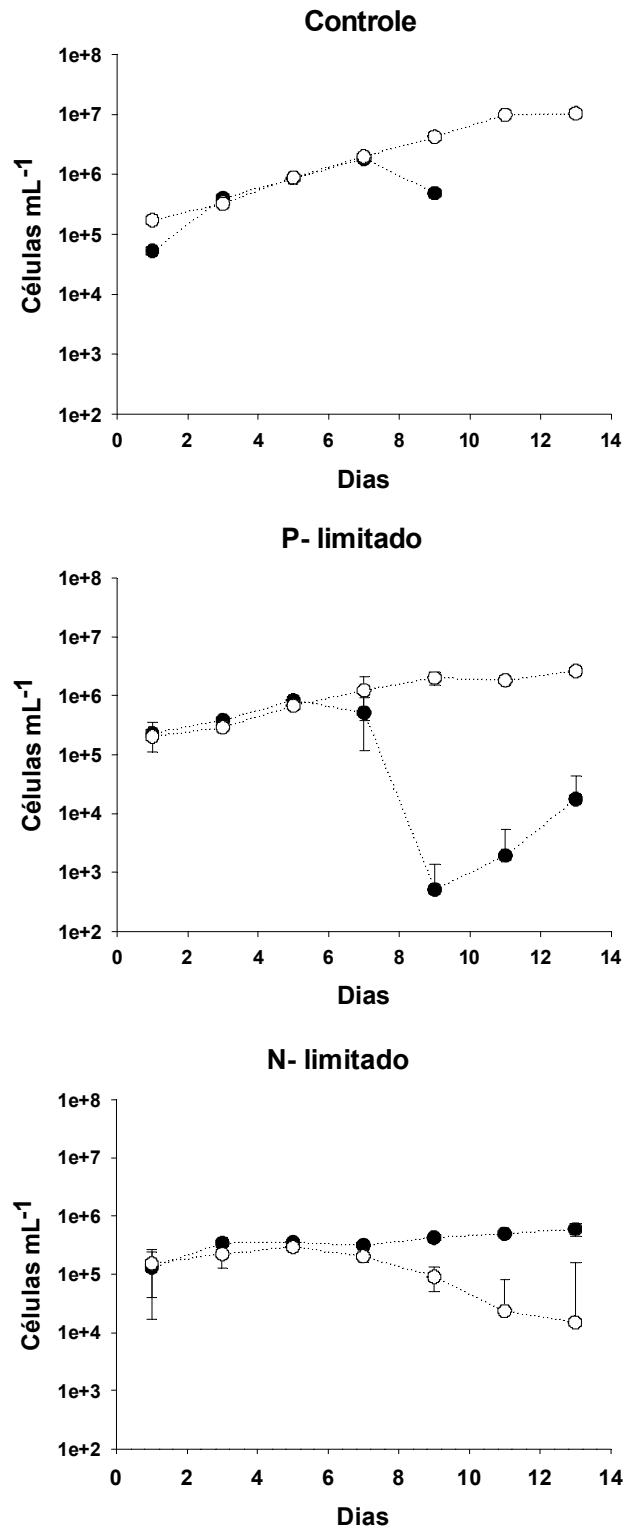


Figura 8: Densidade celular das cepas NPCP – *C. raciborskii* - (círculos pretos) e NPLJ-4 – *M. aeruginosa* - (círculos brancos), presentes no bloco 1, na intensidade de $120\mu\text{E}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ nas três condições: controle, P-limitado e N-limitado.

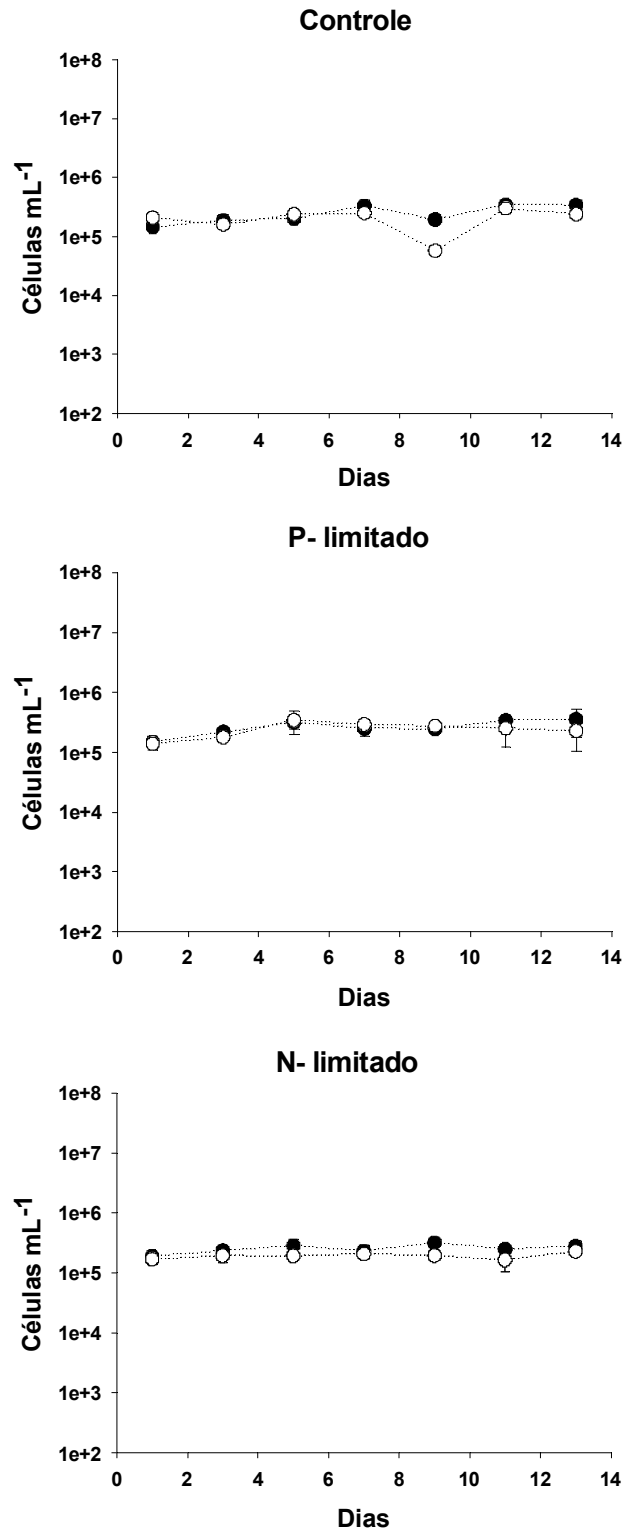


Figura 9: Densidade celular das cepas NPCP – *C. raciborskii* - (círculos pretos) e LEA04 – *M. aeruginosa* - (círculos brancos), presentes no bloco 2, na intensidade de $40\mu\text{E}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ nas três condições: controle, P-limitado e N-limitado.

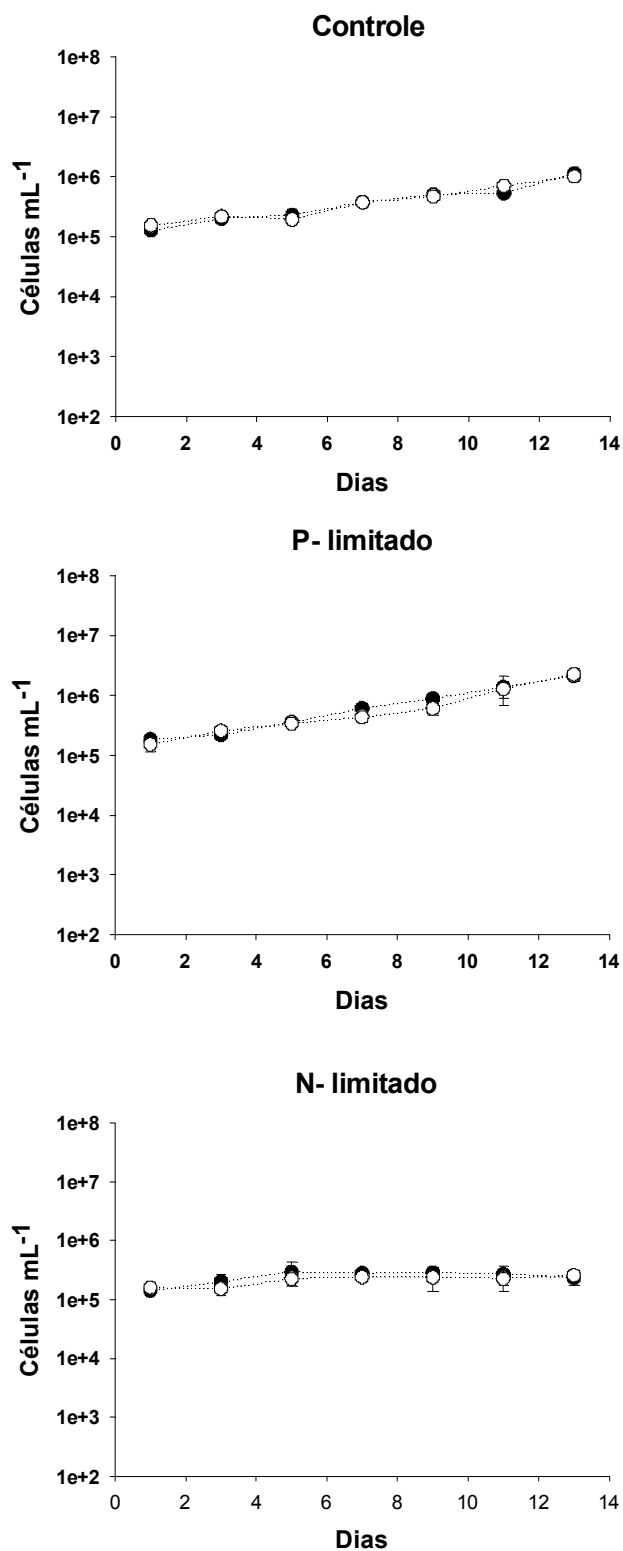


Figura 10: Densidade celular das cepas NPCP – *C. raciborskii* - (círculos pretos) e LEA04 – *M. aeruginosa* - (círculos brancos), presentes no bloco 2, na intensidade de $80\mu\text{E}\cdot\text{cm}^{-1}\text{s}^{-1}$ nas três condições: controle, P-limitado e N-limitado.

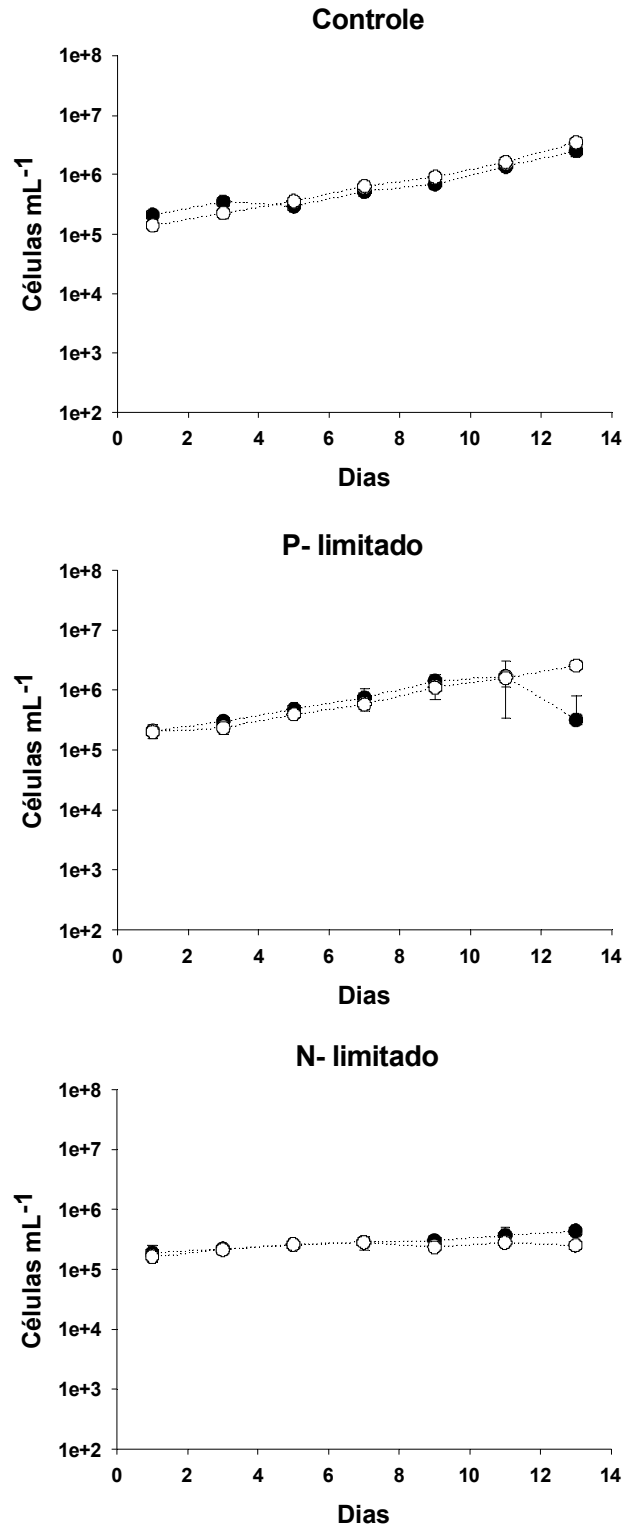


Figura 11: Densidade celular das cepas NPCP – *C. raciborskii* - (círculos pretos) e LEA04 – *M. aeruginosa* - (círculos brancos), presentes no bloco 2, na intensidade de $120\mu\text{E}\cdot\text{cm}^{-1}\text{s}^{-1}$ nas três condições: controle, P-limitado e N-limitado.

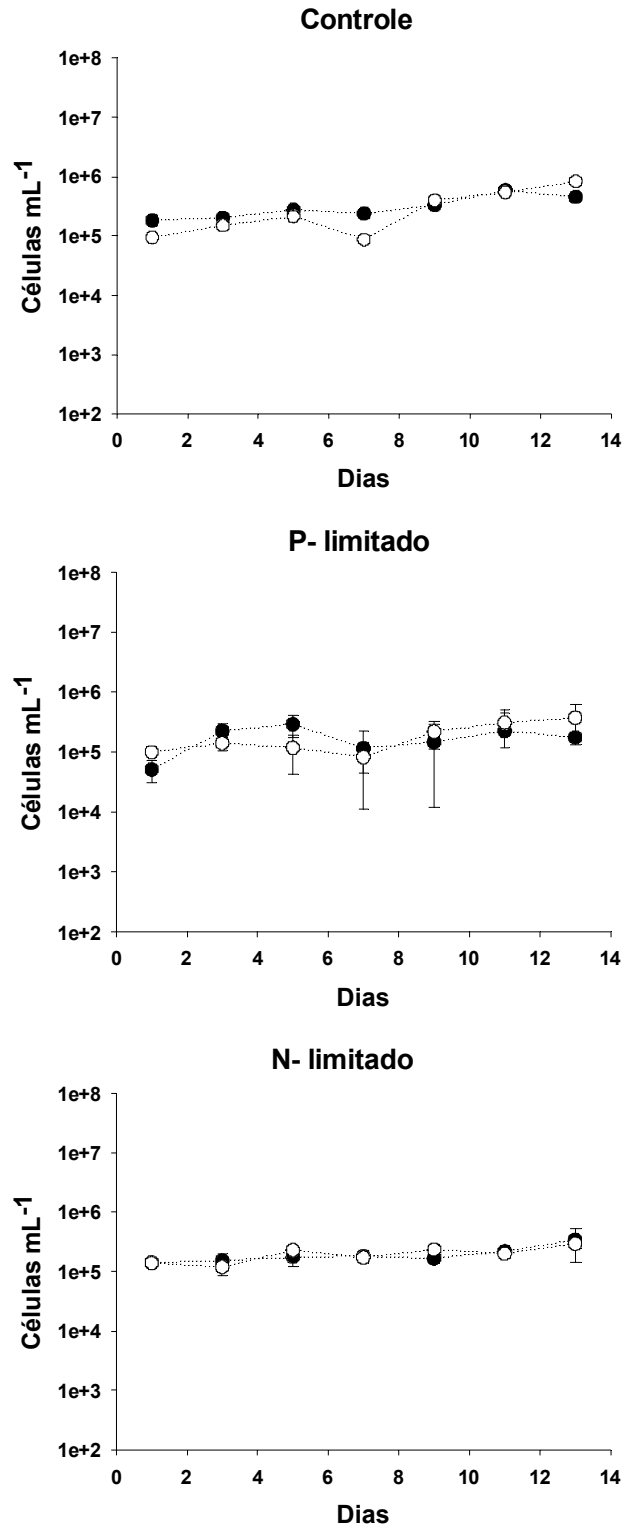


Figura 12: Densidade celular das cepas T3 – *C. raciborskii* - (círculos pretos) e NPLJ-4 – *M. aeruginosa* - (círculos brancos), presentes no bloco 3, na intensidade de $40\mu\text{E}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ nas três condições: controle, P-limitado e N-limitado.

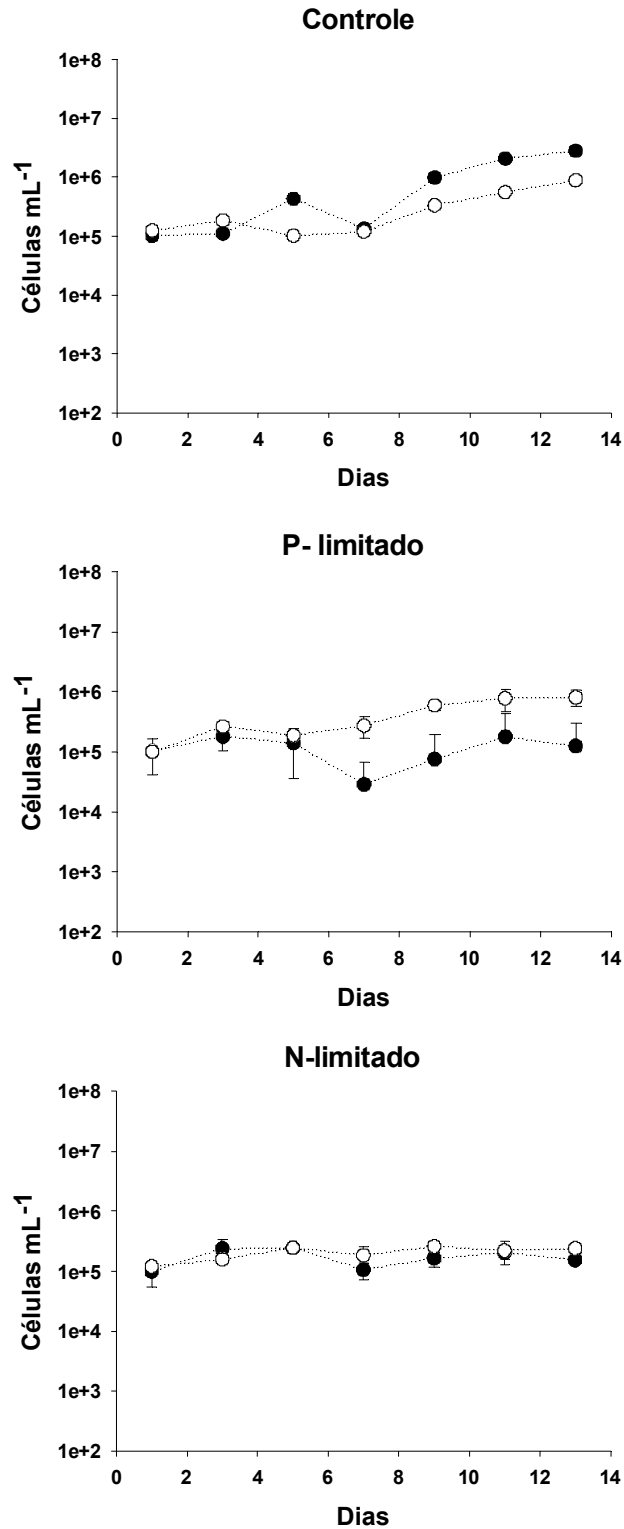


Figura 13: Densidade celular das cepas T3 – *C. raciborskii* - (círculos pretos) e NPLJ-4 – *M. aeruginosa* - (círculos brancos), presentes no bloco 3, na intensidade de $80\mu\text{E}\cdot\text{cm}^{-1}\text{s}^{-1}$ nas três condições: controle, P-limitado e N-limitado.

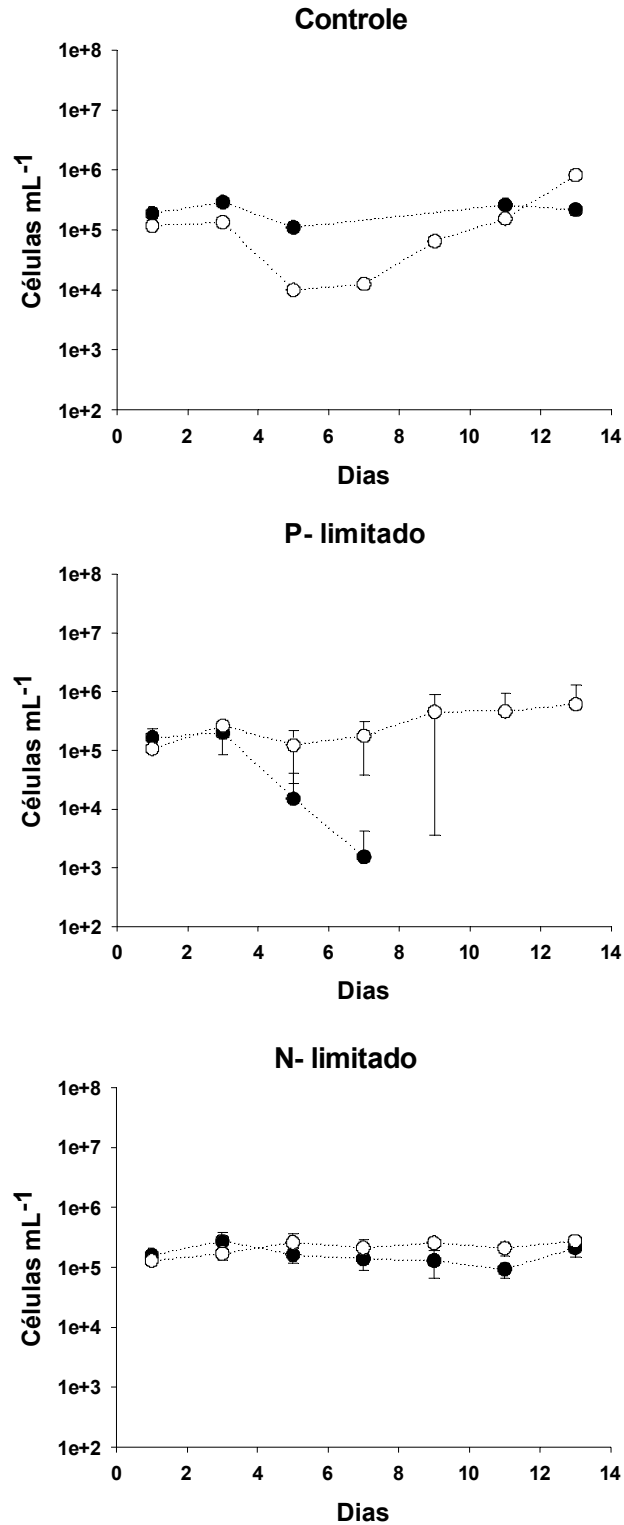


Figura 14: Densidade celular das cepas T3 – *C. raciborskii* - (círculos pretos) e NPLJ-4 – *M. aeruginosa* - (círculos brancos), presentes no bloco 3, na intensidade de $120\mu\text{E}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ nas três condições: controle, P-limitado e N-limitado.

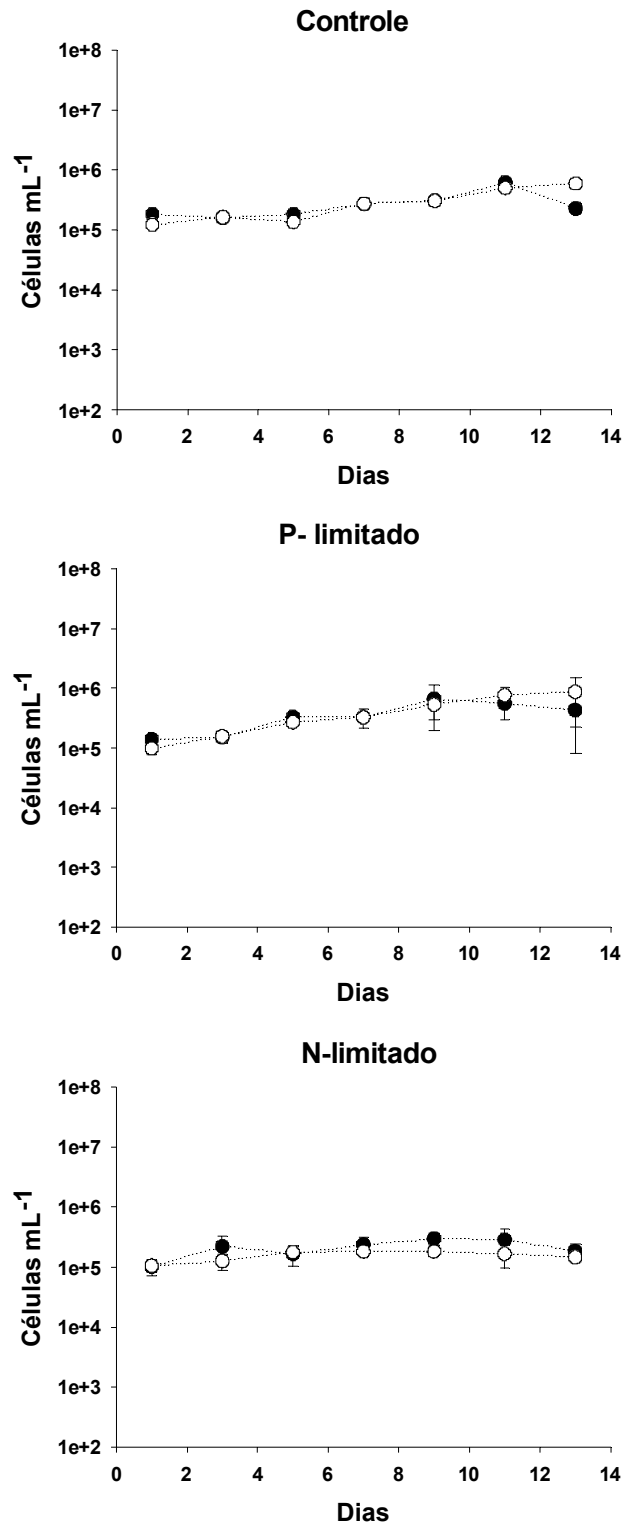


Figura 15: Densidade celular das cepas T3 – *C. raciborskii* - (círculos pretos) LEA04 – *M. aeruginosa* - (círculos brancos), presentes no bloco 4, na intensidade de $40\mu\text{E}\cdot\text{cm}^{-1}\text{s}^{-1}$ nas três condições: controle, P-limitado e N-limitado.

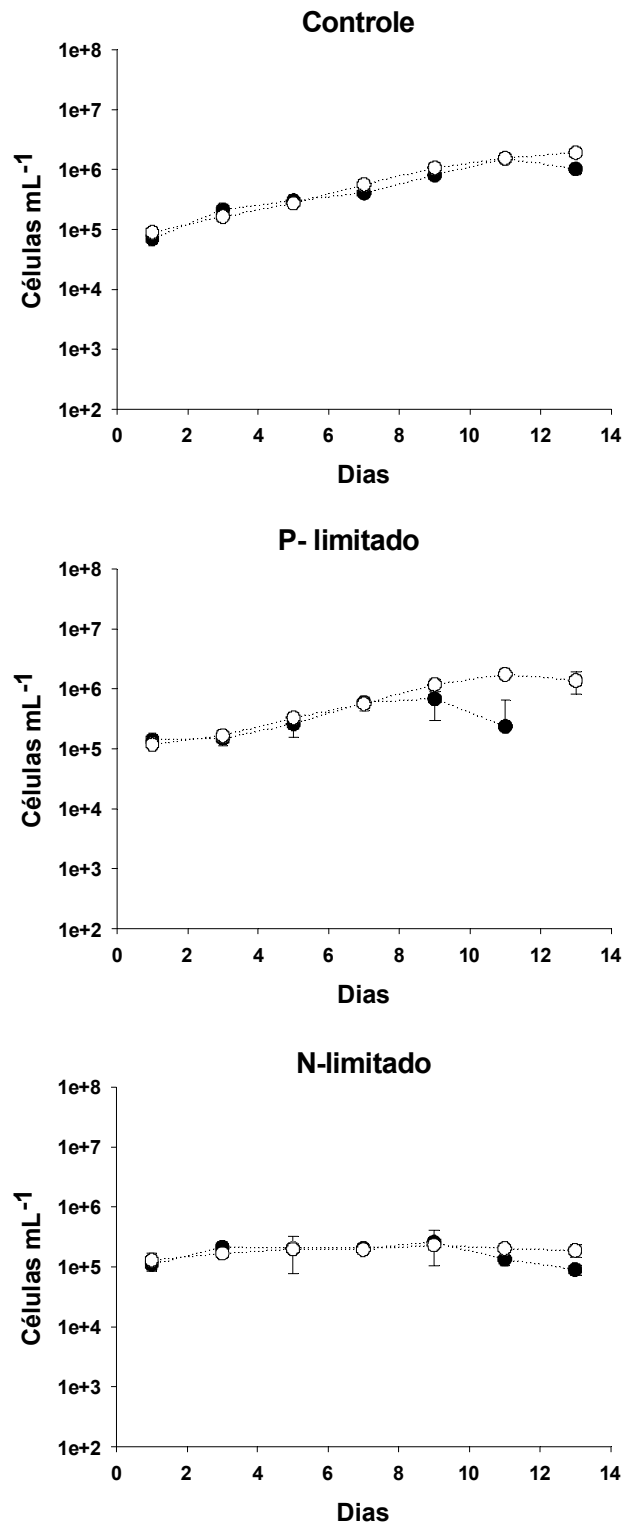


Figura 16: Densidade celular das cepas T3 – *C. raciborskii* - (círculos pretos) LEA04 – *M. aeruginosa* - (círculos brancos), presentes no bloco 4, na intensidade de $80\mu\text{E}\cdot\text{cm}^{-1}\text{s}^{-1}$ nas três condições: controle, P-limitado e N-limitado.

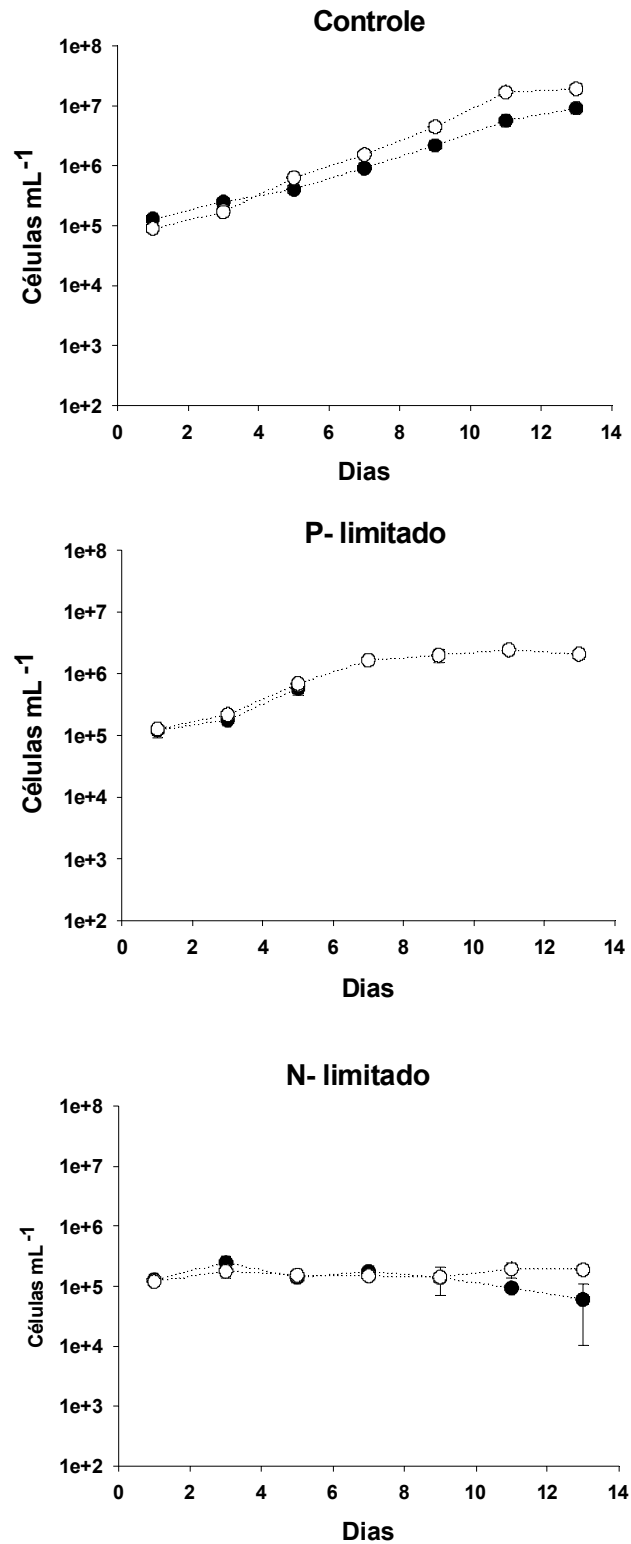


Figura 17: Densidade celular das cepas T3 – *C. raciborskii* - (círculos pretos) LEA04 – *M. aeruginosa* - (círculos brancos), presentes no bloco 4, na intensidade de $120\mu\text{E}\cdot\text{cm}^{-1}\text{s}^{-1}$ nas três condições: controle, P-limitado e N-limitado.

Tabela 7: Síntese dos resultados dos experimentos de competição entre as cepas de *C. raciborskii* (Cyl) e *M. aeruginosa* (Micro).

Condição	Luz	NPCP/NPLJ-4	NPCP/LEA04	T3/NPLJ-4	T3/LEA04
Controle	40 μ E	<i>Cyl</i>	<i>Cyl</i>	<i>Micro</i>	<i>Micro</i>
	80 μ E	<i>s/dominância</i>	<i>s/dominância</i>	<i>Cyl</i>	<i>Micro</i>
	120 μ E	<i>Micro</i>	<i>Micro</i>	<i>Micro</i>	<i>Micro</i>
P-Limitado	40 μ E	<i>s/dominância</i>	<i>s/dominância</i>	<i>s/dominância</i>	<i>s/dominância</i>
	80 μ E	<i>Micro</i>	<i>s/dominância</i>	<i>Micro</i>	<i>Micro</i>
	120 μ E	<i>Micro</i>	<i>Micro</i>	<i>Micro</i>	<i>Micro</i>
N-Limitado	40 μ E	<i>Cyl</i>	<i>s/dominância</i>	<i>s/dominância</i>	<i>s/dominância</i>
	80 μ E	<i>Cyl</i>	<i>s/dominância</i>	<i>Micro</i>	<i>Micro</i>
	120 μ E	<i>Cyl</i>	<i>Cyl</i>	<i>s/dominância</i>	<i>Micro</i>

5. Discussão

As cepas de *Microcystis* e *Cylindrospermopsis* apresentaram taxas de crescimento similares nos experimentos de avaliação da dinâmica de absorção de nutrientes. Entretanto, os rendimentos máximos (R) foram maiores para *Microcystis*. Este resultado refletiu uma capacidade desse gênero de manter o crescimento exponencial por um tempo maior, o que pode se configurar em vantagem em processos competitivos.

As quatro cepas estudadas apresentaram rápida absorção dos nutrientes (N e P) dissolvidos no meio de cultura. A absorção de fósforo é um processo relativamente rápido ocorrendo numa escala de tempo de minutos a poucas horas, enquanto a densidade da população aumenta concomitantemente, porém numa escala de tempo de dias (PASSARGE *et al.*, 2006). Essa diferença na escala de tempo entre rápida absorção de fósforo e o aumento mais lento na densidade reflete o estoque temporário de fósforo intracelular (PASSARGE *et al.*, 2006).

M. aeruginosa e *C. raciborskii* podem ser consideradas espécies adaptadas a estocar fósforo e apresentam elevada capacidade de absorver fósforo inorgânico (OLSEN 1989, ISTVÁNOVICS *et al.*, 2000). É importante destacar que os elevados resíduos de fosfato dissolvido observados ao final dos experimentos refletem a grande disponibilidade de P e ausência de limitação (Figuras 2-5).

Ao contrário do observado para o P, a absorção de N pelas cepas estudadas foi reduzida em relação ao estoque disponível no meio de cultura. Estes resultados estão em desacordo em relação a outros estudos que relatam estas espécies como cianobactérias que apresentam elevadas capacidades de absorção de nitrogênio (TAKAMURA *et al.* 1987, FUJIMOTO *et al.* 1997). Estas diferenças podem ser resultantes de características específicas de cada cepa. Entretanto cabe destacar que a dinâmica foi similar tanto para as cepas de *Microcystis* quanto para as de *Cylindrospermopsis* evidenciando padrões semelhantes de absorção de nitrogênio. A

maior absorção de fósforo em relação a de nitrogênio, em termos proporcionais, pode ser devido ao fato de o estoque de fósforo ter sido excessivo, acima das necessidades das cepas analisadas (OH & RHEE, 1991).

É importante notar que as dinâmicas de absorção de N e P não são devidas à diferenças no tamanho celular ou no inóculo, mas refletem os requerimentos nutricionais e as estratégias das espécies. Estes aspectos podem ser inferidos através da absorção dos nutrientes por unidade de biomassa ($\Delta P/\Delta B$ e $\Delta N/\Delta B$). Os valores de $\Delta P/\Delta B$ foram similares para as quatro cepas. O mesmo foi observado para $\Delta N/\Delta B$, com exceção da cepa LEA-04 que apresentou uma menor absorção de N por unidade de biomassa (Tabela 4). Estes resultados evidenciam que estas cepas de *C. raciborskii* e *M. aeruginosa* possuem estratégias similares para absorção de N e P. Contudo, a biomassa produzida pelas cepas de *Microcystis* (ΔB) foi superior à produzida pelas cepas de *Cylindrospermopsis*. Enfatizando que a cepa LEA04 consegue atingir uma biomassa semelhante as demais com menor quantidade de nitrogênio, mostrando a maior eficiência desta na transformação de nitrogênio absorvido em biomassa. O maior rendimento (R) alcançado pelas cepas de *M. aeruginosa* pode ter sido resultante de sua maior habilidade para produzir biomassa utilizando menos P e N por unidade de biomassa.

Os resultados dos cultivos unialgais não demonstraram diferenças importantes nas taxas de crescimento ou da dinâmica de absorção de N e P que pudessem embasar previsões sobre os resultados da competição. Embora o maior rendimento das culturas de *Microcystis* pudesse indicar uma vantagem ao menos na intensidade média de luz (80 μ E) e sem limitação de nutrientes (condição dos cultivos). Considerando estes resultados e com base nos dados sobre a fisiologia destas espécies de cianobactérias, podemos inferir os resultados da competição entre *Microcystis* e *Cylindrospermopsis* em diferentes condições de luz e nutrientes. Assim, *Microcystis* seria favorecido em intensidades luminosas maiores e em condições de grande disponibilidade de nitrogênio e fósforo, enquanto que *Cylindrospermopsis* teria

uma vantagem competitiva em baixa disponibilidade de luz e nutrientes (N e P). No entanto, os resultados dos experimentos de competição nem sempre confirmaram essas inferências.

A característica ambiental mais frequentemente relacionada com a dominância de *C. raciborskii* é a reduzida disponibilidade de luz. *Cylindrospermopsis* pode ser considerado estrategista para baixa intensidade, apresentando capacidade de crescer sob condições de pouca disponibilidade de luz (PADISÁK, 1997). Estudos em laboratório registraram valores de I_k variando entre 15-26 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para cepas de *C. raciborskii* de várias regiões do mundo, incluindo do Brasil (SHAFIK *et al.*, 1997, 2001; BRIAND *et al.*, 2004). Porém a baixa disponibilidade de luz não favoreceu amplamente *Cylindrospermopsis* como esperado devido a sua adaptação a baixa intensidade. A cepa NPCP venceu a competição na condição controle e N-limitada, apenas no bloco 1 (NPCP/NPLJ-4), enquanto T3 foi superado pelas cepas de *Microcystis* e sob limitação de P não foi observada dominância (Tabela 5). Estes resultados sugerem que a adaptação de *C. raciborskii* à baixa disponibilidade de luz pode variar entre cepas. Além disso, a interação com outros fatores como limitação de nutrientes pode anular ou minimizar os ganhos dessa estratégia.

Por outro lado, intensidades luminosas mais elevadas, em geral, favoreceram as cepas de *Microcystis* que somente não foi dominante em condições de limitação de N. Na intensidade luminosa de $80\mu\text{E}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$, *M. aeruginosa* foi dominante com exceção do bloco 1 N-limitado, onde a cepa NPCP obteve maior crescimento que a cepa NPLJ-4. Porém esta cepa de *C. raciborskii* não obteve o mesmo sucesso com a cepa de *M. aeruginosa* LEA04, apresentado a mesma densidade celular. A cepa T3 não conseguiu atingir densidade celular maior que ambas as cepas de *M. aeruginosa* na condição sem nitrogênio. Na condição controle onde era esperado um crescimento maior de *M. aeruginosa* a partir dos dados obtidos no experimento de absorção esse resultado não foi observado em todos os blocos. Sendo dominante apenas no ultimo bloco (T3xLEA04). No primeiro e no segundo bloco, as duas espécies apresentaram

densidades semelhantes. Enquanto que no terceiro bloco (T3XNPLJ-4), *C. raciborskii* apresentou maior densidade. Na maior intensidade luminosa estudada (120 μ E), *M. aeruginosa* conseguiu ser dominante em todas as condições, com exceção dos dois primeiros blocos na condição N-limitada.

Estes resultados estão de acordo com os relatos da literatura que apontam *Microcystis* como uma espécie adaptada a altas intensidades luminosas (HAVENS *et al.*, 1998). Além disso, *C. raciborskii* pode ter seu crescimento inibido quando exposto à intensidades luminosas acima de 120-150 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (SHAFIK *et al.*, 1997).

Considerando os aspectos relacionados com a disponibilidade de nutrientes e a capacidade e velocidade de assimilação de N e P, florações de *C. raciborskii* são, em geral, relacionadas a reduzidas concentrações das formas dissolvidas de N e P (PADISÁK, 1997; BRANCO & SENNA, 1994; BRIAND *et al.*, 2002; MARINHO & HUSZAR, 2002).

C. raciborskii parece ser um excelente competidor numa ampla variedade de ambientes devido a alta adaptação e estocagem de fósforo e alta afinidade de assimilação de fósforo (ISTVÁNOVICS *et al.*, 2000). Porém, isso não foi verificado nos experimentos de competição, uma vez que as cepas de *C. raciborskii* não foram dominantes em condições de limitação de P. Ao contrário foi observada a dominância de *M. aeruginosa*, especialmente sob intensidades luminosas média e alta.

Importante destacar que os valores de K_m (1,5 – 2,5 $\mu\text{g P L}^{-1}$) e Q_0 (2,5 – 3,1 $\mu\text{g P [mg C]}^{-1}$) disponíveis na literatura para *C. raciborskii* (PADISÁK, 1997; ISTVÁNOVICS *et al.*, 2000) podem ser considerados baixos quando comparados com outras algas, mas não são extremamente baixos. Além disso, os dados disponíveis sobre a capacidade de armazenamento de P são contraditórios. Por um lado considera-se que esta cianobactéria apresenta elevada capacidade de armazenamento (ISTVÁNOVICS *et al.*, 2000) e por outro que as florações de *Cylindrospermopsis* vão depender de aporte externo com altas taxas de absorção e não da quota celular (SHAFIK *et al.*, 2001). Nossos resultados parecem reforçar mais

a segunda hipótese. Foram registradas altas taxas de absorção quando P está disponível, enquanto que na ausência de P as cepas NPCP e T3 não conseguiram manter seu crescimento, sendo que em alguns experimentos foi inclusive observado o colapso da população de *Cylindrospermopsis*.

M. aeruginosa tem sido considerada uma espécie adaptada ao estoque de fósforo, com alta capacidade para absorver fósforo inorgânico (MARINHO & AZEVEDO, 2007; OLSEN, 1989). Os resultados dos experimentos de absorção de nutrientes e também de competição corroboram esta idéia.

Ao contrário do esperado, apenas a cepa NPCP de *Cylindrospermopsis* predominou sobre uma das cepas de *Microcystis* em condições de limitação de N, uma vez que a cepa T3 não predominou sobre nenhuma cepa de *Microcystis*. *C. raciborskii* tem a capacidade de fixar nitrogênio atmosférico (N₂) com a produção dos heterocitos, o que conferiria vantagem na condição N-limitada.

Em regiões tropicais e sub-tropicais a deficiência de N pode ser considerada a principal causa da dominância de cianobactérias heterocitadas, entre elas *Cylindrospermopsis*, embora nem sempre esta estratégia tenha sido considerada (HUSZAR *et al.*, 2000). Para lagos temperados rasos, entretanto, a elevada afinidade desta espécie por íon amônio e não a deficiência de N tem sido apontada como um dos principais fatores de sua dominância (PADISÁK, 1997). Embora, em um estudo realizado no lago Balaton (Hungria), tenha sido verificado que a fixação de N₂ não era a principal fonte de nitrogênio inorgânico para o crescimento das populações de *C. raciborskii*. Além disso, alguns estudos têm evidenciado a grande afinidade de *C. raciborskii* por N-NH₄⁺ (PRÉSING *et al.*, 1996; ISTVÁNOVICS *et al.*, 2000; SHAFIK *et al.*, 2001). Entretanto, estes mesmos estudos têm confirmado a capacidade de *C. raciborskii* em crescer quando o N₂ atmosférico é a única fonte de nitrogênio (SHAFIK *et al.*, 2001).

Esta capacidade pode ser importante do ponto de vista ecológico para explorar os nichos ecológicos disponíveis ou deixados vagos por outras espécies. A

substituição ou alternância na dominância entre espécies de *Microcystis* e *C. raciborskii* vem sendo relatada para diversos ambientes (BARBOSA *et al.*, 1999; JARDIM *et al.*, 1999; PHILOMENO & FONSECA, 1999; SOUZA *et al.*, 1999; MARINHO & HUSZAR, 2002). Em estudos realizados no reservatório de Juturnaíba (RJ), foi observada a substituição de *M. aeruginosa* por *C. raciborskii* quando da ocorrência de limitação por N (MARINHO & HUSZAR, 2002). Os autores atribuíram o esgotamento de N à intensa floração de *M. aeruginosa*. Neste estudo foi verificado que 40% dos filamentos de *C. raciborskii* apresentavam heterocitos e os autores consideraram a fixação de N₂ como um dos possíveis mecanismos para explicar a predominância de *Cylindrospermopsis*. Estudos em cultivo apontam a fixação de nitrogênio como uma das estratégias para o crescimento de *C. raciborskii* quando outras algas estão limitadas (SHAFIK *et al.*, 2001). Estes resultados parecem confirmar que este fenômeno pode ser de ampla ocorrência. Assim, a capacidade de fixar N₂, após florações de *Microcystis* quando pode ocorrer limitação de N pode ser um dos mecanismos envolvidos na substituição de *Microcystis* por *Cylindrospermopsis* em ecossistemas aquáticos brasileiros eutrofizados.

Contudo cabe destacar que neste estudo foi evidenciada a existência de uma interação entre a intensidade luminosa e a disponibilidade de N e P que pode influenciar o processo de competição entre *C. raciborskii* e *M. aeruginosa*. Esta interação vai ser influenciada não somente pelos processos limnológicos que condicionam variações ambientais na disponibilidade de luz e nutrientes, mas também será dependente de respostas ecofisiológicas das cepas destas espécies presentes no ambiente.

6. Conclusão

- As cepas de *Microcystis* e *Cylindrospermopsis* estudadas apresentaram taxas de crescimento semelhantes em condições de suficiência de luz ($80 \mu\text{E} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$) e nutrientes, contudo os rendimentos máximos das culturas foram maiores nos cultivos com *Microcystis*;
- A dinâmica de absorção do P também foi similar entre as quatro cepas estudadas, ocorrendo rápida e intensa absorção em 1-2 dias de cultivo, demonstrando que as duas espécies apresentam alta afinidade por este nutriente;
- Ao contrário, a absorção de nitrato não foi tão intensa nem tão rápida e também foi similar entre as quatro cepas. Porém os dados de absorção de nutrientes por unidade de área ($\Delta\text{P}/\Delta\text{B}$ e $\Delta\text{N}/\Delta\text{B}$) e o rendimento máximo das culturas sugerem que as cepas de *Microcystis* apresentam uma maior habilidade para produzir biomassa utilizando menos P e N por unidade de biomassa.
- Elevadas intensidades luminosas (80 e $120 \mu\text{E} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$) favoreceram a dominância de *Microcystis* corroborando a idéia de que esta espécie está adaptada a maiores intensidades luminosas. Por outro lado, em baixas intensidades luminosas ($40 \mu\text{E} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$) nem sempre *C. raciborskii* foi favorecido, sugerindo que a adaptação desta espécie à baixa disponibilidade de luz pode variar entre cepas. Além disso, a interação com outros fatores como limitação de nutrientes pode anular ou minimizar os ganhos dessa estratégia.
- Tanto as cepas de *Microcystis* quanto as de *Cylindrospermopsis* confirmaram as hipóteses de que estas espécies apresentam alta afinidade por P, contudo, nossos resultados reforçam a idéia de que as florações de *Cylindrospermopsis* vão depender de aporte externo com altas taxas de absorção e não da quota celular;

- Ao contrário do esperado, *Cylindrospermopsis* não foi sempre dominante sob condição de limitação de N. Este fato demonstra que nem sempre esta estratégia é importante para esta espécie, conforme apontado na literatura, porém pode estar relacionada à características das cepas presentes nos ambientes;
- A dominância de *C. raciborskii* nos diversos ambientes está relacionada a ausência de nitrogênio.

Está claro que há uma influência e interação da disponibilidade de luz e nutrientes na competição de *C. raciborskii* e *M. aeruginosa*. Porém as generalizações específicas devem ser feitas com cautela, uma vez que foram observadas respostas diferenciadas entre as cepas.

7. Bibliografia

ARMSTRONG, R. A. & Mc GEHEE, R., 1980, "Competitive exclusion", **American Naturalist**, v. 115, pp. 151-170.

AZEVEDO, S. M. F. O. & CARMOUZE, J. P., 1994, "Une mortalité de poissons dans une lagune tropicale (Brésil) Durant une période de dominance de Cyanophyceae. Coincidence ou conséquence?" **Rev. Hydrobiol. Trop.**, v.27(3), pp. 265-272.

BARBOSA, F.A.R.; PADISÁK, J.; ROCHA, O. & BORICS, G. 1999, "*Rapid changes in limnological conditions along a reservoir cascade (Tietê River, São Paulo, Brazil)*". In: **VII Congresso Brasileiro de Limnologia**, p. 193, Florianópolis.

BITTENCOURT-OLIVEIRA, M. C. & MOLICA, R., 2003, "Cianobactéria Invasora", **Revista Biotecnologia Ciência e Desenvolvimento**, v. 30, pp. 82-90.

BLOMQUIST, P., PETTERSSON, A. & HYENSTRAND, P., 1994, "Ammonium-nitrogen: A key regulatory factor causing dominance of non-nitrogen-fixing cyanobacteria in aquatic systems", **Arch. Hydrobiol.**, v.132, pp.141—164.

BOUVY, M.; MOLICA, R.; DE OLIVEIRA, S.; MARINHO, M. & BEKER, B., 1999, "Dynamics of a toxic cyanobacterial bloom (*Cylindrospermopsis raciborskii*) in a shallow reservoir in the semi-arid region of northeast Brazil", **Aquat. Microb. Ecol.**, v. 20, pp. 285-297.

BRANCO, C. W. C. & SENNA, P. A. C., 1994, "Factors influencing the development of *Cylindrospermopsis raciborskii* and *Microcystis aeruginosa* in the Paranoá Reservoir, Brasília, Brazil", **Algol. Stud.**, v. 75, pp. 85-96.

BRANCO, C. W. C. & SENNA, P. A. C., 1996, "Relations among heterotrophic bacteria, chlorophyll-a, total phytoplankton, total zooplankton and physical and

chemical features in the Paranoá reservoir, Brazil”, **Hydrobiologia**, v. 337, pp. 171-181.

BRIAND, J. F.; ROBILLET, C.; QUIBLIER-LLOBÉRASW, C.; HUMBERT, J. F.; COUTÉ, A. & BERNARD, C., 2002, “Environmental context of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) blooms in a shallow pond in France”, **Wat.Res.**, v.36, pp. 3183 – 3192.

BRIAND, J. F., LÉBOULANGER, J. C., HUMBERT, J. F., BERNANRD, C., & DUFOUR, P., 2004, “*Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) invasion at mid latitudes: selection, wide physiological tolerance, or global warming?”, **J. Phycology**, v. 40, pp. 231-238.

BROWN, E. J. & HARRIS, R. F., 1978, “Kinetics of algal transiente phosphate uptake and the cell quota concept”, **Limnol. Oceanogr.**, v. 23, pp. 35-40.

BUFORD, M.A.; McNEALE, K.L. & MCKENZIE-SMITH, F.J., 2006, “The role of nitrogen in promoting the toxic cyanophyte *Cylindrospermopsis raciborskii* in a subtropical water reservoir”, **Fresh. Biol.**, v. 51, pp. 2143-2153.

BUTLER, G. J. & WOLKOWICZ, G. S. K., 1987, “A mathematical model of the chemostat with a general class of functions describing nutrient uptake”, **SIAM Journal of Applied Mathematics**, v. 45, pp. 138-151.

CARMICHAEL, W. W., 1994, “ The toxins of cyanobacteria”, **Sci. Am.**, v.270, pp. 64-72.

CARACO, N. & MILLER, R., 1998, “Factors influencing the abundance of blue-green algae in Florida lakes”, **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, v.46, pp.1232—1237.

CHAPMAN, A. D. & SCHELSKE, C. L., 1997, "Recent appearance of *Cylindrospermopsis* (Cyanobacteria) in five hypereutrophic Florida lakes", **J. Phycol.**, v. 33, pp, 191-195.

CHONUDOMKUL, D.; YONGMANITICHAI,W.; THEERAGOOL,G.; KAWACHI,M.; KASAI,F.; KAYA,K. & WATANABE,M.M., 2004, "Morphology, genetic diversity, temperature tolerance and toxicity of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanobacteria) strains from Thailand and Japan", **FEMS Microbiology Ecology**, v. 48, pp. 345-355.

DOKULIL, M. T. & MAYER, J., 1996, "Population dynamics and photosynthetic rates of a *Cylindrospermopsis* – *Limnothrix* association in a highly eutrophic urban lake, Alte Donau, Viena, Austria", **Algol. Stud.**, v. 83, pp. 179-195.

DONALD, K. M.; SCANLAN, D. J.; CARR, N. G.; MANN, N. H. & JOINT, I., 1997, "Comparative phosphorus nutrition of the marine cyanobacterium *Synechococcus* WH7803 and the marine diatom *Thalassiosira weissflogii*" **J. Plankton Res.**, v. 19, pp. 1793-1813.

EPPLEY, R. W.; ROGERS, J. N.; MCCARTHY, J. J. & SOURNIA, A., 1971, "Light/dark periodicity in nitrogen assimilation of the marine phytoplankters *Skeletonema costatum* and *Coccolithus huxleyi* in N-limited chemostat culture", **J. Phycol.**, v. 7, pp. 150-154.

ESTEVEZ,F. A., 1998, **Fundamentos de Limnologia**. 2 ed. Rio de Janeiro, Interciência.

FABBRO, L. D. & DUIVENVOORDEN, L. J., 1996, "Profile of a bloom of the cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenaya and Subba Raju in the Fitzroy River in tropical Queensland" **Mar. Fresh. Res.**, v. 47, pp. 685-694.

FALKOWSKI, P. G.; GREENE, R. & KOLBER, Z., 1994, "Light utilization and photoinhibition of photosynthesis in marine phytoplankton". In: BAKER, N. & BOWYER, J. (eds), **Photoinhibition of Photosynthesis: from Molecular Mechanisms to the Field**. Bios Scientific, Oxford.

FLÖDER, S.; URABE, J. & KAWABATA, Z.I., 2002, "The influence of fluctuating light intensities on species composition and diversity of natural phytoplankton communities", **Oecologia**, v.133, pp. 395-401.

FOGG, G. E. & THAKE, B., 1987, "Algal cultures and phytoplankton ecology", **Univ. Wisconsin Press. Madison**. p. 12-42.

FRANCO, D. A. & WETZEL, R. G., 1980, "Cyclic adenosine-3': 5'-monophosphate: production and extracellular release from green and blue-green algae", **Physiol. Plant.**, v. 49, pp. 65-67.

FUJIMOTO, N.; SUDO, R.; SUGIURA, N. & INAMORI, Y., 1997, "Nutrient-limited growth of *Microcystis aeruginosa* and *Phormidium tenue* and competition under various N:P supply ratios and temperatures", **Limnol. Oceanogr.**, v. 42, pp.250-256.

FULTON, R. S. & PEARL, H.W., 1987, "Effects of colonial morphology on zooplankton utilization of algal resources during blue-green algal (*Microcystis aeruginosa*) blooms", **Limnol. Oceanogr.**, v. 32, pp. 634-644.

GANF, G.G., 1974, "Diurnal mixing and the vertical distribution of phytoplankton in a shallow equatorial lake". **J. Ecol.**, v.62, pp.611—629.

GORHAN, P. R.; Mc LACHLON, L.; HAMMER, U. T. & KIM, W. K. ,1964, "Isolation and culture of toxic strains of *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) de Breb. Verhandlungen der internationale angunundle". **Limnologie**, v.15, pp.796-804.

HAVENS, K. E.; PHILIPS, E. J.; CICHRA, M. F. & LI, B., 1998, "Light availability as a possible regulator of cyanobacteria species composition in a shallow subtropical lake", **Fresh. Biol.**, v. 39, pp. 547-556.

HAWKINS, P. R. & LAMPERT, W., 1989, "The effect of *Daphnia* body size on filtering rate inhibition in the presence of a filamentous cyanobacterium", **Limnol. Oceanogr.**, v. 34, pp. 1084-1089.

HAWKINS, P. R. & GRIFFITHS, D. J., 1993, "Artificial destratification of a small tropical reservoir: effects upon the phytoplankton", **Hydrobiologia**, v.254, pp. 169-181.

HUISMAN, J & WEISSING, F.J., 1994, "Light Limited Growth and Competition for Light in Well-Mixed Aquatic Environments: An Elementary Model", **Ecology**, v. 75(2), pp. 507-520.

HUISMAN, J.; OOSTVEEN, P. & WEISSING, F.J., 1999. "Species Dynamics in Phytoplankton Blooms: Incomplete Mixing and Competition for Light", **The American Naturalist**, v. 154, pp. 46-68.

HUSZAR, V. L. M. & SILVA, L. H. S., 1999, "A estrutura da comunidade fitoplanctônica no Brasil: Cinco décadas de estudo", **Limnotemas**, v. 2 (julho).

HUSZAR, V. L. M.; SILVA, L. H. S.; MARINHO, M.; DOMINGOS, P. & SANT'ANNA, C. L., 2000, "Cyanoprokaryote assemblages in eight productive tropical Brazilian waters" **Hydrobiologia**, v.424, pp. 67-77.

ISTVÁNOVICS, V.; PETTERSSON, K.; RODRIGIO, M. A.; PIERSON, D.; PADISÁK, J. & COLOM, W., 1993, "*Gloeotrichia echinulata*, a colonial cyanobacterium with a unique phosphorus uptake and life strategy", **J.Plankton Res.**, v. 15, pp. 531-552.

ISTVÁNOVICS, V., SHAFIK, H. M., PRÉSING, M. & JUHOS, S., 2000, "Growth and phosphate uptake kinetics of the cyanobacterium, *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanophyceae) in throughflow cultures", **Fresh. Biol.**, v.43, pp. 257-275.

JARDIM, F. A.; FONSECA, Y.M.F. e AZEVEDO, S.M.F.O.1999, "*Primeira ocorrência de cianobactérias tóxicas em captação de água da COPASA – Alfenas (Represa de Furnas) – MG*". In: **VII Congresso Brasileiro de Limnologia.** , p. 524, Florianópolis.

JENSEN, J.P., JEPPESEN, E., OLRİK, K. & KRISTENSEN, P., 1994, "Impact of nutrients and physical factors on the shift from cyanobacterial to chlorophyte dominance in shallow Danish lakes", **Can J Fish Aquat Sci**, v. 51, pp.1692—1699.

KAMÁRKOVÁ, J., 1998, "The tropical genus *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanophytes, Cyanobacteria)". In: **Congresso Latino Americano**, pp. 327-340, São Paulo.

KAMÁRKOVÁ, J.; LAUDARES-SILVA, R. & SENNA, P. A. C., 1999, "Extreme morphology of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanobacteria) in the Lagoa do Peri, a freshwater coastal lagoon, Santa Catarina, Brazil", **Algol. Stud.**, v. 94, pp. 207-222.

KING, D.L., 1970, "The role of carbon in eutrophication", **J. Wat. Pollut. Cont. Fed.**, v.42, pp.2035—2051.

KOMÁREK, J. & KAMÁRKOVÁ, J., 2002," Review of the European *Microcystis*-morphospecies (Cyanoprokariotes) from nature", **Czech Phycology**, v.2, pp. 1-24.

KOMÁREK, J.; KAMÁRKOVÁ-LEGNEROVÁ, J.; SANT'ANNA, C. L.; AZEVEDO, M. T. P. & SENNA, P.A.C., 2002, "Two common *Microcystis* species (Chroococales, Cyanobacteria) from tropical America, including *M. panniformis* sp.nov." **Cryptogamie, Algol.**, v.23 (2), pp. 159-177.

KUDELA, R. M.; CICHLAN, W. P. & DUGDALE, R. C., 1997, "Carbon and nitrogen uptake response to light by phytoplankton during an upwelling event", **J. Plankton Res.**, v. 19, pp. 609-630.

KUWATA, A. & MIYAZAKI, T., 2000, "Effects of ammonium supply rates on competition between *Microcystis novacekii* (Cyanobacteria) and *Scenedesmus quadricauda* (Chlorophyta): simulation study", **Ecological Modeling**, v. 135, pp. 81-87.

LAMPERT, W., 1981, "Toxicity of the blue-green *Microcystis aeruginosa*: effective defence mechanism against grazing pressure of *Daphnia*", **Verh. Int. Ver. Limnol.**, v. 21, pp. 412-427.

LATOUR, D. & GIRAUDET, H., 2004, "Factors influencing the spatio-temporal distribution of benthic *Microcystis aeruginosa* colonies (Cyanobacteria) in the hypertrophic Grangent" **C.R.Biologies**, v.327, pp. 753-761.

LITCHMAN, E., 2000, "Growth rates of phytoplankton under fluctuating light", **Fresh. Biol.**, v.44, pp. 223-235.

LITCHMAN, E., 2003, "Competition and coexistence of phytoplankton under fluctuating light: experiments with two cyanobacteria", **Aquat. Microb. Ecol.**, v.31, pp. 241-248.

LITCHMAN, E.; KLAUSMEIER, C. A. & BOSSARD, P., 2004, "Phytoplankton nutrient competition under dynamic light regimes", **Limnol.Oceanogr.**, v. 49 (4, part 2), pp. 1457-1462.

MAGALHÃES, V. F. & AZEVEDO, S. M. F. O., 1999, Ecological implications of hepatotoxic *Microcystis aeruginosa* in the Jacarepaguá Lagoon, Brazil. In: REGUERA, B.; BLANCO, J.; FERNÁNDEZ, M. L. & WYATT, T. (Eds). Harmful Algae. Proc. VII Conf. Harmful Algae. IOC/UNESCO. Spain. P. 26-28.

MacARTHUR, R. H. & LEVINS, R., 1964, "Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment", **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.51, pp. 1207-1210.

MARINHO, M. M. & HUSZAR, V. L. M., 2002, "Nutrient availability and physical conditions as controlling factors of phytoplankton composition and biomass in a tropical reservoir (Southeastern Brazil)" **Arch.Hydrobiol.**,v.153 (3), pp. 443-468.

MARINHO, M. M. & AZEVEDO, S. M. F. O., 2007, "Influence of N/P ratio on competitive abilities for nitrogen and phosphorus by *Microcystis aeruginosa* and *Aulacoseira distans*", **Aquatic Ecol.**, in press.

MARTIM, E., 1990, **A concise dictionary of biology**. New York, Oxford University Press.

MATTHIENSEN, A. & BARBOSA, T. C. P., 2003, "Fitoplâncton potencialmente nocivo em corpos d'água costeiros usados para o consumo humano: dados preliminares da Lagoa do Peri, Florianópolis, SC". In: **Congresso Brasileiro de Limnologia**, CD-ROM, Juiz de Fora, Julho.

McQUEEN, D. J. & LEAN, D. R. S., 1987, "Influence of water temperature and nitrogen to phosphorus ratios on the dominance of blue-green algae in Lake St. George, Ontario", **Can. J.Fish. Aquat. Sci.**, v. 44, pp. 598—604.

MOORE, D.; O'DONOHUE, M.; SHAW,G.& CRITCHLEY,C., 2003, "Potential triggers for akinete differentiation in an Australian strain of the cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* (AWT 205/1)", **Hydrobiologia**, v. 506-509, pp. 175-180.

MULHOLLAND, M. R.; OHKL, K. & CAPONE, D. G., 1999, "Nitrogen utilization and metabolism relative to patterns of N₂ fixation in cultures of *Trichodesmium* NIBB1067", **J. Phycol.**, v. 35, pp. 977-988.

NEALE, P. J. & MARRA, J., 1985, " Short-term variation of P_{max} under natural irradiance conditions: a model and its implications", **Marine Ecology Progress Series**, v. 26, pp. 113-124.

O'BRIEN, K. R.; MEYER, D. L.; WAITE, A. M.; IVEY, G. N. & HAMILTON, D. P., 2004, "Disaggregation of *Microcystis aeruginosa* under turbulent mixing: laboratory experiments in a grid-stirred tank", **Hydrobiologia**, v. 519, pp. 143-152.

OH, H.M. & RHEE, G.Y., 1991, "A Comparative-Study of Microalgae Isolated from Flooded Rice Paddies - Light-Limited Growth, C-Fixation, Growth Efficiency and Relative-N and Relative-P Requirement", **J. App. Phycol.**, v. 3, pp. 211-220.

OLIVER, R. L. & GANF, G. G., 2000, **Freshwater blooms**. In: WHITTON, B. A. & POTTS, M. (eds), **The Ecology of Cyanobacteria**. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 149–194.

OLSEN, Y., 1989, "Evaluation of competitive ability of *Staurastrum luetkemullerii* (Chlorophyceae) and *Microcystis aeruginosa* (Cyanophyceae) under P limitation" **J. Phycol.**, v. 25, pp.486—499.

PASSARGE, J.; HOL, S.; ESCHER, M. & HUISMAN, J., 2006, " Competition for nutrients and light: stable coexistence, alternative stable states, or competitive exclusion?", **Ecological Monographs**, v.76 (1), pp. 57-72.

PADISÁK, J., 1997, "*Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya et Subba Raju, an expanding, highly adaptative cyanobacterium: worldwide distribution and review of its ecology", **Arch.Hydrobiol.**, v. 107 (4), pp.563-593.

PADISÁK, J. & REYNOLDS, C. S., 1998, "Selection of phytoplankton associations in Lake Balaton, Hungary, in response to eutrophication and restoration measures, with special reference to the cyanoprokariotes" **Hydrobiologia**, v. 384, pp. 41-53.

PADISÁK, J., 2003, "Estimation of minimum sedimentary inoculum (akinete) pool of *Cylindrospermopsis raciborskii*: a morphology and life-cycle based method", **Hydrobiologia**, v.502, pp. 389-394.

PETTERSSON, K., HERLIITZ, E. & ISTVÁNOVICS, V., 1993, "The role of *Gloeothrichia echinulata* in transfer of phosphorus from sediments to water in lake Erken", **Hydrobiologia**, v. 253, pp.123—129.

PHILLIPS, O. M., 1973, "The equilibrium and stability of simple marine biological systems. I. Primary nutrient consumers", **American Naturalist**, v. 107, pp. 73-93.

PHILOMENO, M.G. & FONSECA, P.F. 1999, "*Análise do fitoplâncton no braço do Riacho Fundo do Lago Paranoá-DF, nos períodos de seca e chuva*". In: **VII Congresso Brasileiro de Limnologia**. p. 322, Florianópolis.

PRÉSING, M.; HERODEK, S.; VORÖS, L. & Kóbor, I., 1996, "Nitrogen fixation, ammonium and nitrate uptake during a bloom of *Cylindrospermopsis raciborskii* in Lake Balaton", **Arch. Hydrobiol.**, v. 136, pp. 553-562.

REYNOLDS, C.S., 1972, " Growth, gas vaculation and buoyancy in a natural population of a blue-green alga", **Fresh. Biol.**, v. 2, pp. 87-106.

REYNOLDS, C.S., 1987, "Cyanobacterial Water-blooms". In: CALLOW, J. (ed), **Advances in Botanical Research**, London, Academic Press.

REYNOLDS, C. S.; OLIVER, R. L. & WALSBY, E., 1987, "Cyanobacterial dominance: the role of buoyancy regulation in dynamic lake environments", **New Zealand Journal of Marine & Freshwater Research**, v. 21, PP. 379–390.

REYNOLDS, C. S., 1997, "Vegetation processes in the pelagic: A model for ecosystem theory", Ecology Institute, Germany.

RIEGMAN, R. & MUR, L.R., 1986, "Phytoplankton growth and phosphate uptake (for P limitation) by natural phytoplankton populations from the Loosdrecht lakes (The Netherlands)", **Limnol.Oceanogr.**, 31 (5), pp. 983-988.

ROBARTS, R. D. & ZOHARY, T., 1984, "*Microcystis aeruginosa* and underwater light attenuation in a hypertrophic lake (Hartbeespoort Dam, South Africa)", **Journal of Ecology**, v. 72, pp.1001-1017.

SAKER, M. L.; NEILAN, B. A. & GRIFFITHS, D. J., 1999, "Two morphological forms of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) isolated from Solomon Dam, Palm Island, Queensland", **J. Phycol.**, v. 35, pp. 599-606.

SAKER, M. L. & NEILAN, B. A., 2001, "Varied diazotrophies, morphologies and toxicities of genetically similar isolates of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanophyceae) from Northern Australia" **Appl. Environ. Microbiol.**, v. 67, pp. 1839-1845.

SANT'ANNA, C. L. & AZEVEDO, M.T.P., 2000, "Contribution to the knowledge of potentially toxic Cyanobacteria from Brazil", **Nova Hedwigia**, v. 71 (3-4), pp.359-385.

SHAFIK, H. M.; VÖRÖS, L.; PRÉSING, M.; KOVÁCS, A. & KÓBOR, I., 1997, "Growth of *Cylindrospermopsis raciborskii* in batch and continuous culture", **Hidrológiai Közlöny**, v. 77, pp. 17-18.

SHAFIK, H. M.; HERODECK, S.; PRÉSING, M. & VÖRÖS, L., 2001, “ Factors affecting growth and cell composition of cyanoprokaryote *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya et Subba Raju”, **Arch. Hydrobiol., Algol. Stud.**, v.103, pp. 75-93.

SHAPIRO, J., 1990, “Currents beliefs regarding dominance by blue-greens: The case for the importance of CO₂ and Ph”, **Vehr. Int. Verein. Theor. Angew. Limnol.**, v. 24, pp.38-54.

SHULAMIT, N.; CHANAN, D. & MOSHE, S., 1986, “Acute toxic effects of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* on *Daphnia magna*”, **Limnol. Oceanogr.**, v. 31, pp. 497-502.

SIPAUBA-TAVARES, L. H. & ROCHA, O., 2003, **Produção de Plâncton (Fitoplâncton e Zooplâncton) para alimentação de Organismos Aquáticos**.São Carlos Rima/FAPESP.

SMITH, V.H., 1983, “Low nitrogen to phosphorus ratios favour dominance by blue-green algae in lake phytoplankton”, **Science**, v. 221, pp. 669—671.

SMITH, V.H.,1986, “Light and nutrient effects on the relative biomass of blue-green algae in lake phytoplankton”, **Can. J. Fish Aquat .Sci.**, v. 43, pp.148—153.

SOMMER, U., 1984, “The paradox of the plankton: Fluctuations of phosphorus availability maintain diversity of phytoplankton in flow-through cultures”, **Limnol. Oceanogr.**, v. 29, pp. 633-636.

SOMMER, U., 1985, “Comparison between steady state and nonsteady state competition: experiment with natural phytoplankton”, **Limnol. Oceanogr.**, v. 30, pp. 335-346.

SOUZA, S.O.; ROLAND, F. & HUSZAR, V.L.M. 1999, "O fitoplâncton do Rio Paraibuna no trecho entre o Reservatório Chapéu D'Uvas e Juiz de Fora, MG". In: **VII Congresso Brasileiro de Limnologia**. p. 325, Florianópolis.

SPRÓBER, P.; SHAFIK, H.M.; PRÉSING, M.; KOVÁCS, A.W.& HERODEK, S., 2003, "Nitrogen uptake and fixation in the cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* under different nitrogen conditions" **Hydrobiologia**, v. 506-509, pp. 169-174.

STEWART, F. M. & LEVIN, B. R., 1973, "Partitioning of resources and the outcome of interspecific competition: a model and some general considerations", **American Naturalis**, v.107, pp. 171-198.

STOCKENR, J. G., 1968, "The ecology of a diatom community in a thermal stream", **British Phycological Bulletin**, v. 3, pp.501-514.

SYRETT, P. J., 1981, "Nitrogen metabolism of microalgae". In: PLATT, T. J. (Ed), **Physiological basis of phytoplankton ecology**. Canadian Fisheries Research Board Bulletin 210.

TAKAMURA, N.; IWAKUMA, T. & YASUNO, M., 1987, "Uptake of ¹³C and ¹⁵N (ammonium, nitrate and urea) by *Microcystis* in Lake Kasumigaura", **J. Plankton Res.**, v. 9, pp.151-165.

TAKEYA, K., KUWATA, A., YOSHIDA, M. & MIYAZAKI, T., 2004, " Effect of dilution rate on competitive interactions between the cyanobacterium *Microcystis navacekii* and the green alga *Scenedesmus quadricauda* in mixed chemostat cultures", **J. Plankton Res.**, v. 26(1), pp. 29-35.

TILMAN, D., 1977," Resource competition between algae: an experimental and theoretical approach", **Ecology**, v. 58, pp. 338-348.

- TILMAN, D., 1982, **Resource competition and Community structure**. Princeton, Princeton University Press.
- TRIMBEE, A.M & PREPAS, E.E., 1987, "Evaluation of total phosphorus as a predictor of the relative biomass of blue-green algae with emphasis on Alberta lakes", **Can. J. Fish Aquat. Sci.**, v. 44, pp.1337—1342.
- TUCCI, A. & SANT'ANNA, C. L., 2003, "*Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya & Subba Raju (Cyanobacteria): variação semanal e relações com fatores ambientais em um reservatório eutrófico, São Paulo, SP, Brasil", **Revista Brasil.Bot.**, v.26(1), pp.97-112.
- TUNDISI, J. G., 2003, **Água no século XXI: Enfrentando a escassez**. 1 ed. São Carlos, Rima/IE.
- VÁRKONY, Z.; ZSIROS, O.; FARKAS, T.; GARAB, G. & GOMBOS, Z., 2000, "The tolerance of cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* to low-temperature photo-inhibition affected by the induction of polyunsaturated fatty acid synthesis", *Biochemical Society Transactions*, v.28 (6), pp. 892-894.
- WATSON, S.B., McCAULEY, E. & DOWNING, J. A., 1997, "Patterns in phytoplankton taxonomic composition across temperate lakes of differing nutrient status", **Limnol. Oceanogr.**, v. 42, pp. 487-495.
- WEISSING, F.J. & HUISMAN, J., 1994, "Growth and competition in a light gradient", **Journal of Theoretical Biology**, v. 168, pp. 323-336.
- WETZEL, R. G. & LIKENS, G. E., 1990, **Limnological Analyses. Inorganic Nutrients: Nitrogen, Phosphorus, and other Nutrients**. 2 ed. New York , Springer-Verlag.

WHEELER, P. A.; OLSON, R. J. & CHISHOLM, S. W., 1983, " Effects of photocycles and periodic ammonium supply on three marine phytoplankton species. II Ammonium uptake and assimilation", **J. Phycol.**, v. 19, pp. 528-533.

XIE, L.Q.; XIE, P.; TANG, H.J., 2003, "Enhancement of dissolved phosphorus release from sediment to lake water by *Microcystis* blooms-an enclosure experiment in a hyper-eutrophic, subtropical Chinese lake" **Environmental Pollution**, v. 122, pp.391-399.

ZEVENBOOM, W. & MUR, L. R., 1980, "N₂-fixing cyanobacteria: Why they do not become dominant in Dutch, hypertrophic lakes", **Dev. Hydrobiol.**, v. 2, pp.123-130.

ZEVENBOOM, W., 1987, "Ecophysiology of nutrient uptake, photosynthesis and growth", **Can. Bull. Fish. Aquatic. Sci.**, v. 214, pp. 391-422.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)