

**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO**  
**DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA**

**JULIANA DOS SANTOS SEVERIANO**

**EFEITOS *TOP-DOWN* E *BOTTOM-UP* SOBRE A COMUNIDADE  
FITOPLANCTÔNICA: UMA ANÁLISE EXPERIMENTAL**

**RECIFE**

**2013**

**JULIANA DOS SANTOS SEVERIANO**

**EFEITOS *TOP-DOWN* E *BOTTOM-UP* SOBRE A COMUNIDADE  
FITOPLANCTÔNICA: UMA ANÁLISE EXPERIMENTAL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica (PPGB) da Universidade Federal Rural de Pernambuco, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Botânica.

**ORIENTADORA:**

Dra. Ariadne do Nascimento Moura

**CO-ORIENTADORAS:**

Dra. Enaide Marinho de Melo Magalhães

Dra. Viviane Lúcia dos Santos Almeida

**RECIFE**

**2013**

Ficha catalográfica

S498e Severiano, Juliana dos Santos  
Efeitos *top-down* e *bottom-up* sobre a comunidade  
fitoplanctônica: uma análise experimental / Juliana dos Santos  
Severiano. – Recife, 2013.  
64 f. : il.

Orientadora: Ariadne do Nascimento Moura.  
Dissertação (Mestrado em Botânica) – Universidade Federal  
Rural de Pernambuco, Departamento de Biologia, Recife, 2013.  
Inclui referências e anexo(s).

1. Fitoplâncton 2. Fósforo 3. Nitrogênio 4. Predação 5. Zooplâncton  
I. Moura, Ariadne do Nascimento, orientadora  
II. Título

CDD 581

**EFEITOS *TOP-DOWN* E *BOTTOM-UP* SOBRE A COMUNIDADE  
FITOPLANCTÔNICA: UMA ANÁLISE EXPERIMENTAL**

**JULIANA DOS SANTOS SEVERIANO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica (PPGB), da Universidade Federal Rural de Pernambuco, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Botânica. Dissertação defendida e aprovada pela banca examinadora:

Orientadora:

---

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Ariadne do Nascimento Moura  
Titular/UFRPE

Examinadores:

---

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Elba Maria Nogueira Ferraz Ramos  
Titular/UFRPE

---

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Maria de Fátima de Oliveira Carvalho  
Titular/UFRPE

---

Prof. Dr. Mauro de Melo Júnior  
Titular/UFRPE

---

Prof. Dr. William Severi  
Titular/UFRPE

Data de aprovação:    /    / 2013

RECIFE

2013

### ***Dedicatória***

*À minha mãe, Salete Maria dos Santos, por todo o amor, carinho, dedicação e estímulo que me foram oferecidos nessa trajetória.*

*À minha orientadora, Dra. Ariadne do Nascimento Moura, cujo carinho, incentivo e dedicação transcenderam em muito as exigências do seu papel e da sua responsabilidade.*

## *Agradecimentos*

*À Deus pelo dom da vida, sabedoria, saúde e força de vontade para correr atrás dos meus objetivos. E por revelar a cada trabalho da minha profissão a importância de todas as criaturas.*

*A todos os meus familiares, especialmente aos meus pais, Salete Maria dos Santos e Josué Seveiriano de Araújo, por proporcionarem todas as condições para que eu chegasse até aqui e por todo o amor que me dedicaram; a minha madrasta Maria José da Cruz pelo imenso carinho e afeto; aos meus irmãos Jaqueline dos Santos Severino, Carlos Henrique da Cruz, Jonatas da Cruz Araújo e Jonas da Cruz Araújo, pela amizade e amor; e aos meus amados, lindos e fofos sobrinhos, Luan Vitor dos Santos e Lucas Anderson dos Santos, por toda a alegria que têm trazido a minha vida.*

*À minha orientadora Dra. Ariadne do Nascimento Moura, pelo apoio, generosidade, inesgotável paciência e exemplo de pessoa desde o primeiro momento. E por colocar à minha disposição o Laboratório de Ficologia (LABFIC) para a realização das minhas análises.*

*Às minhas co-orientadoras, Enaide Marinho de Melo Magalhães e Viviane Lúcias dos Santos Almeida, pelo carinho e valiosas contribuições a esta dissertação.*

*À Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE) na figura da Dra. Carmen Sílvia Zickel pela oportunidade de ingressar no curso de mestrado em Botânica.*

*Aos meus professores do curso de mestrado em Botânica da UFRPE pelos conhecimentos transmitidos durante esses dois anos de curso: Augusto César Pessôa Santiago, Enide Eskinazi Leça, Ênio Wocylis Dantas e Maria do Carmo Bittencourt-Oliveira.*

*Ao CNPq pela concessão de bolsa.*

*Aos amigos e companheiros do LABFIC: Nísia Karine Cavalcanti Vasconcelos Aragão Tavares, Patrícia Campos Arruda, Paulo Mateus Martins Sobrinho, Mauro César Palmeira Vilar, Alberes Santos da Cunha, Micheline Késia Cordeiro Araújo, Emanuel Cardoso do Nascimento, Helton Soriano, pela ajuda imprescindível, palavras de apoio e de incentivo, gestos de carinho, atenção, respeito e, principalmente, pela amizade. Vou sentir imensas saudades de todos os momentos que passamos juntos, em meio a risadas, choros, brigas e dores de cabeça que, no fim, provaram que "a união faz a força". Desejo para vocês o melhor caminho sempre.*

*Aos colegas e amigos do mestrado, em especial a Talita Merieli Silva de Melo, obrigada pela amizade e companheirismo.*

*Aos colegas e funcionários da Área de Botânica/Departamento de Biologia/UFRPE:  
Sr. Manassés, Érica, Michele, Maria, Kênia, Carol e Leyde, pelo apoio e carinho de sempre.*

*As minhas queridas amigas Jana Glécia, Nathália Holanda Bezerra e Kássia Wanessa dos Santos pelos anos de amizade, por estarem sempre presentes e por me darem total apoio e incentivo.*

*Às minhas amigas Isabella Christina Carvalho de Lima, Mariana Lúcia Gomes e Silva e Maria Gabriela por todos os momentos maravilhosos que passamos juntas.*

*Às Dras. Hilda Helena Sovierzoski e Tereza Cristina dos Santos Calado pelos ensinamentos que levarei para a vida inteira e de quem lembrarei sempre com muito carinho e respeito.*

*Aos Drs. Elba Maria Nogueira Ferraz, Maria de Fátima de Oliveira Carvalho e Mauro de Melo Júnior pela aceitação em compor esta banca examinadora.*

*Enfim, a todos que direta ou indiretamente contribuíram para a concretização deste trabalho.*

***Muito Obrigada!***

Severiano, Juliana dos Santos; M.Sc.; Universidade Federal Rural de Pernambuco; fevereiro de 2013; EFEITOS *TOP-DOWN* E *BOTTOM-UP* SOBRE A COMUNIDADE FITOPLANCTÔNICA: UMA ANÁLISE EXPERIMENTAL; Ariadne do Nascimento Moura (Orientadora), Enaide Marinho de Melo Magalhães e Viviane Lúcia dos Santos Almeida (Co-orientadoras).

## RESUMO

A comunidade fitoplanctônica pode ser regulada pelos controles *bottom-up* (nutrientes) e *top-down* (predadores). A disponibilidade de nutrientes vem sendo considerada como o fator mais expressivo nesta regulação, entretanto, estudos mostram que o fitoplâncton também pode ser fortemente regulado pelo zooplâncton. Experimentos foram realizados para estudar os efeitos da variação na concentração dos nutrientes (razão N:P) e da herbivoria exercida pelo zooplâncton sobre a estrutura e biomassa do fitoplâncton, dando ênfase na resposta espécie-específica do fitoplâncton aos efeitos desses fatores. Sub-amostras de 700 ml da água de um ambiente eutrófico (Reservatório de Apipucos, Brasil) foram colocadas em Erlenmeyers de 1 litro e mantidas em laboratório, durante 7 dias. Três experimentos foram conduzidos separadamente, sendo mantidos para cada um destes, tratamentos que incluíam a adição de nutrientes de forma a manter diferentes razões DIN:PT (razão N:P 16, 60 e 5), com presença e ausência do zooplâncton. A fonte de nitrogênio utilizada foi o  $\text{NaNO}_3$  e a de fósforo o  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ . O zooplâncton adicionado foi obtido da água do reservatório. A comunidade fitoplanctônica, em termos de biomassa total, não foi afetada quando mantida sob as diferentes razões nitrogênio e fósforo, enquanto a herbivoria provocou redução significativa. A composição da comunidade foi alterada, com a resposta aos efeitos desses fatores sendo espécie-específica. A diatomácea *Cyclotella meneghiniana* Kützing foi dominante nos tratamentos e a principal espécie predada pelo zooplâncton. Na ausência dos organismos zooplanctônicos, esta espécie apresentou crescimento exponencial em todos os experimentos, principalmente, na razão N:P 60. A razão N:P ótima para o crescimento das clorofíceas variou de 5:1 a 60:1, com espécies apresentando mais de uma razão ótima para crescer. As clorofíceas *Desmodesmus protuberans* (Fritsch e Rich) E. Hegewald, *D. quadricauda* (Turpin) Hegewald e *Pediastrum duplex* Meyen não tiveram o crescimento negativamente afetado pelo zooplâncton, enquanto *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya & Subba Raju, teve o crescimento estimulado pela presença do zooplâncton. Estes resultados demonstram a importância tanto dos nutrientes quanto da herbivoria na regulação da composição e biomassa do fitoplâncton e reforçam a necessidade da avaliação da resposta do fitoplâncton a nível específico para uma melhor compreensão da importância e magnitude desses fatores.

**Palavras-chave:** Fitoplâncton, Fósforo, Nitrogênio, Predação, Zooplâncton



## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Biomassa ( $\text{mg. L}^{-1}$ ) total e dos grupos fitoplanctônicos nos experimentos I (a), II (b) e III (c). N, nitrogênio; P fósforo; Z, zooplâncton.....55
- Figura 2.** Biomassa ( $\text{mg. L}^{-1}$ ) das espécies fitoplanctônicas que apresentaram biomassa > que 50% nos experimentos I (coluna à esquerda), II (coluna central) e III (coluna à direita). (a) *Cylindrospermopsis raciborskii*; (b) *Merismopedia tenuissima*; (c) *Cyclotella meneghiniana*; (d) *Desmodesmus protuberans*; (e) *Desmodesmus quadricauda*; (f) *Pediastrum duplex*; (g) *Scenedesmus acuminatus*. N, nitrogênio; P fósforo; Z, zooplâncton.....56
- Figura 3.** Densidade ( $\text{ind. L}^{-1}$ ) total e dos táxons zooplanctônicos no último dia dos experimentos (7º Dia). N, nitrogênio; P fósforo; Z, zooplâncton.....57

## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Sinopse taxonômica e biomassa ( $\text{mg. L}^{-1}$ ) do fitoplâncton do reservatório de Apipucos, Pernambuco, Brasil.....48
- Tabela 2.** Sinopse taxonômica e densidade ( $\text{ind. L}^{-1}$ ) do zooplâncton do reservatório de Apipucos, Pernambuco, Brasil.....50
- Tabela 3.** Resultados da Anova fatorial testando os efeitos dos nutrientes (N), zooplâncton (Z) e interação destes (N x Z) sobre a biomassa total e dos grupos fitoplanctônicos, para os experimentos realizados.....51
- Tabela 4.** Resultados da Anova fatorial testando os efeitos dos nutrientes (N), zooplâncton (Z) e interação destes (N x Z) sobre a biomassa das espécies fitoplanctônicas mais representativas, para os experimentos realizados.....52
- Tabela 5.** Concentrações de nitrato, nitrito, nitrogênio amoniacal, DIN e fósforo total no início (1° dia) e final (7° dia) dos experimentos. N, nitrogênio; P fósforo; Z, zooplâncton.....53

## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO GERAL.....</b>	<b>1</b>
<b>2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....</b>	<b>4</b>
<b>2.1. Controle <i>bottom-up</i>.....</b>	<b>6</b>
<b>2.2. Controle <i>top-down</i>.....</b>	<b>8</b>
<b>3. REFERÊNCIAS.....</b>	<b>11</b>

**MANUSCRITO - O papel dos nutrientes e da herbivoria no controle do fitoplâncton:  
uma análise experimental**

<b>RESUMO.....</b>	<b>29</b>
<b>1. INTRODUÇÃO.....</b>	<b>30</b>
<b>2. MÉTODOS.....</b>	<b>31</b>
<b>2.1 Desenho experimental.....</b>	<b>33</b>
<b>2.2. Análise estatística.....</b>	<b>34</b>
<b>3. RESULTADOS .....</b>	<b>34</b>
<b>3.1. Concentração de nutrientes, fitoplâncton e zooplâncton do reservatório de Apipucos.....</b>	<b>34</b>
<b>3.2. Experimentos.....</b>	<b>35</b>
<b>3.2.1. Experimento I.....</b>	<b>35</b>
<b>3.2.2. Experimento II.....</b>	<b>36</b>
<b>3.2.3. Experimento III.....</b>	<b>36</b>
<b>3.2.4. Zooplâncton e concentração de nutrientes nos experimentos.....</b>	<b>37</b>
<b>4. DISCUSSÃO.....</b>	<b>37</b>
<b>5. REFERÊNCIAS .....</b>	<b>41</b>
<b>ANEXO.....</b>	<b>58</b>

## 1. INTRODUÇÃO GERAL

A estrutura e a dinâmica da comunidade fitoplanctônica em ambientes aquáticos podem ser reguladas pelos efeitos *top-down* (predação) e *bottom-up* (nutrientes). Estes dois controles têm recebido considerável atenção durante os últimos anos, principalmente devido às controvérsias existentes acerca de qual deles é mais eficiente na regulação do fitoplâncton (GONZÁLEZ, 2000; RICHARD; MATVEEV, 2005; HORN; HORN, 2008).

A disponibilidade de nutrientes vem sendo considerada como a principal força reguladora da estrutura e biomassa do fitoplâncton (HAIRSTON; SMITH; SLOBODKIN, 1960; TILMAN; KILHAM; KILHAM, 1982), já que os efeitos *top-down*, segundo McQueen *et al.* (1989), são mais fortes no topo da teia alimentar e vão enfraquecendo gradualmente em direção à base. Assim, acredita-se que a biomassa fitoplanctônica é mais fortemente controlada pelos nutrientes (*bottom-up*) do que pela predação (*top-down*). Entretanto, estudos mostraram que o fitoplâncton pode ser fortemente regulado pelo zooplâncton (CARPENTER; KITCHELL; HODGSON, 1985; BERGQUIST; CARPENTER, 1986; CARPENTER *et al.*, 1987; ELSER; GOLDMAN, 1991; MUYLAERT *et al.*, 2006).

Trabalhos mostram que a adição de nutrientes, principalmente nitrogênio (N) e fósforo (P), podem aumentar significativamente o crescimento do fitoplâncton, além de influenciar na composição taxonômica e distribuição das classes de tamanho destes organismos (TILMAN; KILHAM; KILHAM, 1982; STEINHART; LIKENS; SOTO, 1999; GONZÁLEZ, 2000; HASSAN; AL-SAADY; ALKAM, 2008; CÂMARA *et al.*, 2009). Em ambientes aquáticos dulciaquícolas, o fósforo é apontado como o principal fator limitante para o crescimento do fitoplâncton, pelo menos em regiões temperadas, enquanto o nitrogênio é frequentemente apontado como limitante em baixas latitudes (LEWIS, 1996). Porém, é difícil estabelecer qual é o principal nutriente limitante para o fitoplâncton, pois até mesmo dentro de um mesmo ambiente pode existir uma variação sazonal no elemento limitante (XU *et al.*, 2010), bem como pode ocorrer uma co-limitação por N e P (DZIALOWSKI *et al.*, 2005)

Diversos métodos são utilizados para identificar o nutriente limitante para o fitoplâncton (BEARDALL; YOUNG; ROBERTS, 2001). Os mais comuns são os bioensaios que monitoram o crescimento de espécies testes ou de populações naturais após a adição de nutrientes e através da obtenção das razões entre as concentrações dos elementos no corpo d'água, especialmente nitrogênio total e fósforo total (razão NT:PT).

Este último método é baseado na razão molar de Redfield (REDFIELD, 1958), o qual estabelece que as células fitoplanctônicas têm razão carbono, nitrogênio e fósforo de

aproximadamente 106:16:1. Assume-se que desvios nesta razão podem indicar qual nutriente é limitante (LAGUS *et al.*, 2004).

De acordo com Abell *et al.* (2010), é simplista assumir que um único elemento irá limitar o crescimento de todas as espécies fitoplanctônicas de um ambiente, uma vez que elas podem diferir na cinética de absorção, na assimilação, na capacidade de estocar nutrientes, e nos diferentes requerimentos para a sua composição celular (HECKY; KILHAM, 1988; MICHAELS *et al.*, 2001; STERNER; ELSER, 2002).

Estratégias nutricionais adicionais, como fixação de N<sub>2</sub> atmosférico e mixotrofia, parecem ser vantagens em condições de limitação por nutrientes (LAGUS, 2004). Acredita-se que, devido a habilidade de fixar nitrogênio, cianobactérias diazotróficas predominam, geralmente, em ambientes com baixas razões N:P (SMITH, 1983). Devido a isto, a limitação por fósforo tem recebido maior atenção, pois a deficiência de nitrogênio pode ser compensada pela fixação de N<sub>2</sub> atmosférico, enquanto que a deficiência de P não pode ser compensada por nenhum mecanismo comparável (SCHINDLER, 1977).

Entretanto, tem sido observado que mesmo com a presença dessas cianobactérias, a deficiência de nitrogênio pode persistir, presumivelmente porque elas podem não ser suficientemente abundantes para compensar a deficiência de N (PRÉSING *et al.*, 1997; CAMACHO *et al.*, 2003; SCOTT; MCCARTHY, 2010). Além disso, como é necessária uma alta luminosidade para a fixação de N e fotossíntese (PINTO; LITCHMAN, 2010), ambientes com baixa transparência, tais como os lagos eutróficos, podem diminuir a fixação de N ou a habilidade dos fixadores de nitrogênio. Nestes casos, o nitrogênio torna-se limitante e a comunidade fitoplanctônica pode permanecer saturada com fósforo.

O zooplâncton tem demonstrado efeitos distintos sobre a comunidade fitoplanctônica: diretos através da predação e indiretos através da reciclagem de nutrientes (BERGQUIST; CARPENTER, 1986). Neste último, o material excretado pelo zooplâncton funciona como uma importante fonte de nutrientes para o fitoplâncton podendo ocasionar mudanças na estrutura destes organismos (STERNER, 1986). A predação, geralmente, provoca diminuição da biomassa fitoplanctônica influenciando, portanto, na produtividade primária. Porém, ela também pode causar efeitos positivos sobre o fitoplâncton, uma vez que pode estimular o crescimento de algas não comestíveis que terão maior vantagem competitiva por nutrientes quando a biomassa das algas comestíveis diminuir (QUEIMALIÑOS, 1998).

Vários fatores podem afetar a habilidade do zooplâncton em controlar a biomassa fitoplanctônica, tais como: composição taxonômica e biomassa do zooplâncton (BERGQUIST; CARPENTER; LATINO, 1985), tamanho corporal do zooplâncton e tamanho

celular do organismo fitoplanctônico (CHAN *et al*, 2004; ALLENDE; PIZARRO, 2006), seletividade e eficiência do zooplâncton (AGASILD *et al*, 2007), resistência do fitoplâncton (AGRAWAL, 1998), relação entre as necessidades nutricionais do zooplâncton e qualidade nutricional do organismo fitoplanctônico (DANIELSDOTTIR; BRETT; ARHONDITSIS, 2007).

Outro fator que pode influenciar os efeitos *top-down* é o estado trófico do ecossistema aquático. Acredita-se que a pressão de herbivoria é maior em ambientes oligotróficos do que em ambientes eutróficos, em parte porque estes são frequentemente dominados por cianobactérias que não são eficientemente predadas pelo zooplâncton (ELSER; GOLDMAN, 1991; JEPPESEN *et al*, 2003).

Experimentos realizados em lagos dominados por cianobactérias mostram pouco ou nenhum impacto da predação sobre a biomassa fitoplanctônica, isto porque muitas espécies de cianobactérias formam filamentos ou colônias que desenvolvem uma bainha mucilaginosa, dificultando o processo de filtração. Além disso, elas são consideradas de baixo valor nutricional para o zooplâncton em razão da sua composição química (ARNOLD, 1971; BRETT; MULLER-NAVARRA; PARK, 2000; GRAGNANI; SCHEFFER; RINALDI, 1999; PAJDAK-STÓS; FIALKOWSKA; FYDA, 2001).

Trabalhos experimentais que tratam dos efeitos dos nutrientes e do zooplâncton sobre a comunidade fitoplanctônica são avaliados com base na biomassa desta comunidade e, na maioria das vezes, é estimado através da clorofila *a* (CARPENTER *et al*, 1996 e 1998; COTTINGHAM *et al*, 1997; SAUNDERS; SHAW; BUKAVECKAS, 2000; CAMACHO *et al*, 2003; STEPHEN *et al*, 2004; SEVERIANO *et al*, 2012), sendo poucos os estudos que focam a composição e abundância desses organismos (PÉREZ-MARTÍNEZ; CRUZ-PIZARRO, 1995; NYDICK *et al*, 2004; BURGER *et al*, 2007; GARDNER *et al*, 2008).

No presente estudo, foram realizados experimentos em laboratório com o objetivo de avaliar o papel dos nutrientes e da herbivoria exercida pelo zooplâncton na regulação da comunidade fitoplanctônica do reservatório de Apipucos (Pernambuco, Brasil), dando ênfase na resposta espécie-específica aos efeitos desses fatores. A composição e a biomassa fitoplanctônica foram analisadas para avaliar (i) se a resposta do fitoplâncton às variações no nutriente limitante (razão N:P) pode ser explicada pelas estratégias nutricionais diferenciadas das espécies; (ii) se o zooplâncton é um importante mecanismo de regulação da composição e biomassa fitoplanctônica; e (iii) se o zooplâncton pode influenciar na resposta do fitoplâncton às variações na concentração do nutriente limitante.

## 2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

Um dos primeiros trabalhos a considerar a importância da regulação exercida pelos nutrientes (controle *bottom-up*) e pela predação (controle *top-down*) sobre os produtores primários foi publicado por Hairston, Smith e Slobodkin (1960). Aplicado inicialmente a comunidades terrestres, a hipótese HSS, como ficou conhecida, postula que os herbívoros não exercem controle sobre os produtores primários, sendo estes limitados pela disponibilidade de recursos, como luz e nutrientes.

Apesar de criticado (MURDOCH, 1966; EHRLICH; BIRCH, 1967), esse trabalho incitou grandes debates na literatura ecológica sobre a importância e magnitude desses processos na regulação das teias alimentares terrestres e aquáticas (WIEGERT; OWEN, 1971; FRETWELL, 1977 e 1987; MATSON; HUNTER, 1992; POWER, 1992; HUNTER; PRICE, 1992; GLIWICZ, 2002; BORER *et al.*, 2006; GRIPENBERG; ROSLIN, 2007).

Em ecossistemas aquáticos, as discussões foram intensificadas a partir da criação do conceito de “Interações tróficas em cascata” postulado por Carpenter, Kitchell e Hodgson (1985), e reforçado por Carpenter e Kitchell (1988), o qual prevê que os organismos de um nível trófico são sempre influenciados pelos predadores do nível trófico próximo mais alto e toda a teia alimentar pelos predadores do topo. McQueen, Post e Mills (1986), combinando os efeitos *top-down/bottom-up*, levantaram a hipótese de que o controle exercido pelos nutrientes é forte na base da teia alimentar (produtores primários), diminuindo de um nível trófico para outro, e que a regulação pela predação é forte nos níveis tróficos mais altos.

Desde então, diversos trabalhos foram desenvolvidos para tentar identificar o principal mecanismo de regulação em teias alimentares aquáticas, sobretudo na interface nutrientes-produtores primários-zooplâncton (BRETT; GOLDMAN, 1997; STEPHEN; MOSS; PHILLIPS, 1998; BELL, 2002; SHURIN *et al.*, 2002; STEPHEN *et al.*, 2004; VAN DE BUND *et al.*, 2004; REJAS *et al.*, 2005; SMITH; LESTER, 2006; HORN; HORN, 2008; SINISTRO, 2009; REJAS; MUYLAERT, 2010; SEVERIANO *et al.*, 2012).

Estudos mostram não existir um padrão nos efeitos *top-down* e/ou *bottom-up*, uma vez que vários fatores podem influenciar na magnitude e direção desses processos como, por exemplo: o número de níveis tróficos na teia alimentar (OKSANEN *et al.*, 1981; HANSSON, 1992; MAZUMDER, 1994); estrutura e biomassa dos predadores e presas (STEINER, 2001; TESSIER; WOODRUFF, 2002; NARWANI; MAZUMDER, 2010); eficiência dos predadores, bem como suscetibilidade da presa à predação (AGRAWAL, 1998; BORER *et al.*, 2005); quantidade e qualidade do alimento disponível para o zooplâncton (DANIELSDOTTIR; BRETT; ARHONDITSIS, 2007); produtividade, estado trófico e

heterogeneidade espacial do sistema (OKSANEN, 1981; MOSS; MCGOWAN; CARVALHO, 1994; LAU; LANE, 2002; JEPPESEN *et al*, 2003; AUER; ELZER; ARNDT, 2004; FERNÁNDEZ-ALÁEZ *et al*, 2004; HILLEBRAND *et al*, 2007); e fatores climáticos, como a temperatura (MOSS *et al*, 2003).

Benndorf *et al*. (2002) relataram três condições em que a biomassa fitoplactônica pode ser regulada pelo controle *top-down*: (1) em experimentos com período de incubação curto, pois essa escala de tempo não permite o desenvolvimento do fitoplâncton “não comestível” de crescimento lento; (2) em lagos rasos com presença de macrófitas, uma vez que estes vegetais fornecem refúgio para o zooplâncton e (3) em lagos profundos mesotróficos ou eutróficos, onde os efeitos em cascata induz a redução de fósforo disponível para o fitoplâncton.

A relação entre predadores e produtores primários mostra-se ainda mais complexa ao se incluir mecanismos adicionais, como a reciclagem de nutrientes. Acredita-se que o material excretado por peixes e zooplâncton pode ser uma importante fonte de nutrientes para o fitoplâncton, influenciando, assim, na estrutura e dinâmica destes organismos (LEHMAN, 1980; STERNER, 1990; SARNELLE, 1992a; LYCHE *et al*, 1996; ROTHHAUPT, 1997; HORPPILA *et al*, 1998; QUEIMALIÑOS *et al*, 1998; ATTAYDE; HANSSON, 2001; LINDÉN; KUOSA, 2004; HUNT; MATVEEV, 2005; VREDE; VREDE, 2005; LEROUX; LOREAU, 2010).

Trabalhos também têm focado no entendimento de como os predadores podem afetar na resposta do fitoplâncton ao enriquecimento com nutrientes, bem como se o aumento da descarga de nutrientes pode ter influência na predação sobre o fitoplâncton (LYNCH; SHAPIRO, 1981; ELSER *et al*, 1988; SOMMER, 1988; SARNELLE, 1992; MAZUMDER, 1994; CARPENTER *et al*, 1996 e 2001; COTTINGHAM *et al*, 1997; COTTINGHAM; SCHINDLER, 2000; COTTINGHAM; GLAHOLT; BROWN, 2004; DAVIS *et al*, 2010; FAITHFULL *et al*, 2011).

Cottingham (1999), ao realizar experimentos nos lagos Paul, Peter e Long (Gogebic County, Michigan), mostrou evidências de que a estrutura da teia alimentar pode influenciar na extensão com que o fitoplâncton responde ao enriquecimento com nutrientes. Os autores observaram que organismos fitoplanctônicos pequenos cresceram mais rapidamente com o enriquecimento em lagos com muitos peixes planctívoros e poucos organismos zooplanctônicos de grande porte, enquanto organismos fitoplanctônicos grandes cresceram sob condições contrárias.



## 2.1. Controle *bottom-up*

A regulação exercida pelos nutrientes é muito discutida quanto à identificação dos elementos limitantes para o crescimento do fitoplâncton em um corpo d'água. Dos diversos métodos utilizados para este fim, a realização de bioensaios monitorando o crescimento de espécies testes ou de populações naturais após a adição de nutrientes (nitrogênio e/ou fósforo) é o mais comum.

Esses experimentos podem ser desenvolvidos *in situ* ou em laboratório e a avaliação da limitação nutricional pode ser feita através da análise do crescimento, da biomassa ou de outros parâmetros fisiológicos (respiração, taxas de fixação do carbono ou fotossintética) do fitoplâncton (BEARDALL; YOUNG; ROBERTS, 2001). No entanto, a análise da biomassa fitoplanctônica através da concentração da clorofila *a* é a mais utilizada.

Tradicionalmente, o fósforo era apontado como o principal nutriente limitante do fitoplâncton em ambientes de água doce (SCHINDLER, 1971; DILLON; RIGLER, 1974; WHITE; PAYNE, 1978; HECKY; KILHAM, 1988). Assim, estratégias de manejo eram sempre focadas na redução do aporte deste elemento nos corpos d'água como uma alternativa para o controle da eutrofização (SCHINDLER, 1974).

O papel do nitrogênio começou a ser evidenciado em meados da década de 90, quando diversos trabalhos enfatizaram a importância da limitação por N, bem como da co-limitação por N e P, na regulação da estrutura e biomassa do fitoplâncton (SETARO; MELACK, 1984; WURTSBAUGH *et al.*, 1985; MORRIS; LEWIS Jr., 1988; MCCAULEY; DOWNING; WATSON, 1989; ELSER *et al.*, 1990; KARJALAINEN; SEPPÄLÄ; WALLS, 1998; STEINHART; LIKENS; SOTO, 1999; WEITHOFF; WALZ, 1999; CAMACHO *et al.*, 2003; NYDICK *et al.*, 2004; BRUTEMARK; RENGEFORS; ANDERSON, 2006; GARDNER *et al.*, 2008; REN *et al.*, 2009; ABELL; ÖZKUNDAKCI; HAMILTON, 2010; HARPOLE *et al.*, 2011; TENDAUPENYU, 2012).

Maberly *et al.* (2002), ao realizarem experimentos em 30 lagos europeus, observaram que a adição de P estimulou o crescimento do fitoplâncton em apenas 13% dos experimentos em bioensaios, indicando limitação por P. Em contrapartida, limitação por N (24%) e co-limitação por N e P (63%) foi comumente observado.

No entanto, tem sido difícil estabelecer o nutriente limitante para o fitoplâncton, pois estudos mostram que até dentro de um mesmo ambiente pode existir uma variação temporal no nutriente limitante (VANNI; TEMTE, 1990; ELSER *et al.*, 1995; HAVENS; EAST, 2006; HLAILI *et al.*, 2006). Xu *et al.* (2010) observaram no lago Taihu, China, que durante a

primavera e o inverno a biomassa e o crescimento do fitoplâncton aumentaram com a adição do P, enquanto no verão a adição de N teve efeitos positivos sobre o fitoplâncton.

Também é relatada a importância de outros nutrientes como ferro (TWISS *et al*, 2000; GUILDFORD *et al*, 2003; STERNER *et al*, 2004; NORTH *et al*, 2007; DE WEVER *et al*, 2008) e sílica (MAKULLAL; SOMMER, 1993), este último, no caso das diatomáceas, nessa regulação.

Outro método frequentemente utilizado para determinar o nutriente limitante para o fitoplâncton é através da razão nitrogênio e fósforo (razão N:P). Este método possui a vantagem de não necessitar da realização dos bioensaios, pois consiste em comparar a razão N:P medidas em campo com critérios pré-estabelecidos baseados na razão molar C:N:P (106:16:1) de Redfield (REDFIELD, 1958). Assim, assume-se que desvios nesta razão podem indicar qual nutriente é limitante.

Trabalhos têm proposto padrões de variação na razão N:P para prever o nutriente limitante para o fitoplâncton (SMITH, 1982; DOWNING; MCCAULEY, 1992; SYMONS; ARNOTT; SWEETMAN, 2012). Guildford e Hecky (2000), estabeleceram que lagos e reservatórios que apresentam razão N:P menor que 20 são limitados por nitrogênio, maior que 50 são limitados por fósforo e entre 20 e 50 são co-limitados por N e P. Padrão similar também foi estabelecido por Dzialowski *et al*. (2005) e Kosten *et al*. (2009).

Vários tipos de razões nitrogênio e fósforo têm sido usados para entender o nutriente limitante para o fitoplâncton, como a razão nitrogênio inorgânico dissolvido: fósforo total (DIN:PT) (MORRIS; LEWIS, 1988; HIGGINS; COLLERAN; RAINE, 2006; BERGSTRÖM, 2010; PTACNIK; ANDERSEN; TAMMINEN, 2010; LI *et al*, 2012); razão nitrogênio inorgânico dissolvido:fósforo inorgânico dissolvido (DIN:DIP) (HLAILI *et al*, 2006) e razão nitrogênio total:fósforo total (NT:PT) (NÖGES *et al*, 2008; LIU *et al*, 2011; LV *et al*, 2011).

Mudanças na composição e biomassa de espécies do fitoplâncton como consequência de alterações na relação N:P têm sido observada em trabalhos experimentais com comunidades fitoplanctônicas naturais *in vitro* (TILMAN *et al*, 1986; CUVIN-ARALAR *et al*, 2004) e *in situ* (HASSAN; AL-SAAD; ALKAM, 2008). Schindler (1977) e Smith (1983) observaram que altas concentrações de fósforo e, conseqüente baixa razão N:P, favorecem a produção de *blooms* de cianobactérias, especialmente das espécies fixadoras de nitrogênio atmosférico (N<sub>2</sub>). Resultados que corroboram esses estudos foram obtidos por Bulgakov e Levich (1999) e Vrede *et al*. (2009).

No entanto, outros estudos (CUVIN-ARALAR *et al.*, 2004; LIU, LU & CHEN, 2011) mostram que a razão não é necessariamente um indicador da dominância dessas cianobactérias. Xie *et al.* (2003), ao realizar um experimento no lago Donghu, China, observaram que *blooms* de *Microcystis*, uma cianobactéria não fixadora de N<sub>2</sub>, ocorreram tanto com razão NT:PT <29 quanto com razão NT:PT >29.

## 2.2. Controle *top-down*

As publicações que tratam dos efeitos *top-down* sobre a comunidade fitoplanctônica são focados, na sua maioria, nos fatores que podem interferir na eficiência do zooplâncton em predação o fitoplâncton. A composição taxonômica bem como o tamanho corporal dos organismos zooplanctônicos é apontado como fatores determinantes na predação (CARPENTER; KITCHELL, 1984; MAZUMDER *et al.*, 1990; QUIBLIER-LLOBERAS *et al.*, 1996; GALLEGOS *et al.*, 1996; VIJVERBERG; BOERSMA, 1997; CYR; CURTIS, 1999; SOMMER *et al.*, 2001; ALLENDE; PIZARRO, 2006; SOMMER; SOMMER, 2006; ACUÑA; VILA; MARÍN, 2008).

Bergquist, Carpenter e Latino (1985) e Pagano (2008) observaram que, quanto maior o tamanho do organismo, maior a taxa de predação. No entanto, outros trabalhos mostram que, sob biomassas equivalentes ou maiores, organismos zooplanctônicos pequenos podem ter taxas de predação tão altas quanto à dos organismos grandes (CYR; PACE, 1992; MALKIN; JOHANNSSON; TAYLOR, 2006).

Agasild *et al.* (2007), ao avaliarem o impacto da predação do microzooplâncton (ciliados e rotíferos) e mesozooplâncton (cladóceros e copépodos) sobre o fitoplâncton do lago L. Vörtsjärvi (Estônia), observaram que a fração formada por ciliados e rotíferos dominaram na atividade de filtração e herbivoria. Os autores atribuíram esse resultado a elevada biomassa de ciliados e rotíferos no ambiente estudado (60% da biomassa total).

Low *et al.* (2010), ao analisarem o potencial do zooplâncton em controlar o fitoplâncton em sistemas lênticos tropicais, observaram que a quantidade das clorofíceas *Ankistrodesmus*, *Cosmarium* e *Peridinium* diminuiu com o aumento no número de calanóides, ciclopóides e rotíferos, enquanto populações de diatomáceas *Melosira* e *Synedra* foram inversamente correlacionadas com a abundância de copépodos calanóides. Os cladóceros não tiveram influência na estrutura do fitoplâncton.

O estado trófico do corpo d'água também pode influenciar na habilidade do zooplâncton em predação o fitoplâncton (BÜRGI *et al.*, 1999; MEHNER *et al.*, 2008; ZHU; WAN; ZHAO, 2010). Elser e Goldman (1991) demonstraram que, em lagos oligotróficos e

mesotróficos, a predação exercida pelo zooplâncton é mais eficiente, enquanto no lago hipertrófico o fitoplâncton foi resistente à herbivoria. Resultado diferente foi verificado por Jeppesen *et al.* (2003), ao observarem que em lagos eutróficos a predação sobre o fitoplâncton foi maior do que em lagos oligotróficos.

Nesse aspecto, as cianobactérias têm recebido considerável atenção por não serem eficientemente predadas pelo zooplâncton. Esse fato tem dificultado a implantação de técnicas de manejo para melhoria da qualidade da água de lagos e reservatórios eutrofizados, como por exemplo, a biomanipulação. Essa técnica consiste em controlar as florações de cianobactérias através de modificações na estrutura da rede alimentar, com o aumento da biomassa de peixes piscívoros e/ou diminuição da biomassa de peixes planctívoros, o que acarreta no aumento da biomassa dos organismos zooplânctônicos e consequente redução da biomassa das algas (SHAPIRO; WHIGHT, 1984; BENNDORF, 1987; MEIJER, 1994; CARPENTER *et al.*, 1996; MCQUEEN, 1998; MEIJER *et al.*, 1999; GULATI; VAN DONK, 2002; BEKLIOGLU; INCE; TUZUN, 2003; KOZAK; GOLDYIN, 2004; MUSTAPHA, 2009; AN *et al.*, 2010).

Estudos mostram que muitas espécies de cianobactérias apresentam importantes mecanismos de defesa contra a predação, como a morfologia na forma filamentosa ou colonial com presença de mucilagem, que dificulta a ingestão e/ou digestão pelo zooplâncton, e a produção de toxinas. Além disso, cianobactérias são consideradas de baixo valor nutricional, sendo pouco atraentes como fonte de alimento (BURNS, 1987; HANEY, 1987; LAMPERT, 1987; REPKA, 1996; GRAGNANI *et al.*, 1999; HAMBRIGHT *et al.*, 2001; CHAN *et al.*, 2004; GENKAI-KATO, 2004; CAMACHO; THACKE, 2006; DANIELSDOTTIR; BRETT; ARHONDITSIS, 2007; REYNOLDS, 2007; HAMBRIGHT *et al.*, 2007a e 2007b; TILLMANN *et al.*, 2008; SOARES *et al.*, 2010; AGRAWAL; AGRAWAL, 2011; DAVIS *et al.*, 2012; KÂ *et al.*, 2012; YANG; KONG, 2012).

Lynch e Shapiro (1981) verificaram que a biomassa do fitoplâncton aumentou com a remoção de *Daphnia*, um organismo zooplânctônico de tamanho grande, com exceção da cianobactéria filamentosa *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Bornet & Flahault que apresentou maior biomassa na presença de *Daphnia* quando formava colônias grandes, o que dificultava na predação. Epp (1996), ao verificar os efeitos da predação de *Daphnia pulicaria* sobre as cianobactérias filamentosas *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena flos-aquae* e *Anabaena wisconsinense*, relatou que em altas concentrações dessas algas, *Daphnia* consumiu preferencialmente diatomáceas, flagelados e clorococales.

Gobler *et al.* (2007) examinaram o papel dos nutrientes, da predação pelo zooplâncton e da síntese de toxinas durante uma floração de cianobactérias tóxicas no lago Agawam, Nova

Iorque. Os autores verificaram que na ocorrência de elevadas densidades de *Microcystis*, que expressavam o gene sintetase da microcistina (mcyE), o enriquecimento com nutrientes e a presença do zooplâncton não alteravam a biomassa do fitoplâncton. Entretanto, durante os meses em que o gene mcyE não era detectado e a densidade de *Microcystis* era menor, o enriquecimento com presença do zooplâncton produziu redução significativa da biomassa fitoplanctônica.

Com o objetivo de elucidar as interações entre zooplâncton e cianobactérias filamentosas e a possível transferência de microcistinas (MCYs) através da cadeia alimentar pelágica, Oberhaus *et al.* (2007) conduziram experimentos com *Planktothrix* e o herbívoro zooplanctônico *Daphnia*. Foi observado que *Daphnia* predou preferencialmente os pequenos filamentos de *Planktothrix* (< 100 µm), e que grandes quantidades de MCY foram encontradas em *Daphnia* nutridas, previamente expostas a *Planktothrix*; entretanto, pequenas concentrações desta toxina foram observadas em indivíduos famintos por 24h.

Delazari-Barroso *et al.* (2011) analisaram o desenvolvimento do fitoplâncton na ausência do zooplâncton no reservatório de Duas Bocas, Espírito Santo, Brasil, onde observaram uma tendência positiva no crescimento de cianobactérias e clorofíceas na ausência de herbivoria e que na presença dos herbívoros as cianobactérias foram beneficiadas em detrimento das clorofíceas.

Diante do exposto, observa-se que a maioria dos trabalhos acerca dos efeitos *bottom-up* (nutrientes) e *top-down* (predação) sobre a comunidade fitoplanctônica são realizados através de experimentos, desenvolvidos tanto *in situ* quanto em laboratório. Vários fatores podem interferir na magnitude com que o fitoplâncton responde aos efeitos desses reguladores, tais como estado trófico e heterogeneidade espacial do sistema, número de níveis tróficos na teia alimentar, bem como a composição e biomassa do fitoplâncton do corpo d'água estudado.

Mudanças na estrutura e na dinâmica da comunidade fitoplanctônica sob influência dos nutrientes e da predação ainda são pouco compreendidas, uma vez que em muitos dos trabalhos a resposta do fitoplâncton aos efeitos desses fatores é avaliada através da biomassa destes organismos, na maioria das vezes, estimada através da concentração da clorofila *a*. Nesse aspecto, as cianobactérias tem recebido considerável atenção devido às estratégias de vida e adaptações diferenciadas apresentadas por muitas das espécies, o que favorece a dominância destas, em relação a outros grupos algais, em lagos e reservatórios eutróficos.

### 3. REFERÊNCIAS

- ABELL, J. M.; ÖZKUNDAKCI, D.; HAMILTON, D. P. Nitrogen and phosphorus limitation of phytoplankton growth in New Zealand lakes: Implications for eutrophication control. **Ecosystems**, v.13, n. 7, p. 966-977. 2010.
- ACUÑA, P.; VILA, I.; MAÍN, V. H. Short-term responses of phytoplankton to nutrient enrichment and planktivorous fish predation in a temperate South American mesotrophic reservoir. **Hydrobiologia**, v. 600, n. 1, p. 131-138. 2008.
- AGASILD, H.; ZINGEL, P.; TÖNNO, I.; HABERMAN, J.; NÖGES, T. Contribution of different zooplankton groups in grazing on phytoplankton in shallow eutrophic Lake Võrtsjärv (Estonia). **Hydrobiologia**, v. 584, n. 1, p. 167-177. 2007.
- AGRAWAL, A. A. Algal defense, grazers, and their interactions in aquatic trophic cascades. **Acta Oecologica**, v. 19, n. 4, p. 331-337. 1998.
- AGRAWAL, M.; AGRAWAL, M. K. Cyanobacteria-herbivore interaction in freshwater ecosystem. **Journal of Microbiology and Biotechnology**, v. 1, n. 4, p. 52-66. 2011.
- ALLENDE, L.; PIZARRO, H. Top-down control on plankton components in an Antarctic pond: experimental approach to the study of low-complexity food webs. **Polar Biology**, v. 29, n. 10, p. 893-901. 2006.
- AN, K.; LEE, J.; KUMAR, H. K.; LEE, S.; HWANG, S.; KIM, B.; PARK, Y.; SHIN, K.; PARK, S.; UM, H. Control of algal scum using top-down biomanipulation approaches and ecosystem health assessments for efficient reservoir management. **Water, Air and Soil Pollution**, v. 205, n. 1-4, p. 3-24. 2010.
- ARNOLD, D. E. Ingestion, assimilation, survival, and reproduction by *Daphnia pulex* fed seven species of blue-green algae. **Limnology and Oceanography**, v. 16, n. 6. 1971.
- AUER, B.; ELZER, U.; ARNDT, H. Comparison of pelagic food webs in lakes along a trophic gradient and with seasonal aspects: influence of resource and predation. **Journal of Plankton Research**, v. 26, n. 6, p. 697-709. 2004.
- ATTAYDE, J. L.; HANSSON, L. Fish-mediated nutrient recycling and the trophic cascade in lakes. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 58, n. 10, p. 1924-1931. 2001.
- BARROS, P.; FIDALGOL, M. L.; SOARES, A. M. V. M. Resistance of cladoceran species to toxic *Microcystis*. **Limnetica**, v. 20, n. 1, p. 173-177. 2001.
- BEARDALL, J.; YOUNG, E.; ROBERTS, S. Approaches for determining phytoplankton nutrient limitation. **Aquatic Sciences**, v. 63, n. 1, p. 44-69. 2001.
- BEKLIOGLU, M.; INCE, O.; TUZUN, I. Restoration of the eutrophic Lake Eymir, Turkey, by biomanipulation after a major external nutrient control I. **Hydrobiologia**, v. 490, n. 1, p. 93-105. 2003.

BELL, T. The ecological consequences of unpalatable prey: phytoplankton response to nutrient and predator additions. **Oikos**, v. 99, n. 1, p. 59-68. 2002.

BENNDORF, J. Food web manipulation without nutrient control: A useful strategy in lake restoration? **Aquatic Sciences**, v. 49, n. 2, p. 237-248. 1987.

BENNDORF, J.; BÖING, W.; KOOP, J.; NEUBAUER, I. Top-down control of phytoplankton: the role of time scale, lake depth and trophic state. **Freshwater Biology**, v. 47, n. 12, p. 2282-2295. 2002.

BERGQUIST, A. M.; CARPENTER, S. R.; LATINO, J. C. Shifts in phytoplankton size structure and community composition during grazing by contrasting zooplankton assemblages. **Limnology and Oceanography**, v. 30, n. 5, p. 1037-1045. 1985.

BERGQUIST, A. M.; CARPENTER, S. R. Limnetic Herbivory: Effects on phytoplankton populations and primary production. **Ecology**, v. 67, n. 5, p. 1351-1360. 1986.

BERGSTRÖM, A. The use of TN:TP and DIN:TP ratios as indicators for phytoplankton nutrient limitation in oligotrophic lakes affected by N deposition. **Aquatic Sciences**, v. 72, n. 3, p. 277-281. 2010.

BORER, E. T.; SEABLOOM, E. W.; SHURIN, J. B.; ANDERSON, K. E.; BLANCHETTE, C. A.; BROITMAN, B.; COOPER, S. D.; HALPERN, B. S. What determines the strength of a trophic cascade? **Ecology**, v. 86, n. 2, p. 528-537. 2005.

BORER, E. T.; HALPERN, B. S.; SEABLOOM, E. W. Asymmetry in community regulation: effects of predators and productivity. **Ecology**, v. 87, n. 11, p. 2813-2820. 2006.

BRETT, M. T.; GOLDMAN, C. R. Consumer versus resource control in freshwater pelagic food webs. **Science**, v. 275, p. 384-386. 1997.

BRETT, M. T.; MÜLLER-NAVARRA, D. C.; PARK, S. Empirical analysis of the effect of phosphorus limitation on algal food quality for freshwater zooplankton. **Limnology and Oceanography**, v. 45, n. 7, p. 1564-1575. 2000.

BRUTEMARK, A.; RENGEFORS, K.; ANDERSON, N. J. An experimental investigation of phytoplankton nutrient limitation in two contrasting low arctic lakes. **Aquatic Ecology**, v. 29, n. 6, p. 487-494. 2006.

BULGAKOV N. G.; LEVICH A. P. The nitrogen : Phosphorus ratio as a factor regulating phytoplankton community structure: Nutrient ratios. **Fundamental and Applied Limnology/ Archiv für Hydrobiologie**, v. 146, n. 1, p. 3-22. 1999.

BURGER, D. F.; HAMILTON, D. P.; HALL, J. A.; RYAN, E. F. Phytoplankton nutrient limitation in a polymictic eutrophic lake: community versus species-specific responses. **Fundamental and Applied Limnology/ Archiv für Hydrobiologie**, v. 169, n. 1, p. 57-68. 2007.

BÜRGI, H. R.; HELLER, C.; GAEBEL, S.; MOOKERJI, N.; WARD, J. V. Strength of coupling between phyto- and zooplankton in Lake Lucerne (Switzerland) during phosphorus

abatement subsequent to a weak eutrophication. **Journal of Plankton Research**, v. 21, n. 3, p. 485-507. 1999.

BURNS, C. W. Insights into zooplankton-cyanobacteria interactions derived from enclosure studies. **New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research**, v. 21, n. 3, p. 477-482. 1987.

CÂMARA, F. R. A.; LIMA, A. K. A.; ROCHA, O.; CHELLAPPA, N. T. The role of nutrient dynamics on the phytoplankton biomass (chlorophyll-*a*) of a reservoir-channel continuum in a semi-arid tropical region. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 21, n. 4, p. 431-439. 2009.

CAMACHO, A.; WURTSBAUGH1, W. A.; MIRACLE, M. R.; ARMENGOL, X.; VICENTE, E. Nitrogen limitation of phytoplankton in a Spanish karst lake with a deep chlorophyll maximum: a nutrient enrichment bioassay approach. **Journal of Plankton Research**, v. 25, n. 4, p. 397-404. 2003.

CAMACHO, F. A.; THACKER, R. W. Amphipod herbivory on the freshwater cyanobacterium *Lyngbya wollei*: Chemical stimulants and morphological defenses. **Limnology and Oceanography**, v. 51, n. 4, p. 1870-1875. 2006.

CARPENTER, S. R.; KITCHELL, J. F. Plankton community structure and limnetic primary production. **The American Naturalist**, v. 124, n. 2, p. 159-172. 1984.

CARPENTER, S. R.; KITCHELL, J. F.; HODGSON, J. R. Cascading trophic interactions and lake productivity. **BioScience**, v. 35, n. 10, p. 634-639. 1985.

BERGQUIST, A. M.; CARPENTER, S. R. Limnetic herbivory: Effects on phytoplankton populations and primary production. **Ecology**, v. 67, n. 5, p. 1351-1360. 1986.

CARPENTER, S. R.; KITCHELL, J. F.; HODGSON, J. R.; COCHRAN, P. A.; ELSER, J. J.; ELSER, M. M.; LODGE, D. M.; KRETCHMER, D.; HE, X. Regulation of lake primary productivity by food web structure. **Ecology**, v. 68, n. 6, p. 1863-1876. 1987.

CARPENTER, S. R.; KITCHELL, J. F. Consumer control of lake productivity. **BioScience**, v. 38, n. 11, p. 764-769. 1988.

CARPENTER, S. R.; KITCHELL, J. F.; COTTINGHAM, K. L.; SCHINDLER, D. E.; CHRISTENSE, D. L.; POST, D. M.; VOICHICK, N. Chlorophyll variability, nutrient input, and grazing: Evidence from whole-lake experiments. **Ecology**, v. 77, n. 3, p. 725-735, 1996.

CARPENTER, S. R.; COLE, J. J.; KITCHELL, J. F.; PACE, M. L. Impact of dissolved organic carbon, phosphorus, and grazing on phytoplankton biomass and production in experimental lakes. **Limnology and Oceanography**, v. 43, n. 1, p. 73-80. 1998.

CARPENTER, S. R.; COLE, J. J.; HODGSON, J. R.; KITCHELL, J. F.; PACE, M. L.; BADE, D.; COTTINGHAM, K. L.; ESSINGTON, T. E.; HOUSER, J. N.; SCHINDLER, D. E. Trophic cascades, nutrients, and lake productivity: whole-lake experiments. **Ecological Monographs**, v. 71, n. 2, p. 163-186. 2001.



- CHAN, F.; PACE, M. L.; HOWARTH, R. W.; MARINO, R. M. Bloom formation in heterocystic nitrogen-fixing cyanobacteria: The dependence on colony size and zooplankton grazing. **Limnology and Oceanography**, v. 49, n. 6, p. 2171-2178. 2004.
- COTTINGHAM, K. L.; KNIGHT, S. E.; CARPENTER, S. R.; COLE, J. J.; PACE, M. L.; WAGNER, A. E. Response of phytoplankton and bacteria to nutrients and zooplankton: a mesocosm experiment. **Journal of Plankton Research**, v. 19, n. 8, p. 995-1010. 1997.
- COTTINGHAM, K. L. Nutrients and zooplankton as multiple stressors of phytoplankton communities: Evidence from size structure. **Limnology and Oceanography**, v. 44, n. 3, p. 810-827. 1999.
- COTTINGHAM, K. L.; SCHINDLER, D. E. Effects of grazer community structure on phytoplankton response to nutrient pulses. **Ecology**, v. 81, n. 1, p. 183-200. 2000.
- COTTINGHAM, K. L.; GLAHOLT, S.; BROWN, A. C. Zooplankton community structure affects how phytoplankton respond to nutrient pulses. **Ecology**, v. 85, n. 1, p. 158-171. 2004.
- CUVIN-ARALAR, M. L.; FOCKEN, U.; BECKER, K.; V. ARALAR, E. Effects of low nitrogen-phosphorus ratios in the phytoplankton community in Laguna de Bay, a shallow eutrophic lake in the Philippines. **Aquatic Ecology**, v. 38, n. 3, p. 387-401. 2004.
- CYR H.; PACE M. L. Grazing by zooplankton and its relationship to community structure. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 49, n. 7, p. 1455-1465. 1992.
- CYR, H.; CURTIS, J. M. Zooplankton community size structure and taxonomic composition affects size-selective grazing in natural communities. **Oecologia**, v. 118, n. 3, p. 306-315. 1999.
- DANIELSDOTTIR, M. G.; BRETT, M. T.; ARHONDITSIS, G. B. Phytoplankton food quality control of planktonic food web processes. **Hydrobiologia**, v. 589, n. 1, p. 29-41. 2007.
- DAVIS, J. M.; ROSEMOND, A. D.; EGGERT, S. L.; CROSS, W. F.; WALLACE, J. B. Long-term nutrient enrichment decouples predator and prey production. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 107, n. 1, p. 121-126. 2010.
- DAVIS, T. W.; KOCH, F.; MARCOVAL, M. A.; WILHELM, S. W.; GOBLER, C. J. Mesozooplankton and microzooplankton grazing during cyanobacterial blooms in the western basin of Lake Erie. **Harmful Algae**, v. 15, p. 26-35. 2012.
- DE WEVER, A.; MUYLAERT, K.; LANGLET, D.; ALLEMAN, L.; DESCY, J.; ANDRÉ, L.; COCQUYT, C.; VYVERMAN, W. Differential response of phytoplankton to additions of nitrogen, phosphorus and iron in Lake Tanganyika. **Freshwater Biology**, v. 53, n. 2, p. 264-277. 2008.
- DELAZARI-BARROSO, A.; GIAVARINI, K.; MIRANDA, O. T.; STERZA, J. M. Phytoplankton-zooplankton interactions at Duas Bocas Reservoir, Espírito Santo State, Brazil: Growth responses in the absence of grazing. **Neotropical Biology and Conservation**, v. 6, n. 1, p. 27-34. 2011.

- DILLON, P. J.; RIGLER, F. H. The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes. **Limnology and Oceanography**, v. 19, n. 5, p. 767-773. 1974.
- DOWNING, J. A.; MCCAULEY, E. The nitrogen:phosphorus relationship in lakes. **Limnology and Oceanography**, v. 37, n. 5, p. 936-945. 1992.
- DZIALOWSKI, A. R.; WANG, S.; LIM, N.; SPOTTS, W. W.; HUGGINS, D. G. Nutrient limitation of phytoplankton growth in central plains reservoirs, USA. **Journal of Plankton Research**, v. 27, n. 6, p. 587-595. 2005.
- EHRlich, P. R.; BIRCH, L. C. The balance of nature and population control. **The American Naturalist**, v. 101, n. 918, p. 97-107. 1967.
- ELSER, J. J.; ELSER, M. M.; MACKAY, N. A.; CARPENTER, S. R., Zooplankton-mediated transitions between N- and P-limited algal growth. **Limnology and Oceanography**, v. 33, n. 1, p. 1-14. 1988.
- ELSER, J. J.; MARZOLF, E. R.; GOLDMAN, C. R. Phosphorus and nitrogen limitation of phytoplankton growth in the freshwaters of North America: A review and critique of experimental enrichments. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 47, n. 7, p. 1468-1477. 1990.
- ELSER, J. J.; GOLDMAN, C. R. Zooplankton effects on phytoplankton in lakes of contrasting trophic status. **Limnology and Oceanography**, v. 36, n. 1, p. 64-90. 1991.
- ELSER, J. J.; LUBNOW, F. S.; MARZOLF, E. R.; BRETT, M. T.; DION, G.; GOLDMAN, C. R. Factors associated with interannual and intraannual variation in nutrient limitation of phytoplankton growth in Castle Lake, California. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 52, n. 1, p. 93-104. 1995.
- EPP, G. T. Grazing on filamentous cyanobacteria by *Daphnia pulicaria*. **Limnology and Oceanography**, v. 41, n. 3, p. 560-567. 1996.
- FAITHFULL, C. L.; HUSS, M.; VREDE, T.; BERGSTRÖM, A. K. Bottom-up carbon subsidies and top-down predation pressure interact to affect aquatic food web structure. **Oikos**, v. 120, n. 2, p. 311-320. 2011.
- FERNÁNDEZ-ALÁEZ, M.; FERNÁNDEZ-ALÁEZ, C.; BÉCARES, E.; VALENTÍN, M.; GOMA, J.; CASTRILLO, P. A 2-year experimental study on nutrient and predator influences on food web constituents in a shallow lake of north-west Spain. **Freshwater Biology**, v. 49, n. 12, p. 1574-1592. 2004.
- FRETWELL, S. D. The regulation of plant communities by the food chains exploiting them. **Perspectives Biology and Medicine**, v. 20, p. 169-185. 1977.
- FRETWELL, S. D. Food Chain Dynamics: The Central Theory of Ecology? **Oikos**, v. 50, n.3, pp. 291-301. 1987.

- GALLEGOS, C. L.; VANT, W. N.; SAFI, K. A. Microzooplankton grazing of phytoplankton in Manukau Harbour, New Zealand. **New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research**, v. 30, n. 4, p. 423-434. 1996.
- GARDNER, E. M.; MCKNIGHT, D. M.; LEWIS JR, W. M.; MILLER, M. P. Effects of Nutrient Enrichment on Phytoplankton in an Alpine Lake, Colorado, U.S.A. **Arctic, Antarctic, and Alpine Research**, v. 40, n. 1, p. 55-64. 2008.
- GENKAI-KATO, M. Nutritional value of algae: a critical control on the stability of *Daphnia*-algal systems. **Journal of Plankton Research**, v. 26, n. 7, p. 711-717. 2004.
- GLIWICZ, Z. M. On the different nature of top-down and bottom-up effects in pelagic food webs. **Freshwater Biology**, v. 47, n. 12, p. 2296-2312. 2002.
- GOBLER, C. J.; DAVIS, T. W.; COYNE, K. J.; BOYER, G. L. Interactive influences of nutrient loading, zooplankton grazing, and microcystin synthetase gene expression on cyanobacterial bloom dynamics in a eutrophic New York lake. **Harmful Algae**, v. 6, n. 1, p. 119-133. 2007.
- GONZÁLEZ, E. J. Nutrient enrichment and zooplankton effects on the phytoplankton community in microcosms from El Andino reservoir (Venezuela). **Hydrobiologia**, v. 434, p. 81-96. 2000.
- GRAGNANI, A.; SCHEFFER, M.; RINALDI, S. Top-down control of cyanobacteria: A theoretical analysis. **The American Naturalist**, v. 153, n. 1. 1999.
- GRIPENBERG, S.; ROSLIN, T. Up or down in space? Uniting the bottom-up versus top-down paradigm and spatial ecology. **Oikos**, v. 116, n. 2, p. 181-188. 2007.
- GUILDFORD, S. J.; HECKY, R. E. Total nitrogen, total phosphorus, and nutrient limitation in lakes and oceans: Is there a common relationship? **Limnology and Oceanography**, v. 45, n. 6, p. 1213-1223. 2000.
- GUILDFORD, S. J.; HECKY, R. E.; TAYLOR, W. D.; MUGIDDE, R.; BOOTSMA, H. A. Nutrient enrichment experiments in tropical Great Lakes Malawi/Nyasa and Victoria. **Journal of Great Lakes Research**, v. 29, n. 2, p. 89-106. 2003.
- GULATI, R. D.; VAN DONK, E. Lakes in the Netherlands, their origin, eutrophication and restoration: state-of-the-art review. **Hydrobiologia**, v. 478, p. 73-106. 2002.
- HAIRSTON, N. G.; SMITH, F. E.; SLOBODKIN, L. B. Community structure, population control, and competition. **The American Naturalist**, v. 94, n. 879, p. 421-425. 1960.
- HAMBRIGHT, K. D.; ZOHARY, T.; EASTON, J.; AZOULAY, B.; FISHBEIN, T. Effects of zooplankton grazing and nutrients on the bloom-forming, N<sub>2</sub>-fixing cyanobacterium *Aphanizomenon* in Lake Kinneret. **Journal of Plankton Research**, v. 23, n. 2, p. 165-174. 2001.
- HAMBRIGHT, K. D.; HAIRSTON, N. G. J.; SCHAFFNER, W. R.; HOWARTH, R. W. Grazer control of nitrogen fixation: phytoplankton taxonomic composition and ecosystem

functioning. **Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie**, v. 170, n. 2, p. 103-124. 2007a.

HAMBRIGHT, K. D.; HAIRSTON, N. G. J.; SCHAFFNER, W. R.; HOWARTH, R. W. Grazer control of nitrogen fixation: synergisms in the feeding ecology of two freshwater crustaceans. **Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie**, v. 170, n. 2, p. 89-101. 2007b.

HANEY, J. F. Field studies on zooplankton-cyanobacteria interactions. **New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research**, v. 21, n. 3, p. 467-475. 1987.

HANSSON, L. The role of food chain composition and nutrient availability in shaping algal biomass development. **Ecology**, v. 73, n. 1, p. 241-247. 1992.

HARPOLE, W. S.; NGAI, J. T.; CLELAND, E. E.; SEABLOOM, E. W.; BORER, E. T.; BRACKEN, M. E. S.; ELSER, J. J.; GRUNER, D. S.; HILLEBRAND, H.; SHURIN, J. B.; SMITH, J. E. Nutrient co-limitation of primary producer communities. **Ecology Letters**, v. 14, n. 9, p. 852-862. 2011.

HASSAN, F. M.; AL-SAAD, H. A.; ALKAM, F. M. Laboratory study on the effects of nutrient enrichment on a phytoplankton population in Sawa Lake, Iraq. **Um-Salama Science Journal**, v. 5, n. 2. 2008.

HAVENS, K. E.; EAST, T. L. Plankton food web responses to experimental nutrient Additions in a Subtropical Lake. **The Scientific World Journal**, v. 6, p. 827-33. 2006.

HECKY, R. E.; KILHAM, P. Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: A review of recent evidence on the effects of enrichment. **Limnology and Oceanography**, v. 33, n. 4, p. 796-822. 1988.

HIGGINS, T.; COLLERAN, E.; RAINE, R. Transition from P- to N-limited phytoplankton growth in an artificial lake on flooded cutaway peatland in Ireland. **Applied Vegetation Science**, v. 9, n. 2, p. 223-230. 2006.

HILLEBRAND, H.; GRUNER, D. S.; BORER, E. T.; BRACKEN, M. E. S.; CLELAND, E. E.; ELSER, J. J.; HARPOLE, W. S.; NGAI, J. T.; SEABLOOM, E. W.; SHURIN, J. B.; SMITH, J. E. Consumer versus resource control of producer diversity depends on ecosystem type and producer community structure. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 104, n. 26, p. 10904-10909. 2007.

HLAILI, A. S.; CHIKHAOUI, M.-A.; GRAMI, B. E.; MABROUK, H. H. Effects of N and P supply on phytoplankton in Bizerte Lagoon (western Mediterranean). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 333, n. 1, p. 79-96. 2006.

HORN, H.; HORN, W. Bottom-up or top-down – How is the autotrophic picoplankton mainly controlled? Results of long term investigations from two drinking water reservoirs of different trophic state. **Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters**. v. 38, n. 3-4, p. 302-312. 2008.

HORPPILA, J.; PELTONEN, H.; MALINEN, T.; LUOKKANEN, E.; KAIRESAALO, T. Top-down or bottom-up effects by fish: issues of concern in biomanipulation of lakes. **Restoration Ecology**, v. 6, n. 1, p. 20-28. 1998.

HUNTER, M. D.; PRICE, P. W. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. **Ecology**, v. 73, n. 3, p. 724-732. 1992.

HUNT, R. J.; MATVEEV, V. F. The effects of nutrients and zooplankton community structure on phytoplankton growth in a subtropical Australian reservoir: An enclosure study. **Limnologia**, v. 35, n. 1-2, p. 90-101. 2005.

JEPPESEN, E.; JENSEN, J. P.; JENSEN, C.; FAAFENG, B.; HESSEN, D. O.; SØNDERGAARD, M.; LAURIDSEN, T.; BRETTUM, P.; CHRISTOFFERSEN, K. The impact of nutrient state and lake depth on top-down control in the pelagic zone of lakes: a study of 466 lakes from the temperate zone to the Arctic. **Ecosystems**, v. 6, n. 4, p. 313-325. 2003.

KÂ, S.; MENDOZA-VERA, J. M.; BOUVY, M.; CHAMPALBERT, G.; N'GOM-KÂ, R.; PAGANO, M. Can tropical freshwater zooplankton graze efficiently on cyanobacteria? **Hydrobiologia**, v. 679, n. 1, p. 119-138. 2012.

KARJALAINEN, H.; SEPPÄLÄ, S.; WALLS, M. Nitrogen, phosphorus and *Daphnia* grazing in controlling phytoplankton biomass and composition – an experimental study. **Hydrobiologia**, v. 363, n. 1-3, p. 309-321. 1998.

KOSTEN, S.; HUSZAR, V. L. M.; MAZZEO, N.; SCHEFFER, M.; STERNBERG, L. S. L.; JEPPESEN, E. Lake and watershed characteristics rather than climate influence nutrient limitation in shallow lakes. **Ecological Applications**, v. 19, n. 7, p. 1791-1804. 2009.

KOZAK, A.; GOŁDYN, R. Zooplankton versus phyto- and bacterioplankton in the Maltanski Reservoir (Poland) during an extensive biomanipulation experiment. **Journal of Plankton Research**, v. 26, n. 1, p. 37-48. 2004.

LAMPERT, W. Laboratory studies on zooplankton-cyanobacteria interactions. **New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research**, v. 21, n. 3, p. 483-490. 1987.

LAGUS A.; SUOMELA J.; WEITHOFF G.; HEIKKILÄ K.; HELMINEN H.; SIPURA J. Species-specific differences in phytoplankton responses to N and P enrichments and the N:P ratio in the Archipelago Sea, northern Baltic Sea. **Journal of Plankton Research**, v. 26, n. 7, p. 779-798. 2004.

LAU, S. S. S.; LANE, S. N. Nutrient and grazing factors in relation to phytoplankton level in a eutrophic shallow lake: the effect of low macrophyte abundance. **Water Research**, v. 36, n. 14, p. 3593-3601. 2002.

LEHMAN, J. T. Release and cycling of nutrients between planktonic algae and herbivores. **Limnology and Oceanography**, v. 25, n. 4, p. 620-632. 1980.

LEROUX, S. J.; LOREAU, M. Consumer-mediated recycling and cascading trophic interactions. **Ecology**, v. 91, n. 7, p. 2162-2171. 2010.

LEWIS, W. M. J. Tropical lakes: how latitude makes a difference. **Perspectives in Tropical Limnology**, p. 43-64. 1996.

LI, Y.; WAITE, A. M.; GAL, G.; HIPSEY, M. R. An analysis of the relationship between phytoplankton internal stoichiometry and water column N:P ratios in a dynamic lake environment. **Ecological Modelling**, ARTICLE IN PRESS. 2012.

LINDÉN, E.; KUOSA, H. Effects of grazing and excretion by pelagic mysids (*Mysis* spp.) on the size structure and biomass of the phytoplankton community. **Hydrobiologia**, v. 514, n. 1-3, p.73-78. 2004.

LIU, X.; LU, X.; CHEN, Y. The effects of temperature and nutrient ratios on *Microcystis* blooms in Lake Taihu, China: An 11-year investigation. **Harmful Algae**, v. 10, n. 3, p. 337-343. 2011.

LOW, E. W.; CLEWS, E.; TODD, P. A.; TAI, Y. C.; NG, P. K. L. Top-down control of phytoplankton by zooplankton in tropical reservoirs in Singapore? **The Raffles Bulletin of Zoology**, v. 58, n. 2, p. 311-322. 2010.

LYCHE, A.; ANDERSEN, T.; CHRISTOFFERSEN, K.; HESSEN, D. O.; HANSEN, P. H. B.; KLYSNER, A. Mesocosm tracer studies. 1. Zooplankton as sources and sinks in the pelagic phosphorus cycle of a mesotrophic lake. **Limnology and Oceanography**, v. 41, n. 3, p. 460-474. 1996.

LYNCH, M.; SHAPIRO, J. Predation, enrichment, and phytoplankton community structure. **Limnology and Oceanography**, v. 26, n. 1, p. 86-102. 1981.

LV, J.; WU, H.; CHEN, M. Effects of nitrogen and phosphorus on phytoplankton composition and biomass in 15 subtropical, urban shallow lakes in Wuhan, China. **Limnologia**, v. 41, n. 1, p. 48-56. 2011.

MABERLY, S. C.; KING, L.; DENT, M. M.; JONES, R. I.; GIBSON, C. E. Nutrient limitation of phytoplankton and periphyton growth in upland lakes. **Freshwater Biology**, v. 47, n. 11, p. 2136-2152. 2002.

MALKIN, S. Y.; JOHANNSSON, O. E.; TAYLOR, W. D. Small-bodied zooplankton communities yet strong top-down effects on phytoplankton in the absence of fish. **Archiv für Hydrobiologie**, v. 165, n. 3, p. 313-338. 2006.

MAKULLA, A.; SOMMER, U. Relationships between resource ratios and phytoplankton species composition during spring in five north German lakes. **Limnology and Oceanography**, v. 38, n. 4, p. 846-856. 1993.

MATSON, P. A.; HUNTER, M. D. The relative contributions to top-down and bottom-up forces in population and community ecology. **Ecology**, v. 73, n. 3, p. 723. 1992.

- MAZUMDER, A.; MCQUEEN, D. J.; TAYLOR, W. D.; LEAN, D. R. S.; DICKMAN M. D. Micro- and mesozooplankton grazing on natural pico- and nanoplankton in contrasting plankton communities produced by planktivore manipulation and fertilization. **Archiv für Hydrobiologie**, v. 118, n. 3, p. 257-282. 1990.
- MAZUMDER, A. Phosphorus-chlorophyll relationships under contrasting zooplankton community structure: Potential mechanisms. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 51, n. 2, p. 390-400. 1994.
- MEHNER, T.; PADISAK, J.; KASPRZAK, P.; KOSCHEL, R.; KRIENITZ, L. A test of food web hypotheses by exploring time series of fish, zooplankton and phytoplankton in an oligo-mesotrophic lake. *Limnologia*, v. 38, p. 179–188. 2008.
- MEIJER, M-L.; JEPPESEN, E.; VAN DONK, E.; MOSS, B.; SCHEFFER, M.; LAMMENS, E.; VAN NES, E.; VAN BERKUM, J. A.; DE JONG, G. J.; FAAFENG, B. A.; JENSEN, J. P. Long-term responses to fish-stock reduction in small shallow lakes: interpretation of five-year results of four biomanipulation cases in The Netherlands and Denmark. **Hydrobiologia**, v. 275/276, n. 1, p. 457-466. 1994.
- MEIJER, M.; BOOIS, I.; SCHEFFER, M.; PORTIELJE, R.; HOSPER, H. Biomanipulation in shallow lakes in The Netherlands: an evaluation of 18 case studies. **Hydrobiologia**, v. 408/409, p. 13-30. 1999.
- MCQUEEN, D. J.; POST, J. R.; MILLS, E. L. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 43, n. 8, p. 1571-1581. 1986.
- MCQUEEN, D. J.; JOHANNES, M. R. S.; POST, J. R. Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic community structure. **Ecological Monographs**, v. 59, n. 3, p. 289-309. 1989.
- MCQUEEN, D. J. Freshwater food web biomanipulation: A powerful tool for water quality improvement, but maintenance is required. **Lakes & Reservoirs: Research & Management**, v. 3, n. 2, p. 83-94. 1998.
- MCCAULEY, E.; DOWNING, J. A.; WATSON, S. Sigmoid relationships between nutrients and chlorophyll among lakes. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 46, n. 7, p. 1171-1175. 1989.
- MICHAELS A. F.; KARL D. M.; CAPONE D. G. Elemental stoichiometry, new production, and nitrogen fixation. **Oceanography**, v. 14, n. 4, p. 68-77, 2001.
- MORRIS, D. P.; LEWIS Jr, W. M. Phytoplankton nutrient limitation in Colorado mountain lakes. **Freshwater Biology**, v. 20, n. 3, p. 315-327. 1988.
- MOSS, B.; MCGOWAN, S.; CARVALHO, L. Determination of phytoplankton crops by top-down and bottom-up mechanisms in a group of English lakes, the West Midland meres. **Limnology and Oceanography**, v. 39, n. 5, p. 1020-1029. 1994.

MOSS, B.; MCKEE, D.; ATKINSON, D.; COLLINGS, S. E.; EATON, J. W.; GILL, A. B.; HARVEY, I.; HATTON, K.; HEYES, T.; WILSON, D. How important is climate? Effects of warming, nutrient addition and fish on phytoplankton in shallow lake microcosms. **Journal of Applied Ecology**, v. 40, n. 5, p. 782-792. 2003.

MURDOCH, W. W. Community structure, population control, and competition-A critique. **The American Naturalist**, v. 100, n. 912, p. 219-226. 1966.

MUSTAPHA, M. K. Application of biomanipulation in reducing high algal biomass in eutrophicated shallow tropical african reservoirs. **American-Eurasian Journal of Sustainable Agriculture**, v. 3, n. 4, p. 663-666. 2009.

MUYLAERT, K.; DECLERCK, S.; WICHELEN, J. V.; DE MEESTER, L.; VYVERMAN, W. An evaluation of the role of daphnids in controlling phytoplankton biomass in clear water versus turbid shallow lakes. **Limnologica**, v. 36, p. 69-78. 2006.

NARWANI, A.; MAZUMDER, A. Community composition and consumer identity determine the effect of resource species diversity on rates of consumption. **Ecology**, v. 91, n. 12, p. 3441-3447. 2010.

NÖGES, T.; LAUGASTE, R.; NÖGES, P.; TÖNNO, I. Critical N:P ratio for cyanobacteria and N<sub>2</sub>-fixing species in the large shallow temperate lakes Peipsi and Võrtsjärv, North-East Europe. **Hydrobiologia**, v. 599, n. 1, p. 77-86. 2008.

NORTH, R. L.; GUILDFORD, S. J.; SMITH, R. E. H.; HAVENS, S. M.; TWISS, M. R. Evidence for phosphorus, nitrogen, and iron colimitation of phytoplankton communities in Lake Erie. **Limnology and Oceanography**, v. 52, n. 1, p. 315-328. 2007.

NYDICK, K. R.; LAFRANCOIS, B. M.; BARON, J. S.; JOHNSON, B. M. Nitrogen regulation of algal biomass, productivity, and composition in shallow mountain lakes, Snowy Range, Wyoming, USA. **Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences**, v. 61, n. 7, p. 1256. 2004.

OBERHAUS, L.; GÉLINAS, M.; PINEL-ALLOUL, B.; GHADOUANI, A.; HUMBERT, J. Grazing of two toxic *Planktothrix* species by *Daphnia pulicaria*: potential for bloom control and transfer of microcystins. **Journal of Plankton Research**, v. 29, n. 10, p. 827-838. 2007.

OKSANEN, L.; FRETWELL, S. D.; ARRUDA, J.; NIEMELA, P. exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. **The American Naturalist**. v. 118, n. 2, p. 240-261. 1981.

PAGANO, M. Feeding of tropical cladocerans (*Moina micrura*, *Diaphanosoma excisum*) and rotifer (*Brachionus calyciflorus*) on natural phytoplankton: effect of phytoplankton size-structure. **Journal of Plankton Research**, v. 30, n. 4, p. 401-414. 2008.

PAJDAK-STÓŚ, A.; FIALKOWSKA, E.; FYDA, J. *Phormidium autumnale* (Cyanobacteria) defense against three ciliate grazer species. **Aquatic Microbial Ecology**, v. 23, p. 237-244. 2001.



- PÉREZ-MARTÍNEZ, C.; CRUZ-PIZARRO, L. Species-specific phytoplankton responses to nutrients and zooplankton manipulations in enclosure experiments. **Freshwater Biology**, v. 33, p. 193–203. 1995.
- PINTO, P. T.; LITCHMAN, E. Eco-physiological responses of nitrogen-fixing cyanobacteria to light. **Hydrobiologia**, v. 639, p. 63-68. 2010.
- POWER, M. E. Top-Down and bottom-up forces in food webs: Do plants have primacy. **Ecology**, v. 73, n. 3, p. 733-746. 1992.
- PRÉSING, M.; V-BALOGH, K.; VÖRÖS, L.; SHAFIK, H. M. Relative nitrogen deficiency without occurrence of nitrogen fixing blue-green algae in a hypertrophic reservoir. **Hydrobiologia**, v. 342/343, p. 55-61. 1997.
- PTACNIK, R.; ANDERSEN, T.; TAMMINEN, T. Performance of the Redfield ratio and a family of nutrient limitation indicators as thresholds for phytoplankton N vs. P limitation. **Ecosystems**, v. 13, n. 8. P. 1201-1214. 2010.
- QUEIMALIÑOS, C. P.; MODENUTTI, B. E.; BALSEIRO, E. G. Phytoplankton responses to experimental enhancement of grazing pressure and nutrient recycling in a small Andean lake. **Freshwater Biology**, v. 40, n. 1, p. 41-49. 1998.
- QUIBLIER-LLOBERAS, C.; BOURDIER, G.; AMBLARD, C.; PEPIN, D. Impact of grazing on phytoplankton in Lake Pavin (France): Contribution of different zooplankton groups. **Journal of Plankton Research**, v. 18, n. 3, p. 305-322. 1996.
- REDFIELD, A. C. The biological control of chemical factors in the environment. **American Scientist**, v. 46, n. 3, p. 205-221. 1958.
- REJAS, D.; DECLERCK, S.; AUWERKERKEN, J.; TAK, P.; DE MEESTER, L. Plankton dynamics in a tropical floodplain lake: fish, nutrients, and the relative importance of bottom-up and top-down control. **Freshwater Biology**, v. 50, n. 1, p. 52-69. 2005.
- REJAS, D.; MUYLAERT, K. Bottom-up and top-down control of phytoplankton growth in an Amazonian varzea lake. **Fundamental and Applied Limnology/ Archiv für Hydrobiologie**, v. 176, n. 3, p. 225-234. 2010.
- REN, L.; RABALAIS, N. N.; TURNER, R. E.; MORRISON, W.; MENDENHALL, W. Nutrient limitation on phytoplankton growth in the upper Barataria Basin, Louisiana: Microcosm bioassays. **Estuaries and Coasts**, v. 32, n. 5, p. 958-974. 2009.
- REPKA, S. Inter- and intraspecific differences in *Daphnia* life histories in response to two food sources: the green alga *Scenedesmus* and the filamentous cyanobacterium *Oscillatoria*. **Journal of Plankton Research**, v.18, n.7, p.1213-1223. 1996.
- REYNOLDS, C. S. Variability in the provision and function of mucilage in phytoplankton: facultative responses to the environment. **Hydrobiologia**, v. 578, n. 1, p. 37-45. 2007.

- RICHARD, J. H.; MATVEEV, V. F. The effects of nutrients and zooplankton community structure on phytoplankton growth in a subtropical Australian reservoir: An enclosure study. **Limnologica**, v. 35, p. 90-101. 2005.
- ROTHHAUPT, K. O. Grazing and nutrient influences of *Daphnia* and *Eudiaptomus* on phytoplankton in laboratory microcosms. **Journal of Plankton Research**, v.19, n. 1, p. 125-139. 1997.
- SARNELLE, O. Nutrient enrichment and grazer effects on phytoplankton in lakes. **Ecology**, v. 73, n. 2, p. 551-560. 1992a.
- SARNELLE, O. Contrasting effects of *Daphnia* on ratios of nitrogen to phosphorus in a eutrophic, hard-water lake. **Limnology and Oceanography**, v. 37, n. 7, p. 1527-1542. 1992b.
- SAUNDERS, P. A.; SHAW, W. H.; BUKAVECKAS, P. A. Differences in nutrient limitation and grazer suppression of phytoplankton in seepage and drainage lakes of the Adirondack region, NY, U.S.A. **Freshwater Biology**, v. 43, n. 3, 391-407. 2000.
- SCHINDLER, D. W. Carbon, nitrogen, and phosphorus and the eutrophication of freshwater lakes. **Journal of Phycology**, v. 7, n. 4, p. 321-329. 1971.
- SCHINDLER, D. W. Eutrophication and recovery in experimental lakes: Implications for lake management. **Science**, v. 184, n. 4139, p. 897-899. 1974.
- SCHINDLER, D. W. Evolution of phosphorus limitation in lakes: natural mechanisms compensate for deficiencies of nitrogen and carbon in eutrophied lakes. **Science**, v. 195, p. 260-262. 1977.
- SCOTT, J. T.; MCCARTHY, M. J. Nitrogen fixation may not balance the nitrogen pool in lakes over timescales relevant to eutrophication management. **Limnology and Oceanography**, v. 55, n. 3, p. 1265-1270. 2010.
- SETARO, F. V.; MELACK, J. M. Responses of phytoplankton to experimental nutrient enrichment in an Amazon floodplain lake. **Limnology and Oceanography**, v. 29, n. 5, p. 972-984. 1984.
- SEVERIANO, J. S.; MOURA, A. N.; MELO-MAGALHÃES, E. M.; ALMEIDA, V. L. S. Study about top-down and bottom-up controls in regulating the phytoplankton biomass in a eutrophic reservoir in Northeastern Brazil. **Journal of Water Resource and Protection**, v. 4, p. 616-621. 2012.
- SHAPIRO, J; WRIGHT, D. I. Lake restoration by biomanipulation: Round lake, Minnesota, the first two years. **Freshwater Biology**, v. 14, n. 4, p. 371-383. 1984.
- SHURIN, J. B.; BORER, E. T.; SEABLOOM, E. W.; ANDERSON, K.; BLANCHETTE, C. A.; BROITMAN, B.; COOPER, S. D.; HALPERN, B. S. A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. **Ecology Letters**, v. 5, p. 785-791. 2002.
- SINISTRO, R. Top-down and bottom-up regulation of planktonic communities in a warm temperate wetland. **Journal of Plankton Research**, v. 32, n. 2, p. 209-220. 2009.

- SMITH, V. H. The nitrogen and phosphorus dependence of algal biomass in lakes: An empirical and theoretical analysis. **Limnology and Oceanography**, v. 27, n. 6, p. 1101-1112. 1982.
- SMITH, V. H. Low nitrogen to phosphorus ratios favor dominance by blue-green algae in lake phytoplankton. **Science**, v. 221, n. 4611, pp. 669-671. 1983.
- SMITH, K. F.; LESTER, P. J. Cyanobacterial blooms appear to be driven by top-down rather than bottom-up effects in the Lower Karori Reservoir (Wellington, New Zealand). **New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research**, v. 40, p. 53-63. 2006.
- SOARES, M. C. S.; LÜRLING, M.; HUSZAR, V. L. M. Responses of the rotifer *Brachionus calyciflorus* to two tropical toxic cyanobacteria (*Cylindrospermopsis raciborskii* and *Microcystis aeruginosa*) in pure and mixed diets with green algae. **Journal of Plankton Research**, v. 32, n. 7, p. 999-1008. 2010.
- SOMMER, U. Phytoplankton succession in microcosm experiments under simultaneous grazing pressure and resource limitation. **Limnology and Oceanography**, v.33, n. 5, p. 1037-1054. 1988.
- SOMMER, U.; SOMMER, F.; SANTER, B.; JAMIESON, C.; BOERSMA, M.; BECKER, C.; HANSEN, T. Complementary impact of copepods and cladocerans on phytoplankton. **Ecology Letters**, n. 4, p. 545-550. 2001.
- SOMMER, U.; SOMMER, F. Cladocerans versus copepods: the cause of contrasting top-down controls on freshwater and marine phytoplankton. **Oecologia**, v. 147, n. 2, p. 183-194. 2006.
- STEINHART, G. S.; LIKENS G. E.; SOTO D. Nutrient limitation in Lago Chaiquenes (Parque Nacional Alerce Andino, Chile): Evidence from nutrient enrichment experiments and physiological assays. **Revista Chilena de Historia Natural**, v. 72, n. 4, p. 559-568. 1999.
- STERNER, R. W. Herbivores' direct and indirect effects on algal populations. **Science**, v. 231, n. 4738, p. 605-607. 1986.
- STEINER, C. F. The effects of prey heterogeneity and consumer identity on the limitation of trophic-level biomass. **Ecology**, v. 82, n. 9, p. 2495-2506. 2001.
- STEPHEN, D.; MOSS, B.; PHILLIPS, G. The relative importance of top-down and bottom-up control of phytoplankton in a shallow macrophyte-dominated lake. **Freshwater Biology**, v. 39, n. 4, p. 699-713. 1998.
- STEPHEN, D.; BALAYLA, D. M.; COLLINGS, S. E.; MOSS, B. Two mesocosm experiments investigating the control of summer phytoplankton growth in a small shallow lake. **Freshwater Biology**, v. 49, n. 12, p. 1551-1564. 2004.
- STERNER, R. W. The ratio of nitrogen to phosphorus resupplied by herbivores: zooplankton and the algal competitive arena. **The American Naturalist**, v. 136, n. 2, p. 209-229. 1990.

STERNER, R. W.; ELSER, J. J. **Ecological stoichiometry: Biology of elements from molecules to the biosphere**. Princeton: Princeton University Press, 2002, 584 p.

STERNER, R. W.; SMUTKA, T. M.; MCKAY, R. M. L.; XIAOMING, Q.; BROWN, E. T.; SHERRELL, R. M. Phosphorus and trace metal limitation of algae and bacteria in Lake Superior. **Limnology and Oceanography**, v. 49, n. 2, p. 495-507. 2004.

SYMONS, C. C.; ARNOTT, S. E.; SWEETMAN, J. N. Nutrient limitation of phytoplankton communities in Subarctic lakes and ponds in Wapusk National Park, Canada. **Polar Biology**, v. 35, n. 4, p. 481-489. 2012.

TENDAUPENYU, P. Nutrient limitation of phytoplankton in five impoundments on the Manyame River, Zimbabwe. **Water SA**, v. 38, n. 1. 2012.

TESSIER, A. J.; WOODRUFF, P. Cryptic trophic cascade along a gradient of lake size. **Ecology**, v. 83, n. 5, p. 1263-1270. 2002.

TILMAN, D.; KILHAM, S. S.; KILHAM, P. Phytoplankton community ecology: The role of limiting nutrients. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 13, p. 349-72. 1982.

TILMAN, D.; KIESLING, R.; STERNER, R.; KILHAM, S. S.; JOHNSON, F. A. Green, bluegreen and diatom algae: Taxonomic differences in competitive ability for phosphorus, silicon and nitrogen. **Fundamental and Applied Limnology/ Archiv für Hydrobiologie**, v. 106, n. 4, p. 211-223. 1986.

TILLMANN, A. R.; WILSON, A. E.; PICK, F. R.; SARNELLE, O. meta-analysis of cyanobacterial effects on zooplankton population growth rate: species-specific responses. **Fundamental and Applied Limnology/ Archiv für Hydrobiologie**, v. 171/4, p. 285-295. 2008.

TWISS, M. R.; AUCLAIR, J.; CHARLTON, M. N. An investigation into iron-stimulated phytoplankton productivity in epipelagic Lake Erie during thermal stratification using trace metal clean techniques. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 57, n. 1, p. 86-95. 2000.

VAN DE BUND, W. J.; ROMO, S.; VILLENA, M. J.; VALENTÍN, M.; VAN DONK, E.; VICENTE, E.; VAKKILAINEN, K.; SVENSSON, M.; STEPHEN, D.; STÅHL-DELBANCO, A.; RUEDA, J.; MOSS, B.; MIRACLE, M. R.; KAIRESAALO, T.; HANSSON, L.-A.; HIETALA, J.; GYLLSTRÖM, M.; GOMA, J.; GARCÍA, P.; FERNÁNDEZ-ALÁEZ, M.; FERNÁNDEZ-ALÁEZ, C.; FERRIOL, C.; COLLINGS, S. E.; BÉCARES, E.; BALAYLA, D. M.; ALFONSO, T. Responses of phytoplankton to fish predation and nutrient loading in shallow lakes: a pan-European mesocosm experiment. **Freshwater Biology**, v. 49, n. 12, p. 1608-1618. 2004.

VANNI, M. J.; TEMTE, J. Seasonal patterns of grazing and nutrient limitation of phytoplankton in a eutrophic lake. **Limnology and Oceanography**, v. 35, n. 3, p. 697-709. 1990.

VIJVERBERG, J.; BOERSMA, M. Long-term dynamics of small-bodied and large-bodied cladocerans during the eutrophication of a shallow reservoir, with special attention for *Chydorus sphaericus*. **Hydrobiologia**, v. 360, n. 1-3, p. 233-242. 1997.

VREDE, T.; VREDE, K. Contrasting 'top-down' effects of crustacean zooplankton grazing on bacteria and phytoflagellates. **Aquatic Ecology**, v. 39, n. 3, p. 283-293. 2005.

VREDE, T.; BALLANTYNE, A.; MILLE-LINDBLOM, C.; ALGESTEN, G.; GUDASZ, C.; LINDAHL, S.; BRUNBERG, A. K. Effects of N : P loading ratios on phytoplankton community composition, primary production and N fixation in a eutrophic lake. **Freshwater Biology**, v. 54, n. 2, p. 331-344. 2009.

WEITHOFF, G.; WALZ, N. Problems in estimating phytoplankton nitrogen limitation in Shallow Eutrophic Lakes. **Hydrobiologia**, v. 408/409, p. 367-373. 1999.

WHITE, E.; PAYNE, G. W. Chlorophyll production, in response to nutrient additions, by the algae in Lake Rotorua water. **New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research**, v. 12, n. 2, p. 131-138. 1978.

WIEGERT, R. G.; OWEN, D. F. Trophic structure, available resources and population density in terrestrial vs. aquatic ecosystems. **Journal of Theoretical Biology**. v.30, n. 1, p. 69-81. 1971.

WURTSBAUGH, W. A.; VINCENT, W. F.; ALFARO TAPIA, R.; VINCENT, C. L.; RICHERSON, P. J. Nutrient limitation of algal growth and nitrogen fixation in a tropical alpine lake, Lake Titicaca (Peru/Bolivia). **Freshwater Biology**, v. 15, n. 2, p. 185-195. 1985.

XIE, L.; XIE, P.; LI, S.; TANG, H.; LIU, H. The low TN:TP ratio, a cause or a result of *Microcystis* blooms? **Water Research**, v. 37, n. 9, p. 2073-2080. 2003.

XU, H.; PAERL, H. W.; QIN, B.; ZHU, G.; GAO, G. Nitrogen and phosphorus inputs control phytoplankton growth in eutrophic Lake Taihu, China. **Limnology and Oceanography**, v. 55, n. 1, p. 420-432. 2010.

YANG, Z.; KONG, F. Formation of large colonies: a defense mechanism of *Microcystis aeruginosa* under continuous grazing pressure by flagellate *Ochromonas* sp. **Journal of Limnology**, v. 71, n. 1, p. 61-66. 2012.

ZHU, W.; WAN, L.; ZHAO, L. Effect of nutrient level on phytoplankton community structure in different water bodies. **Journal of Environmental Sciences**, v. 22, n. 1, p. 32-39. 2010.

**Manuscrito**

**O papel dos nutrientes e da herbivoria no controle do fitoplâncton: uma  
análise experimental**

A ser encaminhado para publicação na revista **Freshwater Biology**.

## **O papel dos nutrientes e da herbivoria no controle do fitoplâncton: uma análise experimental**

**Juliana dos Santos Severiano<sup>1</sup>, Ariadne do Nascimento Moura<sup>1\*</sup>, Enaide Marinho de Melo Magalhães<sup>2</sup> e Viviane Lúcia dos Santos Almeida<sup>3</sup>**

<sup>1</sup>Departamento de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Botânica, Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), Av. Dom Manoel de Medeiros, s/n, Dois Irmãos, 52171-900 Recife, PE, Brasil.

<sup>2</sup>Laboratórios Integrados de Ciências do Mar e Naturais (LABMAR) do Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde- ICBS/UFAL, Rua Aristeu de Andrade, 452, Farol, 57051-090, Maceió, AL, Brasil.

<sup>3</sup>Universidade de Pernambuco (UPE), Campus Mata Norte. Rua Amaro Maltez, 201, Centro, Nazaré da Mata, 55800-000, Recife, PE, Brasil.

**\*Autor para correspondência:** Ariadne do Nascimento Moura (ariadne@db.ufrpe.br; ariadne\_moura@hotmail.com)

**Título abreviado:** Papel dos nutrientes e da herbivoria no controle do fitoplâncton

**Palavras-chave:** Fitoplâncton, Fósforo, Nitrogênio, Predação, Zooplâncton

## Resumo

Experimentos foram realizados para estudar os efeitos da variação na concentração dos nutrientes (razão N:P) e da herbivoria exercida pelo zooplâncton sobre a composição taxonômica e biomassa do fitoplâncton, dando ênfase na resposta espécie-específica do fitoplâncton aos efeitos desses fatores. Sub-amostras de 700 mL da água de um ambiente eutrófico (Reservatório de Apipucos, Brasil) foram colocadas em Erlenmeyers de 1 L e mantidos em laboratório, durante 7 dias. Três experimentos foram conduzidos separadamente, sendo utilizados para cada um destes, tratamentos que incluíam a adição de nutrientes de forma a manter diferentes razões DIN:PT (razão N:P 16, 60 e 5), com presença e ausência do zooplâncton. A fonte de nitrogênio utilizada foi o  $\text{NaNO}_3$  e a de fósforo o  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ . O zooplâncton adicionado foi obtido da água do reservatório. A comunidade fitoplanctônica, em termos de biomassa total, não foi afetada quando mantida sob as diferentes razões nitrogênio e fósforo, enquanto a herbivoria provocou redução significativa. A composição da comunidade foi alterada, com a resposta aos efeitos desses fatores sendo espécie-específica. A diatomácea *Cyclotella meneghiniana* Kützing foi dominante nos tratamentos e foi a principal espécie predada pelo zooplâncton. Na ausência dos organismos zooplanctônicos, esta espécie apresentou crescimento exponencial em todos os experimentos, principalmente, na razão N:P 60. A razão N:P ótima para o crescimento das clorofíceas variou de 5:1 a 60:1, com espécies apresentando mais de uma razão ótima para crescer. *Desmodesmus protuberans* (Fritsch e Rich) E.Hegewald, *D. quadricauda* (Turpin) Hegewald e *Pediastrum duplex* Meyen não tiveram o crescimento negativamente afetado pelo zooplâncton, enquanto *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya & Subba Raju, mostrou ter crescimento estimulado pela presença do zooplâncton. Estes resultados mostram a importância tanto dos nutrientes quanto da herbivoria na regulação da composição e biomassa do fitoplâncton e reforçam a necessidade da avaliação da resposta do fitoplâncton a nível específico para uma melhor compreensão da importância e magnitude desses fatores.



## 1. INTRODUÇÃO

O papel dos nutrientes e da herbivoria no controle dos produtores primários tem gerado discussões na literatura ecológica (Murdoch, 1966; Ehrlich & Birch, 1967; Hunter & Price, 1992; Power, 1992; Gliwicz, 2002; Borer *et al.*, 2006). De acordo com a teoria dos controles *bottom-up* e *top-down*, os nutrientes (controle *bottom-up*) são os fatores mais expressivos na regulação da estrutura e dinâmica do fitoplâncton ( Hairston, Smith & Slobodkin, 1960; Tilman, Kilham & Kilham, 1982). No entanto, estudos mostraram que o fitoplâncton pode ser fortemente regulado pelo zooplâncton (controle *top-down*) (Carpenter; Kitchell & Hodgson, 1985; Bergquist & Carpenter, 1986; Carpenter *et al.*, 1987; Elser & Goldman, 1991; Muylaert *et al.*, 2006).

A regulação exercida pelos nutrientes é muito discutida quanto à identificação dos elementos limitantes para o crescimento do fitoplâncton em um corpo d'água em particular. Neste aspecto, um método frequentemente utilizado é o da razão nitrogênio e fósforo (razão N:P), que consiste em comparar a razão N:P medidas *in situ* com critérios pré-estabelecidos baseados na razão molar C:N:P (106:16:1) de Redfield (Redfield, 1958). Assume-se que desvios nesta razão podem indicar qual nutriente é limitante (Lagus *et al.*, 2004).

No entanto, a razão de Redfield é apenas uma média da razão ótima para a comunidade fitoplactônica como um todo e as espécies algais podem diferir na cinética de absorção, na assimilação, na capacidade de estocar nutrientes e nos diferentes requerimentos para a sua composição celular (Hecky & Kilham, 1988; Michaels, Karl & Capone, 2001; Sterner & Elser, 2002; Lagus *et al.*, 2004).

Estudos preveem que alterações na razão de dois nutrientes essenciais podem causar mudanças na estrutura do fitoplâncton, devido ao aumento da competição entre espécies que apresentam a mesma razão nutricional ótima para o crescimento (Rhee & Gotham, 1980; Cuvín-Aralar *et al.*, 2004). Assim, a razão N:P ótima específica para cada espécie pode servir como base para determinar a coexistência ou exclusão de duas espécies ou mais pelo mesmo recurso limitante.

O zooplâncton também desempenha papel fundamental na regulação da comunidade fitoplanctônica, particularmente através da herbivoria. Apesar de, geralmente, provocar diminuição da biomassa do fitoplâncton, a herbivoria pode causar efeitos positivos, uma vez que pode estimular o crescimento de algas “não comestíveis” que terão maior vantagem competitiva por nutrientes quando a biomassa das algas comestíveis diminuir (Queimaliños, 1998).

Vários fatores podem afetar a habilidade do zooplâncton em controlar a biomassa fitoplanctônica, tais como: composição taxonômica e biomassa do zooplâncton (Bergquist, Carpenter & Latino, 1985), tamanho corporal do zooplâncton e tamanho celular do organismo fitoplanctônico (Chan *et al.*, 2004; Allende & Pizarro, 2006), seletividade e eficiência do zooplâncton (Agasild *et al.*, 2007), resistência do fitoplâncton (Agrawal, 1998), relação entre as necessidades nutricionais do zooplâncton e qualidade nutricional do organismo fitoplanctônico (Danielsdottir, Brett & Arhonditsis, 2007).

Trabalhos experimentais realizados em lagos dominados por cianobactérias mostram pouco ou nenhum impacto da predação sobre a biomassa fitoplanctônica, isto porque muitas espécies de cianobactérias formam filamentos ou colônias que desenvolvem uma bainha mucilaginosa, dificultando o processo de filtração. Além disso, elas são consideradas de baixo valor nutricional para o zooplâncton em razão da sua composição química (Arnold, 1971; Gragnani, Scheffer & Rinaldi, 1999; Brett, Muller-Navarra & Park, 2000; Pajdak-Stós, Fialkowska & Fyda, 2001).

Os efeitos dos nutrientes e do zooplâncton sobre a comunidade fitoplanctônica são avaliados com base na biomassa desta comunidade e, na maioria das vezes, são estimados através da concentração da clorofila *a* (Carpenter *et al.*, 1996 e 1998; Cottingham *et al.*, 1997; Saunders, Shaw & Bukaveckas, 2000; Camacho *et al.*, 2003; Stephen *et al.*, 2004; Severiano *et al.*, 2012), sendo poucos os estudos que focam a composição e abundância desses organismos (Pérez-Martínez & Cruz-Pizarro, 1995; Nydick *et al.*, 2004; Burger *et al.*, 2007; Gardner *et al.*, 2008).

No presente estudo, foram realizados experimentos em laboratório com o objetivo de avaliar o papel dos nutrientes e da herbivoria exercida pelo zooplâncton na regulação da comunidade fitoplanctônica, dando ênfase na resposta espécie-específica aos efeitos desses fatores. A composição e a biomassa fitoplanctônica foram analisadas para avaliar (i) se a resposta do fitoplâncton a variações no nutriente limitante (razão N:P) pode ser explicada pelas estratégias nutricionais diferenciadas das espécies, baseado em informações disponíveis na literatura; (ii) se o zooplâncton é um importante mecanismo de regulação da composição e biomassa fitoplanctônica; e (iii) se o zooplâncton pode influenciar na resposta do fitoplâncton às variações na concentração do nutriente limitante.

## 2. MÉTODOS

Amostras da água para os experimentos foram coletadas no reservatório de Apipucos (8°01'14"S e 34°56'00"W), localizado no município de Recife, estado de Pernambuco,

Brasil. É um reservatório eutrófico que possui área total de 2.9 km<sup>2</sup>, volume de 556 m<sup>3</sup> e profundidade média de 2.5 m (Neumann-Leitão *et al.*, 1989; Almeida, Melão & Moura, 2012).

As coletas foram realizadas no mesmo dia do início de cada experimento: 10 e 30 de janeiro e 27 de fevereiro de 2012. Amostras da água foram coletadas na camada superficial em um único ponto do reservatório, com o auxílio de uma garrafa *van Dorn*. Parte dessa água foi filtrada através de uma rede de plâncton com abertura de malha de 68 µm, para remover grande parte dos organismos zooplancônicos que pudessem interferir no desenho experimental, armazenada em recipiente plástico e conduzida ao laboratório para ser utilizada nos experimentos. O restante da água foi destinada às análises da comunidade fitoplanctônica e nutrientes.

Para o estudo do fitoplâncton, a água foi acondicionada em frascos plásticos âmbar de 150 mL e preservada com Lugol acético a 1%. Os organismos foram observados em microscópio óptico (Zeiss/Axioskop) e identificados até o menor nível taxonômico possível, utilizando bibliografia especializada, tais como Prescott & Vinyard (1982), Komárek & Fott (1983), Komárek & Anagnostidis (1989; 1999; 2005), Popovský & Pfiester (1990), Krammer & Lange-Bertalot (1991a, b), Komárek & Cronberg (2001) e John *et al.* (2002).

A biomassa fitoplanctônica (mg. L<sup>-1</sup>) foi estimada através dos dados de densidade (ind. L<sup>-1</sup>) e do biovolume celular médio (µm<sup>3</sup>) de cada espécie. A densidade foi determinada utilizando-se o método de Utermöhl (1958), sendo a contagem dos organismos realizada sob microscópio invertido Zeiss modelo Axiovert 135M. O biovolume foi estimado seguindo a metodologia descrita por Hillebrand *et al.* (1999) e Sun & Liu (2003).

As amostras destinadas à análise de nutrientes foram transportadas ao laboratório sob refrigeração, onde permaneceram congeladas até o momento das análises. Foram determinadas as concentrações de nitrato (N-NO<sub>3</sub>) e nitrito (N-NO<sub>2</sub>; Mackereth *et al.*, 1978), nitrogênio amoniacal (N-NH<sub>3</sub> + N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup>; Koroleff, 1976), fósforo total (PT; Strickland & Parsons, 1965) e nitrogênio inorgânico dissolvido (DIN; considerado como a soma das concentrações de nitrato, nitrito e nitrogênio amoniacal). A razão DIN:PT também foi determinada.

Coleta de amostras para o estudo da comunidade zooplancônica foram realizadas utilizando rede de plâncton com abertura de malha de 68 µm. Cerca de 30 litros de água foram filtrados, acondicionados em frascos plásticos com capacidade de 150 mL e preservadas com formol a 4%, após os organismos terem sido narcotizados com água gaseificada, de acordo com Pinto-Coelho (2004).

Para identificação e contagem (ind. L<sup>-1</sup>) dos organismos zooplancônicos, sub-amostras foram analisadas em microscópio óptico em câmara de Sedgwick-Rafter com capacidade de 1 mL. A identificação foi realizada com o uso de bibliografia específica para cada grupo, tais como Mizuno (1968), Koste (1978), Reid (1985), Montú & Goeden (1986) e Elmoor-Loureiro (1997).

## 2.1. Desenho experimental

Sub-amostras de 700 mL da água do ambiente foram acondicionadas em Erlenmeyers de um litro e mantidas em laboratório, durante sete dias, sob condições de temperatura de  $25 \pm 1$  °C, luz artificial ( $80 \pm 2$   $\mu\text{mol photons. m}^{-2}. \text{s}^{-1}$ ), fotoperíodo de 12:12 (claro-escuro) e aeração constante.

Foram realizados três experimentos separadamente (Experimentos I, II e III), sendo mantidos para cada um destes experimentos quatro tratamentos, sempre em tréplica. No experimento I, os tratamentos incluíram um controle, sem adição de nutrientes e sem a presença do zooplâncton; dois tratamentos com adição de nitrogênio ( $4019.54 \mu\text{g L}^{-1}$ ) e fósforo ( $186 \mu\text{g L}^{-1}$ ) mantendo a razão DIN:PT de 16:1, com e sem a presença do zooplâncton, denominados tratamentos N:P 16+Z e N:P 16-Z, respectivamente; e um último tratamento sem adição de nutrientes, com a presença apenas do zooplâncton (tratamento Z).

Nos experimentos II e III, os tratamentos controle e Z do experimento I foram mantidos. Os outros dois tratamentos incluíram, no experimento II, a adição apenas de nitrogênio ( $15127.14 \mu\text{g L}^{-1}$ ) mantendo a razão DIN:PT de 60:1, com e sem a presença do zooplâncton, tratamentos N:P 60+Z e N:P 60-Z, respectivamente. No experimento III, nos dois tratamentos foram realizadas adições apenas de fósforo ( $186 \mu\text{g L}^{-1}$ ) mantendo a razão DIN:PT de 5:1, com e sem a presença do zooplâncton, denominados tratamentos N:P 5+Z e N:P 5-Z, respectivamente.

Para os tratamentos com adição de nutrientes, a fonte de nitrogênio utilizada foi o  $\text{NaNO}_3$  e a de fósforo o  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ . Os nutrientes foram adicionados apenas no primeiro dia dos experimentos e as concentrações adicionadas foram estimadas com base nas concentrações existentes no reservatório, determinadas em coletas prévias, de forma a se atingir as seguintes razões nitrogênio e fósforo: 16:1, considerando as concentrações ideais para a absorção do fitoplâncton, de acordo com a razão molar proposta por Redfield (Reynolds, 2006); 60:1 para potencial limitação por fósforo e 5:1 para potencial limitação por nitrogênio, de acordo com Kosten *et al.* (2009).

O zooplâncton adicionado nos tratamentos foi obtido da água do reservatório. Foram filtrados, aproximadamente, 12 L de água através de uma rede de plâncton com abertura de malha de 68  $\mu\text{m}$ . O filtrado (volume final de 60 mL) foi acondicionado em frascos plásticos sem tampa e conduzido ao laboratório. Em cada tratamento com presença do zooplâncton foram adicionadas sub-amostras de 10 mL do filtrado. Estima-se que a densidade zooplânctônica média em cada réplica no início dos experimentos foi de  $56 \pm 15 \text{ ind. L}^{-1}$ .

As coletas das amostras para o estudo da composição e biomassa do fitoplâncton nos diferentes tratamentos foram realizadas no 1º, 3º, 5º e 7º dias dos experimentos, sendo retiradas sub-amostras de 10 mL e preservadas com Lugol acético a 1%. As concentrações de nitrato, nitrito, nitrogênio amoniacal, fósforo total, DIN e razão DIN:PT foram determinadas no início (1º dia) e no final do período de incubação (7º dia).

Nos tratamentos com presença do zooplâncton, foi realizado o estudo qualitativo destes organismos, apenas ao final do período de incubação, devido ao grande volume de água necessária para a análise. A água contida nos Erlenmeyers foi filtrada através de uma rede de plâncton com abertura de malha de 68  $\mu\text{m}$ , acondicionada em frascos plásticos com capacidade de 50 mL e preservada com formol a 4%.

## **2.2. Análise estatística**

Os efeitos da adição de nutrientes, zooplâncton e interação entre esses fatores sobre a biomassa fitoplanctônica (biomassa total, por classes e das espécies mais importantes quantitativamente durante os experimentos) foram testados usando a ANOVA fatorial de medidas repetidas, com nível de significância  $p < 0,05$ . As análises estatísticas foram realizadas utilizando o programa BioEstat versão 5.0.

## **3. RESULTADOS**

### **3.1. Concentração de nutrientes, fitoplâncton e zooplâncton do reservatório de Apipucos**

Foi registrado no reservatório de Apipucos alta concentração de nitrogênio amoniacal, com média de  $1.82 \pm 308.43 \mu\text{g L}^{-1}$ . As concentrações de nitrato e nitrito foram de  $305.01 \pm 15.99$  e  $106.53 \pm 2.85 \mu\text{g L}^{-1}$ , respectivamente, enquanto a concentração de fósforo total foi de  $473.22 \pm 34.1 \mu\text{g L}^{-1}$ . A razão DIN:PT foi baixa, com média de  $4.71 \pm 0.16$ .

A comunidade fitoplanctônica esteve composta por 53 espécies, distribuídas em seis classes: Chlorophyceae (64.15%), Cyanophyceae (15.09%), Cryptophyceae (7.55%),

Euglenophyceae (5.66%), Bacillariophyceae (5.66%) e Dinophyceae (1.89%) (Tabela 1). *Cyclotella meneghiniana*, *Desmodesmus quadricauda* e *Pediastrum duplex* foram dominantes durante os três períodos amostrados (Tabela 1).

Dezoito espécies zooplanctônicas foram identificadas, sendo treze pertencentes aos Rotifera (Tabela 2). Este grupo também foi o mais importante em termos quantitativos, com dominância de *Asplanchna priodonta*, *Brachionus falcatus* e *Conochilus dossuarius*. Os copépodos foram o segundo grupo mais importante, com maior importância quantitativa de *Thermocyclops decipiens*, tanto na forma adulta quanto juvenil.

### 3.2. Experimentos

No início dos experimentos (1º dia), a comunidade fitoplanctônica em todos os tratamentos dos três experimentos foi similar (Figura 1; a, b e c), com dominância das diatomáceas, especialmente *Cyclotella meneghiniana*, que representou aproximadamente 50% da biomassa fitoplactônica total, e clorofíceas, com maior importância quantitativa de *Desmodesmus protuberans*, *D. quadricauda*, *Pediastrum duplex* e *Scenedesmus acuminatus*.

Durantes o período de incubação, mais duas espécies se destacaram em termos quantitativos: as cianobactérias *Cylindrospermopsis raciborskii* e *Merismospedia tenuissima*.

#### 3.2.1. Experimento I

A adição de nutrientes na razão N:P 16 não apresentou efeitos significativos sobre a biomassa fitoplanctônica total, por classe e por espécie (Figura 1 a e 2; Tabela 3 e 4). Em contrapartida, nos tratamentos com adição do zooplâncton, tratamentos N:P 16+Z e Z, foi observado redução significativa da biomassa total (Figura 1 a; Tabela 3); da biomassa das diatomáceas (Figura 1 a; Tabela 3); e da biomassa de *Cyclotella meneghiniana* e *Scenedesmus acuminatus* (Figura 2 a e g ; Tabela 4). Os dinoflagelados também reduziram significativamente a biomassa, no entanto, apenas na interação nutrientes-zooplâncton (tratamento N:P 16+Z) (Figura 1 a; Tabela 3).

As cianobactérias responderam a adição do zooplâncton, aumentando significativamente a biomassa (Figura 1 a; Tabela 3). Esse aumento deveu-se, principalmente, ao significativo incremento da biomassa de *Cylindrospermopsis raciborskii* ao longo do período de incubação (Figura 2 a; Tabela 4).

#### 3.2.2. Experimento II

A adição de nutrientes na razão N:P 60 não apresentou efeitos sobre a biomassa fitoplanctônica total, mas aumentou significativamente a biomassa das diatomáceas e de *Merismopedia tenuissima*, *Cyclotella meneghiniana* e *Desmodesmus quadricauda* (Figura 1 b e 2 a, b e e; Tabela 3 e 4).

Nos tratamentos com adição do zooplâncton, tratamentos N:P 60+Z e Z, foi observada a redução significativa da biomassa fitoplanctônica total (Figura 1 b; Tabela 1); da biomassa das diatomáceas e clorofíceas (Figura 1 b; Tabela 3); e da biomassa de *Merismospedia tenuissima* e *Cyclotella meneghiniana* (Figura 2 b e c; Tabela 4). Também foi observada redução significativa das clorofíceas *Scenedesmus acuminatus* e *Pediastrum duplex* devido aos efeitos do zooplâncton, isolado e interagindo com nutrientes, respectivamente (Figura 2 f e g; Tabela 4). As euglenofíceas reduziram a biomassa significativamente, na interação nutrientes-zooplâncton (Figura 1 b; Tabela 3).

A biomassa de *Desmodesmus quadricauda* aumenta significativamente como resposta aos efeitos do zooplâncton, isolado e interagindo com nutrientes (Figura 2e; Tabela 2). A mesma resposta foi observada para as cianobactérias, em nível de grupo, e para *Cylindrospermopsis raciborskii* (Figura 1 b e 2 a; Tabela 3 e 4).

### 3.2.3. Experimento III

A adição de nutrientes na razão N:P 5 não apresentou efeitos significativos sobre a biomassa fitoplanctônica total, mas aumentou significativamente a biomassa das cianobactérias e dinoflagelados e das espécies *Desmodemus protuberans* e *D. quadricauda* (Figura 1 e 2 d e e; Tabela 3 e 4). Os efeitos dos nutrientes também foram significativos para as clorofíceas, no entanto provocando redução da biomassa.

Nos tratamentos com adição do zooplâncton, foi observada redução significativada biomassa total e das biomassas das diatomáceas, clorofíceas e dinoflagelados (Figura 1 c; Tabela 3). O efeito do zooplâncton, isolado e combinado com nutrientes, reduziu significativamente a biomassa de *Cyclotella meneghiniana* e *Scenedesmus acuminatus* (Figura 2 c e g; Tabela 4). Enquanto as clorofíceas *Desmodesmus quadricauda* e *Pediastrum duplex* reduziram a biomassa na interação nutrientes-zooplâncton (Figura 2 e e f; Tabela 4).

As cianobactérias responderam aos efeitos do zooplâncton, isolado e interagindo com nutrientes, aumentando a biomassa (Figura 2 c; Tabela 3). Dentre as cianobactérias, foi observado que *Cylindrospermopsis raciborskii* e *Merismospedia tenuissima* reponderam significativamente a adição do zooplâncton, aumento e reduzindo a biomassa, respectivamente (Figura 2 b e c; Tabela 4).

### 3.2.4. Zooplâncton e concentração de nutrientes nos bioensaios

Ao final do período de incubação (7º dia), foi observado aumento na densidade do zooplâncton em todos os tratamentos com presença destes organismos nos três experimentos. Rotifera foi o grupo mais importante em termos quantitativos, com maior contribuição de *Brachionus calyciflorus anuraeiformis* (Figura 3).

Foi observado que a concentração de nitrato aumentou ao longo do período de incubação no tratamento controle dos três experimentos e no tratamento Z dos experimentos I e II (no experimento III a concentração de nitrato no tratamento Z não foi determinada). Também foi constatado aumento do nitrato nos tratamentos N:P 5-Z, N:P 16+Z e N:P 5+Z e diminuição nos tratamentos NP 16-Z, N:P 60-Z e N:P 60+Z (Tabela 5).

A concentração de nitrito aumentou em todos os tratamentos dos três experimentos, enquanto o nitrogênio amoniacal diminuiu cerca de vinte vezes. O DIN diminuiu em todos os tratamentos.

Foi observada diminuição na concentração do fósforo total nos tratamentos controle e Z em todos dos experimentos, bem como nos tratamentos NP 16-Z, N:P 5-Z, NP 16+Z e N:P 5+Z. Aumento do fósforo total foi registrado nos tratamentos N:P 60-Z e N:P 60+Z. Já a razão DIN:PT diminuiu em todos os tratamentos nos três experimentos ao longo do período de incubação.

## 4. DISCUSSÃO

A resposta da comunidade fitoplanctônica aos efeitos dos nutrientes e da herbivoria exercida pelo zooplâncton observada no presente trabalho variou ao se analisar a biomassa total, por classe e por espécie. Estes resultados reforçam o salientado em outros estudos sobre a importância de se considerar a resposta do fitoplâncton em nível específico (Grover, Sterner & Robinson, 1999; Cuvín-Aralar *et al.*, 2004), uma vez que cada espécie possui estratégias de vida diferenciadas que irão refletir diretamente nos resultados.

Respostas espécie-específicas do fitoplâncton são mencionadas nos trabalhos de Pérez-Martínez & Cruz-Pizarro (1995) ao verificarem, através de experimentos *in situ* no reservatório Bermejales (Espanha), que as mudanças na estrutura da comunidade fitoplanctônica devido aos efeitos dos nutrientes e do zooplâncton esteve diretamente relacionada à diatomácea *Cyclotella ocellata*, espécie dominante ao longo dos experimentos; de Gardner *et al.* (2008) ao observarem que a comunidade fitoplanctônica do lago Green 4 apresentou limitação por fósforo (P) no verão porque espécies de clorófitas com potencial para crescer rapidamente em resposta ao aumento na disponibilidade de P eram dominantes



nesse período; e por Burger *et al.* (2007) ao verificarem que, apesar da biomassa fitoplanctônica total do lago Rotorua (Nova Zelândia) aumentar em resposta a adição de P, algumas espécies responderam a adição de N, como as cianobactérias *Microcystis aeruginosa* e *Anabaena planctonica*.

No presente estudo, a adição de nutrientes não apresentou efeitos sobre a biomassa fitoplanctônica total; em contrapartida, alterou a composição da comunidade, como resultado da resposta diferenciada das espécies à variação na concentração do nutriente limitante.

Estudos sobre o papel da razão N:P como modelador da estrutura do fitoplâncton tem se restringido as cianobactérias e as diatomáceas (Lagus *et al.*, 2004). Smith (1983) e Vrede *et al.* (2009) relatam que as cianobactérias tornam-se dominantes sob baixas razões N:P, uma vez que muitas das espécies são capazes de fixar o N<sub>2</sub> atmosférico como, por exemplo, *Cylindrospermopsis raciborskii*, *Anabaena* spp. e *Aphanizomenon* spp. Esta habilidade permite que estas cianobactérias mantenham altas taxas de crescimento em sistemas com deficiência de nitrogênio inorgânico, sendo consideradas, portanto, melhores competidoras por nitrogênio de que outros organismos fitoplanctônicos. No entanto, outros estudos (Cuvin-Aralar *et al.*, 2004; Liu, Lu & Chen, 2011) mostram que a razão não é necessariamente um indicador da dominância destes organismos.

No presente estudo, a baixa razão N:P não favoreceu o desenvolvimento das cianobactérias fixadoras de N<sub>2</sub> (*Cylindrospermopsis raciborskii* e *Sphaerospermopsis aphanizomenoides*) e *Merismopedia tenuissima* (cianobactéria não fixadora de N<sub>2</sub>) foi a única espécie que aumentou o crescimento devido à adição de nutrientes, quando mantida sob a maior razão N:P testada (60:1).

As diatomáceas são consideradas boas competidoras em sistemas com limitação nutricional, uma vez que tendem a ter uma taxa de absorção de nutrientes significativamente maior do que a de outros grupos algais (Litchman *et al.*, 2006). Além disso, possuem uma alta taxa de crescimento, sobretudo as diatomáceas cêntricas (Litchman, 2007).

Tilman *et al.* (1986) observaram, experimentalmente, que as diatomáceas apresentam alta habilidade competitiva por P em relação às cianobactérias e clorofíceas, pois tornaram-se dominantes quando mantidas sob alta razão N:P. No presente estudo, maior biomassa das diatomáceas foi registrada na razão N:P 60, devido ao rápido crescimento de *Cyclotella meneghiniana*, diatomácea cêntrica dominante ao longo dos experimentos. Shank *et al.* (1997), ao analisarem a taxa de crescimento de *C. meneghiniana* sob diferentes condições de limitação nutricional (N, P e sílica), também verificaram crescimento máximo desta espécie quando limitada por fósforo.

Karjalainen *et al.* (1998) relataram que a vantagem competitiva das diatomáceas sob condições de baixa disponibilidade de P está relacionado a capacidade de estocagem deste elemento por muitas das espécies. *C. meneghiniana* possui essa habilidade, chegando a apresentar uma concentração interna de fósforo 6,6 vezes maior do que a que realmente necessita, como foi observado por Tilman & Kilham (1976), ao estudarem o crescimento desta espécie sob limitação por P e sílica em culturas do tipo “batch” e semi-contínua.

Em relação a razão N:P ótima para o crescimento das clorófitas, estudos mostram que pode variar entre 20:1 e 60:1 (Bulgakov & Levich, 1999). Tilman *et al.* (1986) verificaram que a dominância dessas algas em relação à razão N:P é em torno de valores intermediários, aproximadamente 20:1, ou abaixo destes valores. Foi observado no presente estudo que a razão 5:1 diminuiu a biomassa total das clorófitas, indicando que baixas razões podem não ser favoráveis ao seu crescimento, confirmando o relatado por Bulgakov & Levich (1999). No entanto, ao se analisar a resposta das clorófitas em nível específico, foi verificado que enquanto algumas espécies não responderam a variação na razão N:P, outras, como *Desmodesmus protuberans* e *D. quadricauda*, aumentaram a biomassa na razão 5:1.

*D. quadricauda* também teve o crescimento favorecido na razão 60:1, sugerindo que uma mesma espécie pode apresentar razão N:P ótima variável. Estes resultados confirmam o relatado por Hecky & Kilham (1988) de que as espécies fitoplanctônicas podem ter diferentes razões N:P ótimas para crescer.

Os efeitos da herbivoria exercida pelo zooplâncton observado no presente estudo não se restringiu apenas a redução da biomassa fitoplanctônica, mas alterou a composição da comunidade, principalmente, porque os organismos zooplanctônicos selecionaram as algas ingeridas, através de uma pressão seletiva. A eficiência do zooplâncton em controlar a biomassa fitoplanctônica foi evidenciada, principalmente, em relação à espécie de diatomácea *Cyclotella meneghiniana*, que foi dominante nos tratamentos e a principal espécie predada pelo zooplâncton.

Outros estudos mostram preferência dos organismos zooplanctônicos pelas diatomáceas como fonte de alimento em situações em que estas são mais abundantes em relação a outros grupos algais (Pérez-Martínez & Cruz-Pizarro, 1995; Karjalainen *et al.*, 1998; González, 2000). Diatomáceas cêntricas, unicelulares e de pequeno tamanho como *C. meneghiniana* são consideradas vulneráveis à herbivoria, uma vez que são mais fáceis de serem ingeridas e digeridas quando comparado com algumas clorófitas que apresentam longos processos celulares, espinhos e mucilagem (Bergquist, Carpenter e Latino, 1985; Delazari-Barroso *et al.*, 2011).

Os rotíferos, grupo dominante nos experimentos, são largamente conhecidos por predarem, preferencialmente, partículas alimentares menores, em torno de 20 µm ou menores, em relação a outros grupos zooplânctônicos, como cladóceros e copépodos (Pourriot, 1977). Rothhaupt (1990 a, b) observaram que em *Brachionus*, a taxa de ingestão é dependente do tamanho da partícula alimentar, com *B. calyciflorus* consumindo de forma mais eficiente partículas com diâmetro aproximado de 10 µm.

É provável que a pressão de herbivoria seletiva observada no presente estudo possa explicar a tendência de aumento da biomassa da cianobactéria *Cylindrospermopsis raciborskii* nos tratamentos com presença do zooplâncton, uma vez que, segundo Queimaliños (1998), o zooplâncton pode estimular o crescimento de algas “não comestíveis”, pois estas terão maior vantagem competitiva por nutrientes quando à biomassa das algas comestíveis diminuir.

Delazari-Barroso *et al.* (2011), ao realizarem experimentos no reservatório de Duas Bocas (Espírito Santo, Brasil), observaram uma tendência positiva no crescimento de cianobactérias e clorofíceas na ausência de herbivoria, enquanto na presença dos herbívoros as cianobactérias foram beneficiadas em detrimento das clorofíceas.

Estudos mostram que muitas espécies de cianobactérias não são eficientemente predadas pelo zooplâncton, pois apresentam importantes mecanismos de defesa contra a predação, como a morfologia na forma filamentosa ou colonial com presença de mucilagem, o que dificulta a ingestão e/ou digestão pelo zooplâncton, e a produção de toxinas. Além disso, muitas cianobactérias são consideradas de baixo valor nutricional, sendo pouco atraentes como fonte de alimento (Burns, 1987; Haney, 1987; Lampert, 1987; Genkai-Kato, 2004; Reynolds, 2007; Hambright *et al.*, 2007; Tillmanns *et al.*, 2008; Agrawal; Agrawal, 2011; Davis *et al.*, 2012; Yang; Kong, 2012).

*Cylindrospermopsis raciborskii* é uma cianobactéria filamentosa largamente conhecida por formar densos *blooms* em corpos d'água de todo mundo e por ser potencial produtora de toxinas como cilindrospermopsina e saxitoxina. Soares *et al.* (2009) observaram redução no crescimento e inibição da reprodução do cladóceros *Daphnia magna* devido à ingestão de *C. raciborskii*. Em contrapartida, Soares *et al.* (2010) verificaram que *C. raciborskii* mostrou não ser uma fonte de alimento inadequada para o rotífero *Brachionus calyciflorus*. Kâ *et al.* (2012) observaram que cladóceros, copépodos e rotíferos são capazes de controlar a biomassa de cianobactérias filamentosas, incluindo *C. raciborskii*. Work & Havens (2003) relatam que rotíferos, cladóceros e copépodos são capazes de consumir cianobactérias, apesar de terem preferência por outros grupos algais. Esses autores

observaram que o zooplâncton consumiu altas proporções de cianobactérias filamentosas apenas quando a densidade de clorofíceas e diatomáceas era baixa.

Pode-se concluir, com o presente estudo, que a análise do fitoplâncton em nível específico é a mais adequada para uma melhor compreensão do papel dos nutrientes e do zooplâncton na regulação da comunidade fitoplanctônica. A adição de nutrientes nas diferentes razões nitrogênio e fósforo testadas não tiveram efeitos sobre a biomassa fitoplanctônica total, em contrapartida, em nível de grandes grupos e de espécies a resposta do fitoplâncton diferiu, sugerindo que diferentes espécies fitoplanctônicas podem apresentar uma razão N:P ótima variável para crescer.

A adição do zooplâncton provocou mudanças na composição e biomassa fitoplanctônica, no entanto, a magnitude com que o fitoplâncton respondeu aos efeitos da herbivoria esteve diretamente relacionado as características morfológicas de cada espécie algal. Além disso, o zooplâncton interferiu na maneira como o fitoplâncton respondeu aos efeitos dos nutrientes, uma vez que estimulou o crescimento de algas “não comestíveis” que apresentaram maior vantagem competitiva por nutrientes quando a bioamassa das algas “comestíveis” diminuiu.

Esses resultados destacam a importância da herbivoria na regulação da comunidade fitoplanctônica e sua potencial influência sobre a magnitude com que o fitoplancton responde aos efeitos *top-down* e *bottom-up* nos ambientes aquáticos.

## 5. REFERÊNCIAS

- Agrawal A. A. (1998) Algal defense, grazers, and their interactions in aquatic trophic cascades. *Acta Oecologica*, **19**, 331-337.
- Agrawal M. & Agrawal M. K. (2011) Cyanobacteria-herbivore interaction in freshwater ecosystem. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, **1**, 52-66.
- Almeida V. L. S., Melão M. G. G. & Moura A. N. (2012) Plankton diversity and limnological characterization in two shallow tropical urban reservoirs of Pernambuco State, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **84**.
- Arnold, D. E. (1971) Ingestion, assimilation, survival, and reproduction by *Daphnia pulex* fed seven species of blue-green algae. *Limnology and Oceanography*, **16**, 906-920.
- Barros P., Fidalgol M. L. & Soares A. M. V. M. (2001) Resistance of cladoceran species to toxic *Microcystis*. *Limnetica*, **20**, 173-177.
- Bergquist A. M. & Carpenter S. R. (1986) Limnetic herbivory: Effects on phytoplankton populations and primary production. *Ecology*, **67**, 1351-1360.

- Bergquist A. M., Carpenter S. R. & Latino J. C. (1985) Shifts in phytoplankton size structure and community composition during grazing by contrasting zooplankton assemblages. *Limnology and Oceanography*, **30**, 1037-1045.
- Borer E. T., Halpern B. S. & Seabloom E. W. (2006) Asymmetry in community regulation: effects of predators and productivity. *Ecology*, **87**, 2813–2820.
- Brett M. T., Müller-Navarra D. C. & Park S. (2000) Empirical analysis of the effect of phosphorus limitation on algal food quality for freshwater zooplankton. *Limnology and Oceanography*, **45**, 1564-1575.
- Bulgakov, N. G. & Levich, A. P. (1999) The nitrogen: phosphorus ratio as a factor regulating
- Burger D. F., Hamilton D. P., Hall J. A. & Ryan E. F. (2007) Phytoplankton nutrient limitation in a polymictic eutrophic lake: community versus species-specific responses. *Fundamental and Applied Limnology/ Archiv für Hydrobiologie*, **169**, 57–68.
- Burns C. W. (1987) Insights into zooplankton-cyanobacteria interactions derived from enclosure studies. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **21**, 477-482.
- Chan F., Pace M. L., Howarth R. W. & Marino R. M. (2004) Bloom formation in heterocystic nitrogen-fixing cyanobacteria: The dependence on colony size and zooplankton grazing. *Limnology and Oceanography*, **49**, 2171-2178.
- Conley D. J., Schelske C. L. & Stoermer E. F. (1993) Modification of the biogeochemical cycle of silica with eutrophication. *Marine Ecology Progress Series*, **101**, 179–192.
- Cuvin-Aralar M. L., Focken U., Becker K. & Aralar E. V. (2004) Effects of low nitrogen-phosphorus ratios in the phytoplankton community in Laguna de Bay, a shallow eutrophic lake in the Philippines. *Aquatic Ecology*, **38**, 387-401.
- Delazari-Barroso A., Giavarini K., Miranda T. O. & Sterza J. M. (2011) Phytoplankton-zooplankton interactions at Duas Bocas Reservoir, Espírito Santo State, Brazil: Growth responses in the absence of grazing. *Neotropical Biology and Conservation*, **6**, 27-34.
- Delazari-Barroso A.; Giavarini K.; Miranda T. O. & Sterza J. M. (2011) Phytoplankton-zooplankton interactions at Duas Bocas Reservoir, Espírito Santo State, Brazil: Growth responses in the absence of grazing. *Neotropical Biology and Conservation*, **6**, 27-34.
- Ehrlich P. R. & Birch L. C. (1967) The "Balance of Nature" and "Population Control". *The American Naturalist*, **101**, 97-107.
- Elmoor-Loureiro L. M. A. (1997) *Manual de identificação de cladóceros límnicos do Brasil*. Universa, Brasília.
- Elser J. J. & Goldman C. R. (1991) Zooplankton effects on phytoplankton in lakes of contrasting trophic status. *Limnology and Oceanography*, **36**, 64-90.

- Gardner E. M., Mcknight D. M., Lewis W. M. J. & Miller M. P. (2008) Effects of nutrient enrichment on phytoplankton in an Alpine Lake, Colorado, U.S.A. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, **40**, 55-64.
- Gliwicz Z. M. (2002) On the different nature of top-down and bottom-up effects in pelagic food webs. *Freshwater Biology*, **47**, 2296–2312.
- Gragani A., Scheffer M. & Rinaldi S. (1999) Top-down control of Cyanobacteria: A theoretical analysis. *The American Naturalist*, **153**, 59-72.
- Grover J. P., Sterner R. W. & Robinson J. L. (1999) Algal growth in warm temperate reservoirs: Nutrient- dependent kinetics of individual taxa and seasonal patterns of dominance. *Archiv für Hydrobiologie*, **145**, 1–23.
- Hairston N. G., Smith F. E. & Slobodkin L. B. (1960) Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist*, **94**, 421-425.
- Haney J. F. (1987) Field studies on zooplankton-cyanobacteria interactions. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **21**, 467-475.
- Hecky R. E. & Kilham P. (1988) Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: A review of recent evidence on the effects of enrichment. *Limnology and Oceanography*, **33**, 796-822.
- Hillebrand H., Dürselen C., Kirschtel D., Pollinger U. & Zohary, T. (1999) Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology*, **35**, 403-424.
- Hunter M. D. & Price P. W. (1992) Playing chutes and ladders: Heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology*, **73**, 724-732.
- John D. M., Whitton B. A. & Brook A. J. (2002) *The freshwater algal flora of the British Isles*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Karjalainen H., Seppälä S. & Walls M. (1998) Nitrogen, phosphorus and *Daphnia* grazing in controlling phytoplankton biomass and composition – an experimental study. *Hydrobiologia*, **363**, 309–321.
- Komárek J. & Anagnostidis K. (1989) Modern approach to the classification system of Cyanophytes, 4: Nostocales. *Algological Studies*, **56**, 247-345.
- Komárek J. & Anagnostidis K. (1999) Cyanoprokaryota 1. Teil: *Chroococcales*. In: *Süßwasserflora von Mitteleuropa* (Eds H. Ettl, G. Gärtner, H. Heyning & D. Möllenhauer), pp. 1-548, Vol. 19. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.
- Komárek J. & Anagnostidis K. (2005) Cyanoprokaryota 2. Teil: *Oscillatoriales*. In: *Süßwasserflora von Mitteleuropa* (Eds B. Bridel, L. Krienitz, G. Gärtner & M. Schärgerl), pp. 1-759, Vol. 19. Elsevier Spektrum Akademischer Verlag, München.

- Komárek J. & Cronberg G. (2001) Some Chroococcalean and Oscillatorialen Cyanoprokaryotes from southern African lakes, ponds and pools. *Nova Hedwigia*, **73**, 129-160.
- Komárek J. & Fott B. (1983) Chlorophyceae: Chlorococcales. Begründent von August Thienemann, Stuttgart.
- Koroleff F. (1976) Determination of nutrients. In: *Methods of Seawater Analysis* (Ed. K. Grasshoff), pp. 117-187. Verlag Chemie, Weinheim.
- Koste W. (1978) *Rotatoria: Die Rädertiere Mitteleuropas Ein Bestimmungswerk, begründet von Max Voigt Überordnung Monogonta*. II. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Kosten S., Huszar V. L. M., Mazzeo N., Scheffer M., Sternberg L. S. L. & Jeppesen E. (2009) Lake and watershed characteristics rather than climate influence nutrient limitation in shallow lakes. *Ecological Applications*, **19**, 1791–1804.
- Krammer K. & Lange-Bertalot H. (1991a) Bacillariophyceae 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. In: *Süßwasserflora von Mitteleuropa* (Eds H. Ettl, J. Gerloff, H. Heynig & D. Mollenhauer), pp. 1-576, Band 2/3. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.
- Krammer K. & Lange-Bertalot H. (1991b) Bacillariophyceae 4. Teil: Achananthaceae, Kritische Ergänzungen zu *Navicula* (Lineolatae) und *Gomphonema* Gesamthitratverzeichnis. In: *Süßwasserflora von Mitteleuropa* (Eds H. Ettl, G. Gärtner, J. Gerloff, H. Heynig & D. Mollenhauer), pp. 1-437, Band 2/4, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.
- Lagus A., Suomela J., Weithoff G., Heikkilä K., Helminen H. & Sipura J. (2004) Species-specific differences in phytoplankton responses to N and P enrichments and the N:P ratio in the Archipelago Sea, northern Baltic Sea. *Journal of Plankton Research*, **26**, 779–798.
- Lampert W. (1987) Laboratory studies on zooplankton-cyanobacteria interactions. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **21**, 483-490.
- Litchman E. (2007) Resource competition and the ecological success of phytoplankton. In: *Evolution of primary producers in the sea* (Eds. P. G. Falkowski & A. H. Knoll.), pp. 351-375. Academic Press, London.
- Litchman E., Klausmeier C. A., Miller J. R., Schofield O. M., & Falkowski P. G. (2006) Multi-nutrient, multi-group model of present and future oceanic phytoplankton communities. *Biogeosciences Discussions*, **3**, 585-606.
- Liu X., Lu X. & Chen Y. (2011) The effects of temperature and nutrient ratios on *Microcystis* blooms in Lake Taihu, China: An 11-year investigation. *Harmful Algae*, **10**, 337–343.

- Mackereth F. J. H., Heron J. & Talling J. F. (1978) *Water analysis: some revised methods for limnologists*. Freshwater Biological Association Scientific Publication, **36**. Titus Wilson & Sons Ltda, Kendall.
- Michaels A. F., Karl D. M. & Capone D. G. (2001) Elemental stoichiometry, new production, and nitrogen fixation. *Oceanography*, **14**, 68–77.
- Mizuno T. (1968) *Illustrations of the freshwater plankton of Japan*. Higashiku, Hoikusha.
- Montú M. & Goeden I. M. (1986) Atlas de Cladocera e Copepoda (Crustacea) do estuário da Lagoa dos Patos (Rio Grande, Brasil). *Nerítica*, **1**, 1-134.
- Murdoch W. W. (1966) "Community structure, population control, and competition"- A Critique. *The American Naturalist*, **100**, 219-226.
- Neumann-Leitão S., Nogueira-Paranhos J. D. & Souza F. B. V. A. (1989) Zooplâncton do açude de Apipucos, Recife - PE (Brasil). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, **32**, 803-821.
- Nydick K. R., Lafrancois B. M., Baron J. S. & Johnson B. M. (2004) Nitrogen regulation of algal biomass, productivity, and composition in shallow mountain lakes, Snowy Range, Wyoming, USA. *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences*, **61**, 1256-1268.
- Pérez-Martínez C. & Cruz-Pizarro L. (1995) Species-specific phytoplankton responses to nutrients and zooplankton manipulations in enclosure experiments. *Freshwater Biology*, **33**, 193–203.
- phytoplankton community structure. *Archiv für Hydrobiologie*, **146**, p. 3-22.
- Pinto-coelho R. M. (2004) Métodos de coleta, preservação, contagem e determinação de biomassa em zooplâncton de águas epicontinentais. In: *Amostragem em limnologia* (Eds C. E. M. Bicudo & D. C. Bicudo), pp. 149-166. RiMa, São Carlos.
- Popovský J. & Pfister L. A. (1990) *Dinophyceae (Dinoflagellida)*. Süßwasserflora von Mitteleuropa, Stuttgart.
- Pourriot R. (1977) Food and feeding habits of the Rotifera. *Archiv für Hydrobiologie–Beiheft Ergebnisse der Limnologie*, **8**, 243 260.
- Power M. E. (1992) Top-down and bottom-up forces in food webs: Do plants have primacy. *Ecology*, **73**, 733-746.
- Prescott G. W. & Vinyard W. C. (1982) A synopsis of North American desmids. University of Nebraska Press, Nebraska.
- Queimaliños C. P., Modenutti B. E. & Balseiro E. G. (1998) Phytoplankton responses to experimental enhancement of grazing pressure and nutriente recycling in a small Andean lake. *Freshwater Biology*, **40**, 41-49.



- Queimaliños C. P., Modenutti B. E. & Balseiro E. G. (1998) Phytoplankton responses to experimental enhancement of grazing pressure and nutrient recycling in a small Andean lake. *Freshwater Biology*, **40**, 41-49.
- Redfield A. C. (1958) The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist*, **46**, 205-221.
- Reid J. W. (1985) Chave de identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da ordem Copepoda (Crustacea, Copepoda). *Boletim de Zoologia*, **9**, 17-143.
- Reynolds C. S. (2006) *Ecology of phytoplankton*. Cambridge University Press, New York.
- Reynolds, C. S. (2007) Variability in the provision and function of mucilage in phytoplankton: facultative responses to the environment. *Hydrobiologia*, **578**, 37-45.
- Rhee G. Y. & Gotham I. J. (1980) Optimum N:P ratios and coexistence in phytoplankton. *Journal of Phycology*, **16**, 486-489.
- Rothhaupt K. O. (1990a) Changes of the functional responses of the rotifers *Brachionus rubens* and *Brachionus calyciflorus* with particle sizes. *Limnology and Oceanography*, **35**, 24-32.
- Rothhaupt K. O. (1990b) Differences in particle size-dependent feeding efficiencies of closely related rotifer species. *Limnology and Oceanography*, **5**, 16-23.
- Shank H. M., Herodek S., Présing M., Vôrôs L. & Balogh K. V. (1997) Growth of *Cyclotella meneghiniana* Kutz. II. Growth and cell composition under different growth rates with different limiting nutrient. *Annales de Limnologie / International Journal of Limnology*, **33**, 223-233.
- Smith V. H. (1983) Low nitrogen to phosphorus ratios favor dominance by blue-green algae in lake phytoplankton. *Science*, **221**, 669-671.
- Soares M. C. S., Lürling M., Panosso R. & Huszar V. (2009) Effects of the cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* on feeding and life-history characteristics of the grazer *Daphnia magna*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, **72**, 1183-1189.
- Soares M. C. S.; Lürling M.; Huszar V. L. M. (2010) Responses of the rotifer *Brachionus calyciflorus* to two tropical toxic cyanobacteria (*Cylindrospermopsis raciborskii* and *Microcystis aeruginosa*) in pure and mixed diets with green algae. *Journal of Plankton Research*, **32**, 999-1008.
- Sterner R. W. & Elser J. J. (2002) *Ecological stoichiometry: Biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton University Press, Princeton.

Strickland J. D. & Parsons T. R. (1965) A manual of sea water analysis. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*, **125**, 1-185.

Sun J. & Liu D. (2003) Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, **25**, 1331-1346.

Tilman D. & Kilham, S. S. (1976) Phosphate and silicate growth and uptake kinetics of the diatoms *Asterionella formosa* and *Cyclotella meneghiniana* in batch and semicontinuous culture. *Journal of Phycology*, **12**, 375-383.

Tilman D., Kiesling R., Sterner R., Kilham S. S. & Johnson F. A. (1986) Green, bluegreen and diatom algae: Taxonomic differences in competitive ability for phosphorus, silicon and nitrogen. *Fundamental and Applied Limnology/ Archiv für Hydrobiologie*, **106**, 211-223.

Tilman D., Kilham S. S. & Kilham P. (1982) Phytoplankton community ecology: The role of limiting nutrients. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **13**, 349-72.

Utermöhl H. (1958) Zur vervollkommer der quantitativen phytoplankton methodik.

*Mitteilungen Internationale Vereinigung fuer Theoretische und Angewandte Limnologie*, **9**, 1-38.

Vrede T., Ballantyne A., Mille-Lindblom C., Algesten G., Gudasz C., Lindahl S. & Brunberg A. K. (2009) Effects of N : P loading ratios on phytoplankton community composition, primary production and N fixation in a eutrophic lake. *Freshwater Biology*, **54**, 331–344.

## Tabelas

Tabela 1. Sinopse taxonômica e biomassa (mg. L<sup>-1</sup>) do fitoplâncton do reservatório de Apipucos, Pernambuco, Brasil.

Classes/ Espécies	Períodos de Coleta		
	10.01.2012	30.01.2012	27.02.2012
<b>Cyanophyceae</b>			
<i>Aphanocapsa</i> sp.	0,02	0,01	0,02
<i>Cylindrospermopsis raciborskii</i> (Woloszynska) Seenayya & Subba Raju	0,08	0,42	0,17
<i>Geitlerinema amphibium</i> (C.Agardh ex Gomont) Anagnostidis	0,05	0,05	0,12
<i>Merismopedia tenuissima</i> Lemmermann	0,39	0,53	0,56
<i>Planktothrix agardhii</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	2,00	1,00	1,00
<i>Pseudanabaena limnetica</i> (Lemmermann) Komárek	0,09	0,15	0,06
<i>Romeria</i> sp.	0,02	0,02	0,04
<i>Sphaerospermopsis aphanizomenoides</i> (Lemmermann) Zapomelová, Jezberová, Hrouzek, Hisem, Reháková & Komárková	0,12	0,12	0,00
<b>Coscinodiscophyceae</b>			
<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehrenberg) Simosen	0,19	0,00	0,19
<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kützing	3,95	2,23	3,18
<b>Fragilariophyceae</b>			
<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) P. Compère	0,12	0,19	0,32
<b>Chlorophyceae</b>			
<i>Actinastrum hantzschii</i> Lagerheim	0,01	0,03	0,01
<i>Actinastrum gracillimum</i> Smith	0,03	0,16	0,00
<i>Ankistrodesmus gracilis</i> (Reinsch) Korshikov	0,00	0,01	0,00
<i>Chlamydomonas</i> sp.	0,04	0,07	0,02
<i>Closterium acutum</i> Brébisson	0,08	0,05	0,05
<i>Closterium</i> sp.	0,00	0,01	0,00
<i>Coelastrum microporum</i> Nägeli	0,04	0,00	0,04
<i>Crucigenia</i> sp.	0,06	0,10	0,01
<i>Crucigenia tetrapedia</i> (Kirchner) W. West e G. S. West	0,02	0,01	0,02
<i>Desmodesmus bicaudatus</i> Hegewald	0,00	0,00	0,01
<i>Desmodesmus denticulatus</i> (Lagerheim) Na., Friedl e Hegewald	0,11	0,04	0,07
<i>Desmodesmus protuberans</i> (Fritsch e Rich) E.Hegewald	0,93	0,60	0,74
<i>Desmodesmus quadricauda</i> (Turpin) Hegewald	3,08	2,26	1,09
<i>Desmodesmus</i> sp. 1	0,00	0,00	0,00
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> H.C. Wood	0,14	0,02	0,07
<i>Golenkinia radiata</i> Chodat	0,00	0,01	0,00

Tabela 1. Continuação...

<b>Classes/ Espécies</b>	<b>Períodos de Coleta</b>		
	<b>10.01.2012</b>	<b>30.01.2012</b>	<b>27.02.2012</b>
<i>Kirchneriella obesa</i> (W. West) Schmidle	0,04	0,01	0,02
<i>Micractinium pusillum</i> Frenesius	0,10	0,10	0,00
<i>Monoraphidium arcuatum</i> (Korshikov) Hindák	0,00	0,01	0,00
<i>Monoraphidium contortum</i> (Thuret) Komárková-Legnerová	0,00	0,00	0,00
<i>Monoraphidium griffithii</i> (Berkeley) Komárková-Legnerová	0,01	0,02	0,02
<i>Pediastrum duplex</i> Meyen	5,03	3,02	3,77
<i>Pediastrum tetras</i> (Ehrenberg) Ralfs	0,07	0,00	0,07
<i>Scenedesmus acuminatus</i> (Lagerheim) Chodat	0,23	0,51	0,63
<i>Scenedesmus arcuatus</i> Lemmermann	0,12	0,06	0,00
<i>Scenedesmus bijugus</i> (Hansgirg) Chodat	0,00	0,02	0,00
<i>Scenedesmus</i> sp. 1	0,02	0,00	0,00
<i>Scenedesmus</i> sp. 2	0,00	0,02	0,00
<i>Staurastrum</i> sp.	0,22	0,22	0,00
<i>Sphaerocystis schroeteri</i> Chodat Bremerton	0,03	0,07	0,07
<i>Tetraedron minimum</i> (A. Braun) Hansgirg	0,00	0,00	0,01
<i>Tetraedron trigonum</i> (Nägeli) Hansgirg	0,07	0,13	0,13
<i>Tetraedron</i> sp.	0,00	0,11	0,00
<i>Tetrastrum elegans</i> Playfair	0,02	0,04	0,02
<b>Dinophyceae</b>			
<i>Peridinium</i> sp.	0,00	0,00	0,10
<b>Euglenophyceae</b>			
<i>Euglena</i> sp. 1	1,30	0,98	1,63
<i>Trachelomonas volvocina</i> Ehrenberg	0,57	0,45	0,68
<i>Trachelomonas</i> sp.	0,00	0,02	0,01
<b>Cryptophyceae</b>			
<i>Cryptomonas erosa</i> Ehrenberg	0,09	0,03	0,03
<i>Cryptomonas</i> sp. 1	0,31	2,44	0,31
<i>Cryptomonas</i> sp. 3	0,16	0,00	0,00
<i>Rhodomonas</i> sp.	0,00	0,01	0,01
<b>Total</b>	<b>19,96</b>	<b>16,36</b>	<b>15,3</b>

Tabela 2. Sinopse taxonômica e densidade (ind. L<sup>-1</sup>) do zooplâncton do reservatório de Apipucos, Pernambuco, Brasil.

Táxons	Períodos de Coleta		
	10.01.2012	30.01.2012	27.02.2012
<b>Rotifera</b>			
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850	35	43	51
<i>Asplanchnopus hyalinus</i> Haring, 1913	2	0	0
<i>Brachionus calyciflorus anuraeiformis</i> (Brehm, 1909)	6	11	0
<i>Brachionus caudatus</i> Barrois e Daday, 1894	0	2	0
<i>Brachionus falcatus</i> Zacharias, 1898	75	130	120
<i>Brachionus quadridentatus</i> (Hermann, 1783)	2	0	0
<i>Cephalodella</i> sp.	3	0	0
<i>Conochilus dossuarius</i> (Hudson, 1885)	96	74	131
<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet, 1892	2	0	0
<i>Epiphanes macrouros</i> (Barrois e Daday, 1894)	0	8	2
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)	3	8	3
<i>Keratella tropica</i> (Apstein, 1907)	0	3	2
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin, 1943)	0	3	5
<b>Cladocera</b>			
<i>Diaphanosoma spinulosum</i> Herbst, 1967	0	0	5
<i>Moina micrura</i> Kurz, 1874	2	2	2
<b>Copepoda</b>			
<i>Thermocyclops decipiens</i> Kiefer, 1927 (adulto)	46	21	24
Copepodito de <i>Thermocyclops decipiens</i>	26	24	45
Náuplio	74	91	115
<b>Total</b>	<b>372</b>	<b>420</b>	<b>505</b>

Tabela 3. Resultados da Anova fatorial testando os efeitos dos nutrientes (N), zooplâncton (Z) e interação destes (N x Z) sobre a biomassa total e dos grupos fitoplanctônicos, para os experimentos realizados. n.s. = resultados não significativos.

	Experimento I	Experimento II	Experimento III
Biomassa total	n.s.	n.s.	n.s.
N	n.s.	n.s.	n.s.
Z	38.17 (1,16); $p=0.0001$	83.27 (1,16); $p<0.0001$	18.66 (1,16); $p=0.0008$
N x Z	57.22 (1,16); $p<0.0001$	93.21 (1,16); $p<0.0001$	20.29 (1,16); $p=0.0006$
Cyanophyceae	n.s.	n.s.	n.s.
N	n.s.	n.s.	10.87 (1,16); $p=0.0047$
Z	6.74 (1,16); $p=0.0185$	9.03(1,16); $p=0.0082$	21.18 (1,16); $p=0.0005$
N x Z	4.42 (1,16); $p=0.0493$	4.54(1,16); $p=0.0467$	18.65 (1,16); $p=0.0008$
Bacillariophyceae	n.s.	n.s.	n.s.
N	n.s.	8.80 (1,16); $p=0.0089$	n.s.
Z	45.68 (1,16); $p<0.0001$	86.85 (1,16); $p<0.0001$	4.30 (1,16); $p=0.0520$
N x Z	41.91(1,16); $p<0.0001$	70.32 (1,16); $p<0.0001$	5.08 (1,16); $p=0.0366$
Chlorophyceae	n.s.	n.s.	n.s.
N	n.s.	n.s.	9.72 (1,16); $p=0.0066$
Z	n.s.	11.22 (1,16); $p=0.0043$	5.76 (1,16); $p=0.0274$
N x Z	n.s.	48.36 (1,16); $p<0.0001$	16.50 (1,16); $p=0.0012$
Dinophyceae	n.s.	n.s.	n.s.
N	n.s.	n.s.	16.58 (1,16); $p=0.0012$
Z	n.s.	n.s.	16.58 (1,16); $p=0.0012$
N x Z	3.19 (1,16); $p=0.0899$	n.s.	16.58 (1,16); $p=0.0012$
Euglenophyceae	n.s.	n.s.	n.s.
N	n.s.	n.s.	n.s.
Z	n.s.	n.s.	n.s.
N x Z	n.s.	7.34 (1,16); $p=0.0148$	n.s.
Cryptophyceae	n.s.	n.s.	n.s.
N	n.s.	n.s.	n.s.
Z	n.s.	n.s.	n.s.
N x Z	n.s.	n.s.	n.s.

Tabela 4. Resultados da Anova fatorial testando os efeitos dos nutrientes (N), zooplâncton (Z) e interação destes (N x Z) sobre a biomassa das espécies fitoplanctônicas mais representativas, para os experimentos realizados. . n.s. = resultados não significativos.

	Experimento I	Experimento II	Experimento III
<i>Cylindrospermopsis raciborskii</i>	n.s.	n.s.	n.s.
N	n.s.	n.s.	n.s.
Z	25.49 (1,16); $p=0.0003$	9.50 (1,16); $p=0.0071$	14.34 (1,16); $p=0.0019$
N x Z	16.47 (1,16); $p=0.0012$	5.62 (1,16); $p=0.0291$	9.83 (1,16); $p=0.0064$
<i>Merismopedia tenuissima</i>	n.s.	n.s.	n.s.
N	n.s.	15.10 (1,16); $p=0.0016$	n.s.
Z	n.s.	11.49 (3,16); $p=0.0005$	34.99 (1,16); $p=0.0001$
N x Z	n.s.	12.43 (1,16); $p=0.0031$	17.37 (1,16); $p=0.0010$
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	n.s.	n.s.	n.s.
N	n.s.	8.20 (1,16); $p=0.0109$	n.s.
Z	41.84 (1,16); $p<0.0001$	81.11 (1,16); $p<0.0001$	13.24 (1,16); $p=0.0025$
N x Z	39.01 (1,16); $p=0.0001$	68.42 (1,16); $p<0.0001$	12.79 (1,16); $p=0.0028$
<i>Desmosdemus protuberans</i>	n.s.	n.s.	n.s.
N	n.s.	n.s.	16.41 (1,16); $p=0.0012$
Z	n.s.	n.s.	n.s.
N x Z	n.s.	n.s.	n.s.
<i>Desmosdemus quadricauda</i>	n.s.	n.s.	n.s.
N	n.s.	10.15 (1,16); $p=0.0058$	6.78 (1,16); $p=0.0182$
Z	n.s.	4.87 (1,16); $p=0.0401$	n.s.
N x Z	n.s.	9.97 (1,16); $p=0.0061$	4.89 (1,16); $p=0.0398$
<i>Pediastrum duplex</i>	n.s.	n.s.	n.s.
N	n.s.	n.s.	n.s.
Z	n.s.	n.s.	n.s.
N x Z	n.s.	6.88 (1,16); $p=0.0176$	15.85(1,16); $p=0.0014$
<i>Scenedesmus acuminatus</i>	n.s.	n.s.	n.s.
N	n.s.	n.s.	n.s.
Z	10.11 (1,6); $p=0.0059$	9.77 (1,16); $p=0.0065$	12.73(1,16); $p=0.0028$
N x Z	5.88 (1,16); $p=0.0261$	n.s.	5.60 (1,16); $p=0.0293$

Tabela 5. Concentrações de nitrato, nitrito, nitrogênio amoniacal, DIN e fósforo total no início (1° dia) e final (7° dia) dos experimentos. N, nitrogênio; P fósforo; Z, zooplâncton.

Tratamentos/Nutrientes			Nitrato ( $\mu\text{g l}^{-1}$ )	Nitrito ( $\mu\text{g l}^{-1}$ )	Nitrogênio amoniacoal ( $\mu\text{g l}^{-1}$ )	DIN ( $\mu\text{g l}^{-1}$ )	Fósforo total ( $\mu\text{g l}^{-1}$ )	DIN:PT ( $\mu\text{g l}^{-1}$ )
Experimento I	Controle	1° Dia	290.3	113.3	1935.7	2339.3	567.0	4.12
		7° Dia	481.8	556.2	83.7	1121.7	457.1	2.45
	N:P 16-Z	1° Dia	5098.9	121.1	1974.2	7194.2	801.8	8.98
		7° Dia	4924.8	556.4	295.4	5776.8	769.3	7.51
	N:P 16+Z	1° Dia	4720.3	109.2	2074.9	6904.5	801.8	8.61
		7° Dia	4989.9	560.5	56.6	5607.0	794.3	7.06
	Z	1° Dia	328.3	108.9	1990	2427.3	529.5	4.58
		7° Dia	566.0	559.6	64.5	1190.2	477.1	2.49
Experimento II	Controle	1° Dia	275.9	126.7	2124.7	2527.4	704.4	3.59
		7° Dia	588.4	557.6	46.7	1192.8	701.9	1.70
	N:P 60-Z	1° Dia	31099.1	130.8	2116.8	33346.7	671.9	49.70
		7° Dia	30160.0	559.6	144.4	30864.1	736.9	41.93
	N:P 60+Z	1° Dia	29979.0	143.0	2097.3	32219.4	683.1	47.17
		7° Dia	27985.5	560.5	66.7	28612.8	716.9	39.96
	Z	1° Dia	256.8	127.8	2085.1	2469.8	681.9	3.63
		7° Dia	567.2	562.0	55.8	1185.1	664.4	1.78
Experimento III	Controle	1° Dia	302.5	102.2	1532.7	1937.5	544.5	3.56
		7° Dia	468.5	546.0	70.1	1084.6	522.0	2.08
	N:P 5-Z	1° Dia	268.4	105.1	1692.3	2065.9	796.8	2.59
		7° Dia	428.7	542.5	71.3	1042.6	806.8	1.29
	N:P 5+Z	1° Dia	287.3	104.9	1531.5	1923.8	804.3	2.39
		7° Dia	561.2	560.8	126.78	1248.8	801.8	1.56
	Z	1° Dia	303.6	108.3	1462.5	1874.6	514.5	3.65
		7° Dia	-	561.4	167.5	728.9	512.0	1.42



### Legenda das figuras

Figura 1. Biomassa ( $\text{mg. L}^{-1}$ ) total e dos grupos fitoplanctônicos nos experimentos I (a), II (b) e III (c). N, nitrogênio; P fósforo; Z, zooplâncton.

Figura 2. Biomassa ( $\text{mg. L}^{-1}$ ) das espécies fitoplanctônicas que apresentaram biomassa > que 50% nos experimentos I (coluna à esquerda), II (coluna central) e III (coluna à direita). (a) *Cylindrospermopsis raciborskii*; (b) *Merismopedia tenuissima*; (c) *Cyclotella meneghiniana*; (d) *Desmodesmus protuberans*; (e) *Desmodesmus quadricauda*; (f) *Pediastrum duplex*; (g) *Scenedesmus acuminatus*. N, nitrogênio; P fósforo; Z, zooplâncton.

Figura 3. Densidade ( $\text{ind. L}^{-1}$ ) total e dos táxons zooplanctônicos no último dia dos experimentos (7º Dia). N, nitrogênio; P fósforo; Z, zooplâncton.

## Figuras

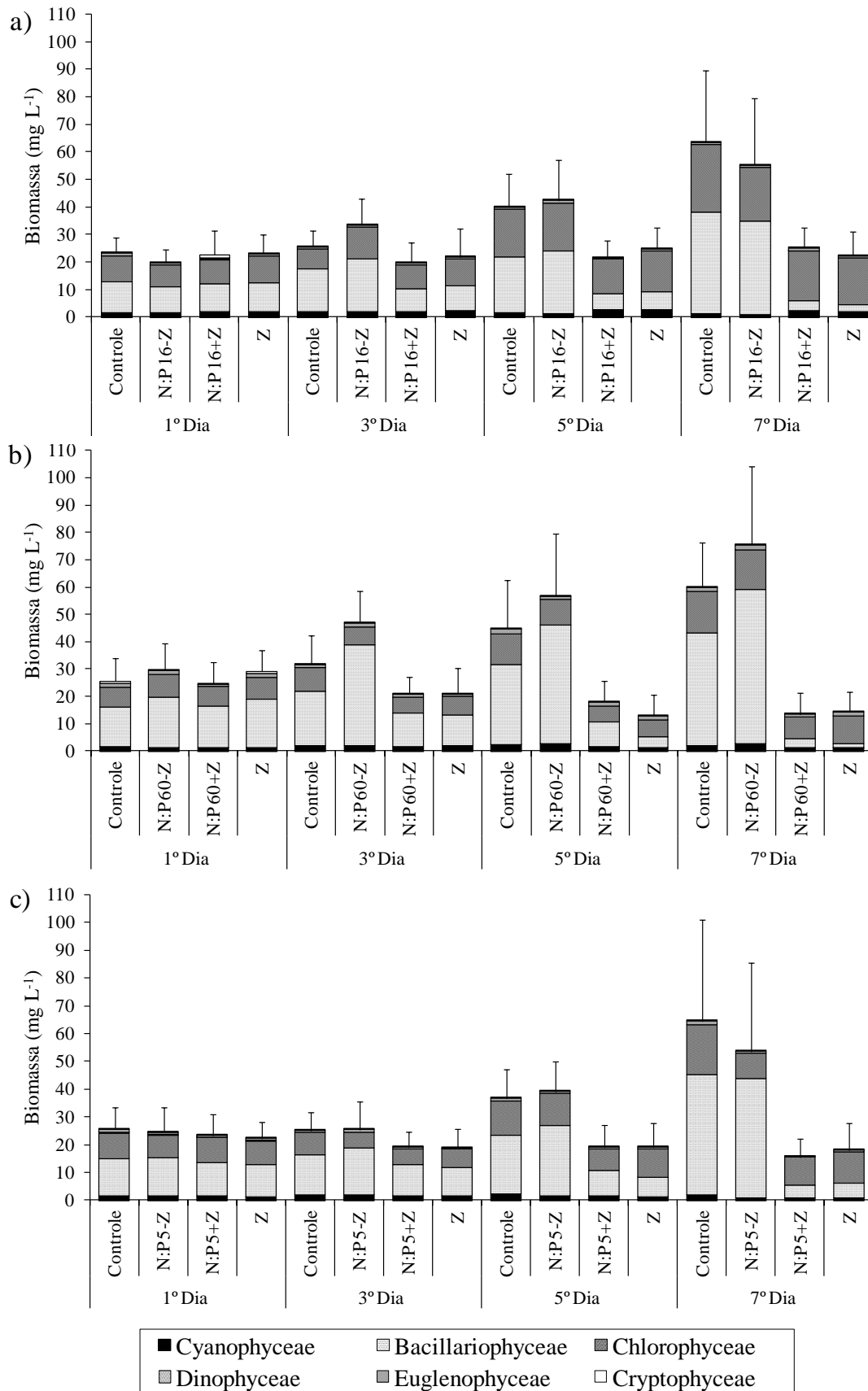


Figura 1 -

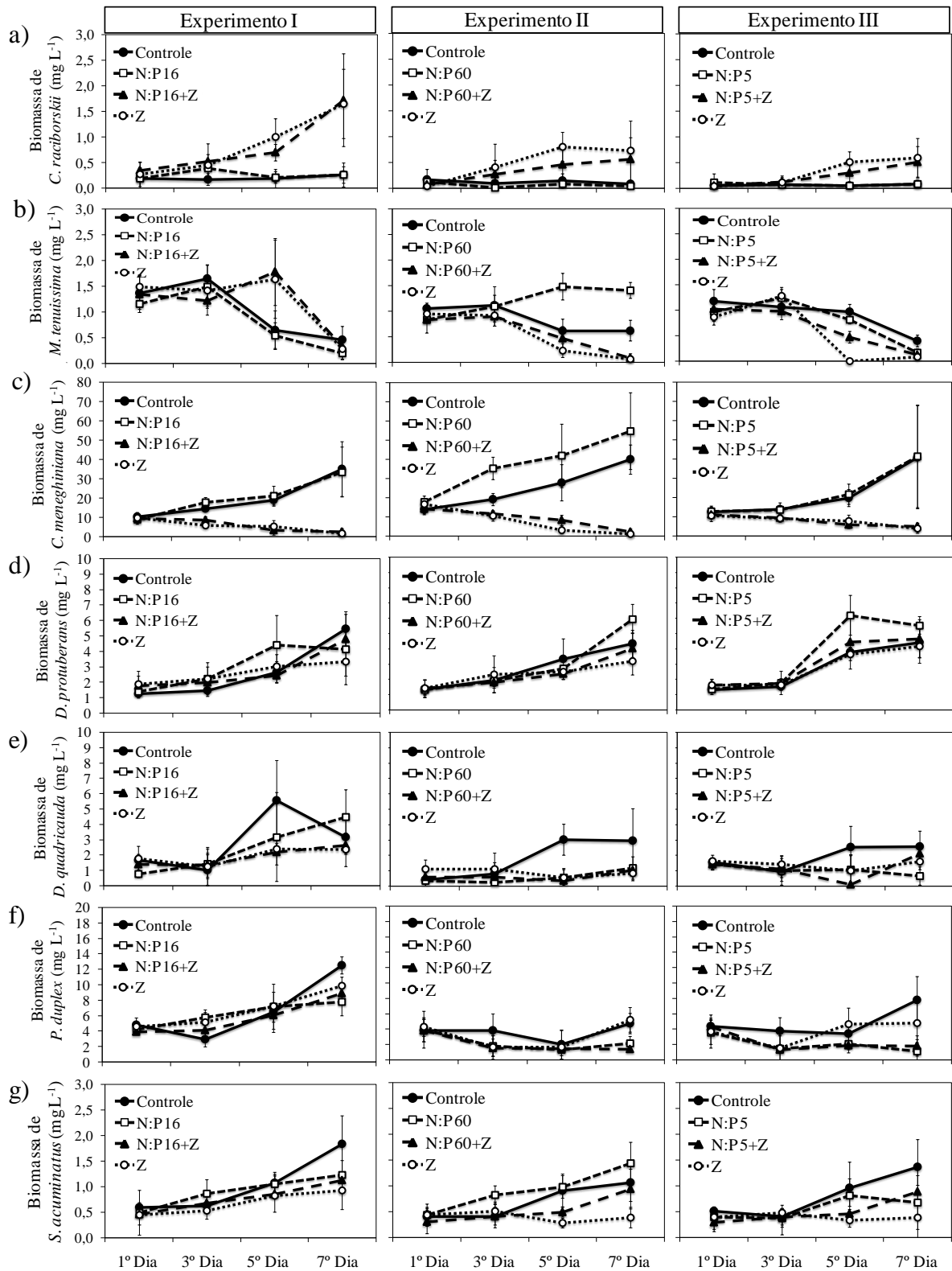


Figura 2 -

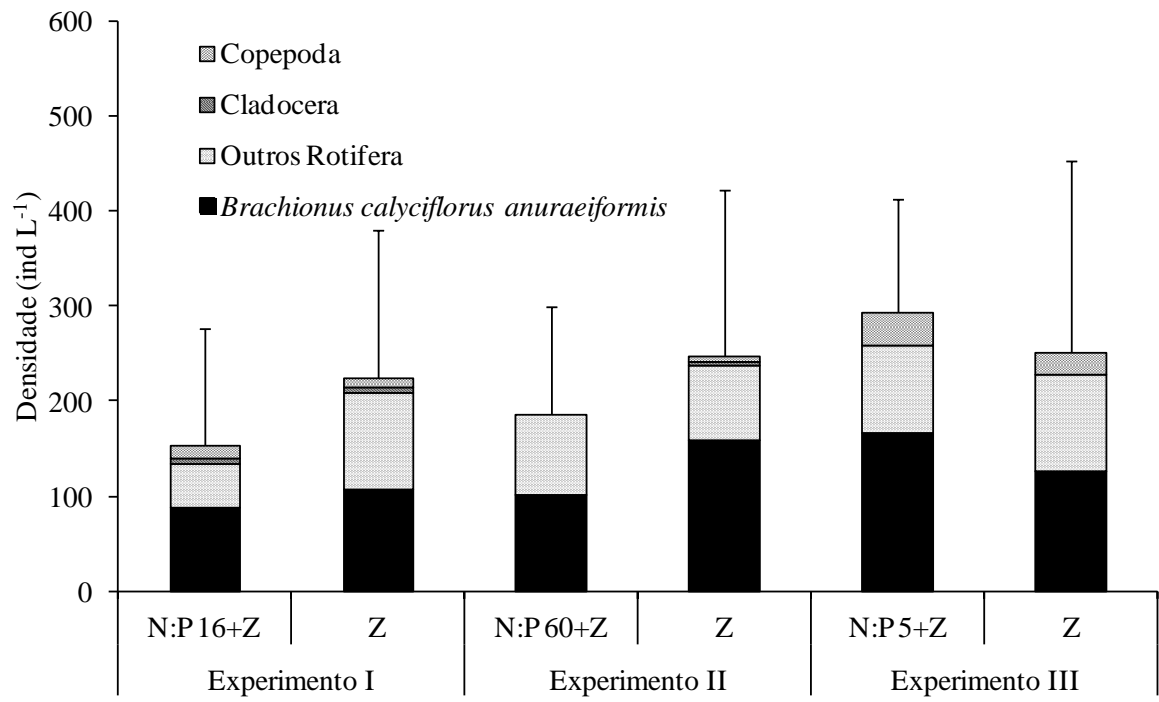


Figura 3 –

**ANEXO**

# Freshwater Biology

© Blackwell Publishing Ltd



Edited By: Alan G. Hildrew and Colin R. Townsend

Impact Factor: 3.29

ISI Journal Citation Reports © Ranking: 2011: 7/97 (Marine & Freshwater Biology)

Online ISSN: 1365-2427

## *Author Guidelines*

**Did you know... *Freshwater Biology* has no page charges?**

**NEW: Online production tracking is now available for your article through Wiley-Blackwell's Author Services.**

Author Services enables authors to track their article - once it has been accepted - through the production process to publication online and in print. Authors can check the status of their articles online and choose to receive automated e-mails at key stages of production. The author will receive an e-mail with a unique link that enables them to register and have their article automatically added to the system. Please ensure that a complete e-mail address is provided when submitting the manuscript. Visit [this page](#) for more details on online production tracking and for a wealth of resources including FAQs and tips on article preparation, submission and more.

## **SUBMISSION OF MANUSCRIPTS**

All manuscripts should be submitted through the Freshwater Biology ScholarOne Manuscripts (formerly known as Manuscript Central) electronic editorial office, which may be accessed through the following site: <http://mc.manuscriptcentral.com/fwb>

The corresponding author will need to create an account (top left hand corner) the first time he/she accesses the site, and will be asked to provide full contact details. Freshwater Biology – ScholarOne Manuscripts (formerly known as Manuscript Central) will then create a user name and password which should be retained for future access to the site. Once the author is logged into the system, the Main Menu will be displayed. Clicking on the Author Centre will bring up instructions for uploading the manuscript and associated files. You will be able to submit and upload your complete manuscript as either a Word document or Rich Text Format (RTF) file. However, all diagrams, tables and figures must be uploaded as separate files. As part of the submission process, any uploaded files will then be converted into journal specific PDF and HTML versions (with covering page) which you will be required to open and check before submitting. Once submitted, you will receive an acknowledgement within a few minutes. All subsequent correspondence regarding the manuscript will be handled by e-mail.

If the author is absolutely unable to submit the manuscript through Freshwater Biology ScholarOne Manuscripts (formerly known as Manuscript Central), he/she should contact Professor Alan Hildrew ([a.hildrew@qmul.ac.uk](mailto:a.hildrew@qmul.ac.uk)) or Professor Colin Townsend ([colin.townsend@stonebow.otago.ac.nz](mailto:colin.townsend@stonebow.otago.ac.nz)) by e-mail.

## SPECIAL ISSUES

Freshwater Biology publishes two-three themed issues each year which are available at the special single-issue price of £25.00 each. Visit the [Special Issues](#) page for more information. Only papers for those Special Issues that have been agreed with the Special Issues Editor (Professor Dave Strayer) should be submitted via Freshwater Biology ScholarOne Manuscripts (formerly known as Manuscript Central). However, if you have any queries in advance of submission, authors should contact him (strayerd@caryinstitute.org). Guest Editors should consult the [Guidelines for Guest Editors of Special Issues](#).

## SUBMISSION GUIDELINES

A single file should be prepared containing the title page, summary, text, acknowledgements, references and tables (see guidelines below). Additional files may be created for each figure. DOS or Windows operating system and Word Perfect or Word for Windows word-processing packages should be used to prepare the text file.

- Please leave the right-hand margin unjustified
- Turn the hyphenation option off
- Use tabs, not spaces to separate data in tables

(a) *Title page*. This should include the title, list of authors names, institute or laboratory of origin, name, postal address and email address of the author to whom proofs should be sent, an abbreviated title for use as a running head line and five keywords, which should be relevant for literature searching and each normally comprising not more than two words.

(b) *Summary*. All papers should include a summary, in short numbered paragraphs, limited to about 3% of the length of the text, and in any case to not more than 500 words. This should provide a concise statement of the scope of the work and its principal findings and be fully intelligible without reference to the main text.

(c) *Introduction*. This should contain a clear statement of the reason for doing the work, outlining essential background information but should not include either the results or conclusions.

(d) *Methods*. This should be concise but provide sufficient details to allow the work to be repeated. **Product and manufacturer names:** Where specific named materials/products are mentioned or named equipment used (including software packages), these should be identified by their manufacturer, followed by the manufacturer's location (e.g. town, state, country), or a source reference should be given if a standard or replicated procedure is being followed or uses.

(e) *Results*. This should not include material appropriate to the Discussion.

(f) *Discussion*. This should highlight the significance of the results and place them in the context of other work.

(g) *Acknowledgments*.

(h) *References*.

(i) *Tables*.

(j) *Figure legends*.

(k) *Illustrations*. The original drawings should not be sent until the Editor requests them.

Please see section on Tables, Figures and Illustrations for further information on electronic submission of artwork.

There are no formal limits to the length of papers, but page space in the journal is tight, and most papers (except review articles) should be no longer than 9,000 words in total (text plus references, excepting Figs and Tables).

## WELFARE AND LEGAL POLICY

Researchers must have proper regard for conservation and animal welfare considerations. Attention is drawn to the 'Guidelines for the Use of Animals in Research' published in each January issue of the journal *Animal Behaviour* since 1991. Any possible adverse consequences of the work for populations or individual organisms must be weighed against the possible gains in knowledge and its practical applications. Authors are required to sign a declaration that their work conforms to the

legal requirements of the country in which it was carried out ([see below](#)), but editors may seek advice from referees on ethical matters and the final decision will rest with the editors.

#### **Note to NIH Grantees**

Pursuant to NIH mandate, Wiley-Blackwell will post the accepted version of contributions authored by NIH grant-holders to PubMed Central upon acceptance. This accepted version will be made publicly available 12 months after publication. For further information, see [www.wiley.com/go/nihmandate](http://www.wiley.com/go/nihmandate).

#### **SUBMISSION**

Freshwater Biology ScholarOne Manuscripts (formerly known as Manuscript Central) will require Authors to confirm the following:

- (i) that the work as submitted has not been published or accepted for publication, nor is being considered for publication elsewhere, either in whole or substantial part.
- (ii) that the work conforms to the legal requirements of the country in which it was carried out, including those relating to conservation and welfare, and to the journals policy on these matters ([see above](#)).
- (iii) that all authors and relevant institutions have read the submitted version of the manuscript and approve its submission.
- (iv) that all persons entitled to authorship have been so included.

Manuscripts must be in English and spelling should conform to the *Concise Oxford Dictionary of Current English*. Editors reserve the right to modify manuscripts that do not conform to scientific, technical, stylistic or grammatical standards, and minor alterations of this nature will normally be seen by authors only at the proof stage.

#### **ONLINE OPEN**

OnlineOpen is available to authors of primary research articles who wish to make their article available to non-subscribers on publication, or whose funding agency requires grantees to archive the final version of their article. With OnlineOpen, the author, the author's funding agency, or the author's institution pays a fee to ensure that the article is made available to non-subscribers upon publication via Wiley Online Library, as well as deposited in the funding agency's preferred archive.

For the full list of terms and conditions, see [http://wileyonlinelibrary.com/onlineopen#OnlineOpen\\_Terms](http://wileyonlinelibrary.com/onlineopen#OnlineOpen_Terms). Any authors wishing to send their paper OnlineOpen will be required to complete the payment form available from our website at: [https://authorservices.wiley.com/bauthor/onlineopen\\_order.asp](https://authorservices.wiley.com/bauthor/onlineopen_order.asp).

Prior to acceptance there is no requirement to inform an Editorial Office that you intend to publish your paper OnlineOpen if you do not wish to. All OnlineOpen articles are treated in the same way as any other article. They go through the journal's standard peer-review process and will be accepted or rejected based on their own merit.

#### **AUTHOR MATERIAL ARCHIVE POLICY**

Please note that unless specifically requested, **Wiley-Blackwell will dispose of all hardcopy or electronic material submitted two months after publication**. If you require the return of any material submitted, please inform the editorial office or production editor as soon as possible if you have not yet done so.

#### **SCIENTIFIC NAMES**

The complete scientific name (genus and species) should be cited for every organism when first mentioned. Subsequent to its first appearance in the text, the generic name may be abbreviated to an initial except where intervening references to other genera would cause confusion. Common names of organisms, if used, must be accompanied by the correct scientific name on first mention. Scientific (e.g. Latin) names should be italicized.

Naming authorities need not be given, except in cases where the species identity is a focus of the scientific content (for instance where identity is being established, or is controversial or in question). In such cases naming authorities should be given only on first mention and should not be given in the title or summary. Tables are often useful in collating specific names and, if used in this way, should be referred to early in the text.



### ABBREVIATIONS AND UNITS

Full names with uncommon abbreviations must be given with the first mention; new abbreviations should be coined only for unwieldy names and should not be used at all unless the names occur frequently. In the title and summary unusual abbreviations should be identified, in the introduction and discussion they should be used sparingly. SI units are preferred. Contributors should consult the Royal Society pamphlet *Quantities, Units and Symbols* (1975) and the IBP pamphlet *Quantities Units and Symbols for IBP Synthesis* (1975).

### TABLES, FIGURES AND ILLUSTRATIONS

Tables should be numbered consecutively with Arabic numerals with a fully informative caption as a heading. Column headings should be brief, with units of measurement in parentheses. Vertical lines should not be used to separate columns. Electronic tables should be provided in an editable format (.rtf or .doc). All illustrations (including photographs) are classified as figures and should be numbered consecutively.

Authors should submit artwork electronically. **Photographs** should be saved at 300 d.p.i. in TIF format, or in JPG format with low compression. **Line figures** should preferably be submitted in vector graphics format, and either embedded as such in a Word document or saved in PDF or EPS format). If this is not possible, they should be saved separately as pixel-based graphics at 600 d.p.i. (at the required print size) and saved in TIF (not JPG) format, or embedded as such in a Word document. **Combination figures** (e.g. with photographic and line/text content) should be prepared as for line figures. For help in preparing your figures please go to our Electronic Artwork Information page [here](#).

In the full-text online edition of the journal, figure legends may be truncated in abbreviated links to the full screen version. Therefore the first 100 characters of any legend should inform the reader of key aspects of the figure.

### COLOUR ILLUSTRATIONS

It is the policy of Freshwater Biology for authors to pay the full cost for the reproduction of their colour artwork in print. The cost of colour printing in this Journal has recently gone down, with the first figure costing 150 GBP and all subsequent figures 50 GBP each. Therefore, please note that if there is colour artwork in your manuscript when it is accepted for publication, Wiley-Blackwell require you to complete and return a Colour Work Agreement form before your paper can be published. This form is required only for figures to be processed in colour in print and can be downloaded as a PDF\* [here](#). If you are unable to download the form, please contact the Production Editor at [fwb@wiley.com](mailto:fwb@wiley.com) and you will be emailed or faxed a form.

Any article received by Wiley-Blackwell with colour work will not be published until the form has been returned.

The Colour Work Agreement Form must be returned by post ONLY.

Production Editor:

Sue Tok

John Wiley & Sons Singapore

Journal Content Management

1 Fusionopolis Walk

#07-01 Solaris South Tower

Singapore 138 628

DID: (65) 6643 8442

Fax: (65) 6643 8008/6643 8599

email: [fwb@wiley.com](mailto:fwb@wiley.com)

\* To read PDF files, you must have Acrobat Reader installed on your computer. If you do not have this program, it is available as a free download from the following web address: <http://www.adobe.com/products/acrobat/readstep2.html>

## REFERENCES

**References in articles** - We recommend the use of a tool such as [EndNote](#) or [Reference Manager](#) for reference management and formatting.

EndNote reference styles can be searched for here: <http://www.endnote.com/support/enstyles.asp>

Reference Manager reference styles can be searched for here: <http://www.refman.com/support/rmstyles.asp>.

In the text, references should be made by giving the author's name with the year of publication, with one or both in parentheses. As in: "Smith (2002) found that fish..." OR "Fish were found mainly in deep water (Smith, 2002)". The same style is used for two-author papers. When reference is made to a work by three authors, all names should be given when cited for the first time and thereafter using only the first name and adding "*et al.*". For four or more authors, the first name followed by "*et al.*" should be used on all occasions. If several papers by the same author(s) and from the same year are cited -- a, b, c, etc., should be put after the year of publication. In the reference list, provide all authors for papers with six and less authors. For papers with more than six authors, list the first six authors followed by "*et al.*". References should be listed in alphabetical order at the end of the paper in the following standard form:

Avise J.C. (1994a) *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. Chapman & Hall, New York.

Avise J.C. (1994b) *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. PhD Thesis, Chapman University, New York.

Cornut J. E., Elger A., Lambrigot D., Marmonier P. M. & Chauvet E. (2010) Early stages of leaf decomposition are mediated by aquatic fungi in the hyporheic zone of woodland streams. *Freshwater Biology*, **55**, 2541-2556.

Simon C. (1991) Molecular systematics at the species boundary. In: *Molecular Techniques in Taxonomy* (Eds G.M. Hewitt, A.W.B. Johnston & J.P.W. Young), pp. 33–71. NATO ASI Series, Vol. 57. Springer-Verlag, Berlin.

Simon C. (1992) Molecular systematics. In: *Proceedings of First International Symposium on Molecular Techniques in Taxonomy* (Ed. J.C. Avise), pp. 23–34. Denton, Texas, 4–6 November 1992. Springer, Berlin.

Titles of journals should not be abbreviated. Unpublished material, except for PhD theses, should not be included among the references, but should be cited as 'X. Xxxxx, unpubl. data' in the text.

## COPYRIGHT TRANSFER AGREEMENT

Authors will be required to sign a Copyright Transfer Agreement (CTA) for all papers accepted for publication. Signature on the CTA is a condition of publication and papers will not be passed to the publisher for production unless a signed form has been received. Please note that signature of the Copyright Transfer Agreement does not affect ownership of copyright in the material. (Government employees need to complete the Author Warranty sections, although copyright in such cases does not need to be assigned). After submission authors will retain the right to publish their paper in various medium/circumstances (please see the form for further details). An appropriate form will be e-mailed to authors during the final stages of acceptance. Alternatively, authors may like to download a copy of the form [Here](#). The Copyright Transfer Agreement form can be returned via fax, email or post to the Production Office (as provided above).

## PROOFS

The corresponding author will receive an email alert containing a link to a web site. A working e-mail address must therefore be provided for the corresponding author. The proof can be downloaded as a PDF (portable document format) file from this site. Acrobat Reader will be required in order to read this file. This software can be downloaded (free of charge) from the following web site:

<http://www.adobe.com/products/acrobat/readstep2.html>.

This will enable the file to be opened, read on screen and printed out in order for any corrections to be added. Further instructions will be sent with the proof. Hard copy proofs will be posted if no e-mail address is available. Excessive changes made by the author in the proofs, excluding typesetting errors, will be charged separately.

## OFFPRINTS

The final PDF offprint of the online published article will be provided free of charge to the corresponding author, and will be available via Wiley-Blackwell Author Services only. Please register for free access by visiting <http://authorservices.wiley.com/bauthor/> and enjoy the many other benefits the service offers. The PDF offprint may be distributed subject to the Publisher's terms and conditions. Paper offprints of the printed published article may be purchased if ordered via the method stipulated on the instructions that will accompany the proofs. Printed offprints are posted to the correspondence address given for the paper unless a different address is specified when ordered. Note that it is not uncommon for printed offprints to take up to eight weeks to arrive after publication of the journal.

## EARLY VIEW

Freshwater Biology is covered by Wiley-Blackwell's Early View service. Early View articles are complete full-text articles published online in advance of their publication in a printed issue. Articles are therefore available as soon as they are ready, rather than having to wait for the next scheduled print issue. Early View articles are complete and final. They have been fully reviewed, revised and edited for publication, and the authors' final corrections have been incorporated. Because they are in final form, no changes can be made after online publication. The nature of Early View articles means that they do not yet have volume, issue or page numbers, so Early View articles cannot be cited in the traditional way. They are therefore given a Digital Object Identifier (DOI), which allows the article to be cited and tracked before it is allocated to an issue. After print publication, the DOI remains valid and can continue to be used to cite and access the article. More information about DOIs can be found at: <http://www.doi.org/faq.html>. To receive an e-mail alert once your article has been published, please see [this page](#).

## Supporting Information

Supporting Information can be published as web materials on the Freshwater Biology web site at the Editor's discretion. Note that if material is integral to the article it should be published as part of the article and not as Supporting Information. Supporting Information must be important, ancillary information that is relevant to the parent article but which does not or cannot appear in the printed edition of the journal. Supporting Information may include raw data in tables, more detailed versions of tables containing information of use to specialists but not necessary to understand the article, long species lists, detailed site information and distribution maps, descriptions of complex models, worked examples of complex statistical procedures, etc. Where there is Supporting Information, the printed paper will carry a brief title succinctly describing the contents of each item (e.g. Fig. S1, S2; Table S1 etc). It should not normally exceed 50 words. Such brief titles should be listed together after the references section of the main paper. A full, self explanatory title, with further details and definitions, should then accompany the Supporting Information file itself, and will appear in the online version of the paper only. In preparing the main text, Supporting Information should be cited just as other Figs and Tables. On first mention, please cite as, for instance "... (see Appendix S1 in Supporting Information). Subsequent references to further items of Supporting Information can be cited as, for instance, "... (see Table S1).

In order to provide long term access to Supporting Information, such material must be mounted on the Freshwater Biology web site rather than on authors' sites. The Supporting Information will be accessible by hot links from the on-line version of Freshwater Biology. Authors should note that Supporting Information is merely 'linked' to the article but will not be organised into any easily searched database; nor will it be subject to copy-editing. Authors are responsible for the preparation of Supporting Information, which should be supplied in a format that will be most accessible by readers. For more information please see our guidelines at <http://authorservices.wiley.com/bauthor/suppmat.asp>. Authors are encouraged to place all species distribution records in a publicly accessible database, such as the national Global Biodiversity Information Facility (GBIF) nodes ([www.gbif.org](http://www.gbif.org)) or data centres endorsed by GBIF, including BioFresh ([www.freshwaterbiodiversity.eu](http://www.freshwaterbiodiversity.eu)).