



Universidade do Estado do Rio de Janeiro
Centro Biomédico
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes

Marcella Coelho Berjante Mesquita

**Avaliação do efeito combinado de luz e temperatura nas respostas
ecofisiológicas de cepas de *Cylindrospermopsis raciborskii***

Rio de Janeiro

2016

Marcella Coelho Berjante Mesquita

**Avaliação do efeito combinado de luz e temperatura nas respostas ecofisiológicas
de cepas de *Cylindrospermopsis raciborskii***



Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós Graduação em Biologia Vegetal da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Manzi Marinho

Rio de Janeiro

2016

CATALOGAÇÃO NA FONTE
UERJ / REDE SIRIUS / BIBLIOTECA CTC-A

M582 Mesquita, Marcella Coelho Berjante.
Avaliação do efeito combinado de luz e temperatura nas respostas
ecofisiológicas de cepas de *Cylindrospermopsis raciborskii* / Marcella
Coelho Berjante Mesquita . - 2015.
102f. : il.

Orientador: Marcelo Manzi Marinho.
Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) - Universidade do Estado
do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes.

1. Cianobactérias - Teses. 2. Alga – Efeitos da luz - Teses. 3. I.
Marinho, Marcelo Manzi. II. Universidade do Estado do Rio de Janeiro.
Instituto de Biologia Paulo Alcântara Gomes. III. Título.

CDU 519.17

Autorizo, apenas para fins acadêmicos e científicos, a reprodução total ou
parcial desta dissertação, desde que citada a fonte.

Assinatura

Data

Marcella Coelho Berjante Mesquita

**Avaliação do efeito combinado de luz e temperatura nas respostas ecofisiológicas
de cepas de *Cylindrospermopsis raciborskii***

Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós Graduação em Biologia Vegetal da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Aprovada em 26 de julho de 2016.

Orientador:

Prof. Dr. Marcelo Manzi Marinho
Universidade do Estado do Rio de Janeiro

Banca examinadora:

Prof.^a Dra. Patrícia Domingos
Universidade do Estado do Rio de Janeiro

Prof.^a Dra. Natália Pessoa Noyma
Universidade do Estado do Rio de Janeiro

Prof.^a Dra. Gleyci Aparecida Oliveira Moser
Universidade do Estado do Rio de Janeiro

Rio de Janeiro

2016

DEDICATÓRIA

Dedico esse trabalho à minha família, porto seguro do meu viver.

AGRADECIMENTOS

Agradeço inicialmente à minha família pelo apoio e amor, sem os quais não conseguiria chegar até aqui. Pela paciência em tolerar minha ausência e pela compreensão sobre minhas escolhas.

Ao Prof^o Dr. Marcelo Manzi Marinho, pela orientação, incentivo, disponibilidade, paciência e acima de tudo pela amizade durante as atividades desenvolvidas desde o início do meu ciclo no laboratório. Obrigada por sempre ter acreditado em mim.

Aos amigos do Laboratório de Ecologia e Fisiologia do Fitoplâncton (Labalgas), local onde o trabalho foi desenvolvido, por toda a cooperação, espontaneidade, paciência e alegria durante os anos que desenvolvi o projeto.

Em especial aos amigos Caio, Luciana e Renan que entraram no mesmo período e fizeram que essa jornada se tornasse mais revigorante. Obrigada por todas as lágrimas, risadas e nervosismo compartilhados entre nós.

Ao Ique por ter me apoiado durante esses dois anos. Obrigada pelas caronas aos finais de semana para UERJ, pela paciência em me esperar, pelo apoio e suporte em todos os momentos e pelas dicas durante a construção da dissertação.

Agradeço a todos os professores e seus convidados pela dedicação demonstrada durante as aulas e pela oportunidade de aprendizado.

Aos demais idealizadores, coordenadores e funcionários do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal pela idealização desse curso.

À Capes, pela Bolsa de Mestrado.

E a todos que contribuíram de forma direta ou indireta para a realização deste trabalho.

Aprenda a confiar no que está acontecendo.
Se há silêncio, deixa-o aumentar, algo surgirá.
Se há tempestade, deixa-a rugir, se acalmará.

Lao Tsé

RESUMO

MESQUITA, M. C. B. **Avaliação do efeito combinado de luz e temperatura nas respostas ecofisiológicas de cepas de *Cylindrospermopsis raciborskii***. 2016. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) - Instituto de Biologia Roberto Alcantara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2016.

As florações de cianobactérias potencialmente tóxicas representam uma das principais consequências da eutrofização. Dentre as espécies formadoras de floração destaca-se *Cylindrospermopsis raciborskii*, cujo sucesso tem sido atribuído à sua plasticidade fenotípica e grande tolerância a fatores ambientais como baixa disponibilidade de luz. Apesar dos fatores que explicam a dominância de cianobactérias terem sido objeto de muitos estudos, nosso presente conhecimento está ainda distante de uma teoria compreensiva para explicar as causas, ocorrência e controle das florações. A maioria dos estudos ecofisiológicos analisou a resposta de *C. raciborskii* para fatores individuais, entretanto são necessárias mais informações sobre os efeitos combinados de variáveis (ex: temperatura e luz) para melhorar nossa interpretação sobre a distribuição dessa espécie dentro dos diferentes nichos de um mesmo ambiente. Nesse contexto, o objetivo do trabalho foi investigar a influência do efeito combinado de luz e temperatura nas respostas ecofisiológicas de três cepas de *C. raciborskii* (Cilindro 1, 2 e 3), isoladas do Reservatório do Camorim (RJ), um sistema naturalmente eutrófico. Para determinar o efeito da intensidade luminosa e da temperatura sobre o crescimento e diferentes características ecológicas relacionadas ao uso de luz (E_K - intensidade luminosa de saturação da fotossíntese, $rETR_{máx}$ - taxa máxima relativa de transporte de elétrons, α - eficiência fotossintética e $R_{máx}$ - rendimento máximo do cultivo), estudos de cultivos em laboratório combinaram seis intensidades luminosas (10, 40, 60, 100, 150 e $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e quatro temperaturas (15, 20, 25 e 30°C). As maiores taxas de crescimento foram observadas ao combinar temperaturas acima de 20°C com altas intensidades luminosas, sendo que Cilindro 1 cresceu mais lentamente do que as outras duas cepas. Todas as três cepas tiveram redução do $R_{máx}$ sob a maior intensidade luminosa e maior temperatura testada. Os parâmetros relacionados com a capacidade fotossintética ($rETR_{máx}$, E_K e α) das três cepas foram sensíveis à temperatura, havendo influência também da intensidade luminosa. Temperaturas acima de 20°C , combinado à alta intensidade luminosa, afetaram negativamente a taxa máxima relativa do transporte de elétrons ($rERT_{máx}$). Os valores de E_K indicaram que Cilindro1 pode ser considerada como adaptada à alta intensidade luminosa enquanto Cilindro 2 e 3 são cepas adaptadas à baixa luminosidade, por requisitarem menor irradiância. As cepas sob limitação ou saturação de luz foram influenciadas pela temperatura, confirmando a interação desses dois fatores. As cepas neste estudo confirmaram a variabilidade intraespecífica de *C. raciborskii* e sugere a existência de diferentes populações dessa espécie dentro de diferentes nichos de um mesmo ambiente, o que seria um fator favorável para prolongamento de florações de *C. raciborskii* e explicaria a frequência de ocorrência e distribuição desta espécie ao redor do mundo.

Palavras-chave: Cianobactérias. Capacidade fotossintética. Variabilidade intraespecífica.

ABSTRACT

MESQUITA, M. C. B. Evaluation of the combined effect of light and temperature in the ecophysiological responses of strains of *Cylindrospermopsis raciborskii*. 2016. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2016.

The blooms of potentially toxic cyanobacteria represent one of the main effects of eutrophication. Among the bloom forming species stands out *Cylindrospermopsis raciborskii* whose success has been attributed to their phenotypic plasticity and high tolerance to environmental factors such as low light availability. Despite the factors that explain the dominance of cyanobacteria have been the subject of many studies, our present knowledge is still far from a comprehensive theory that explain the causes, occurrence and control of blooms. Most ecophysiological studies examined *C. raciborskii* response to individual factors, but more information is needed about the combined effects of variables (eg temperature and light) to improve our interpretation of distribution in different niches of the same environment. In this context, the objective of this study was to investigate the influence of the combined effect of light and temperature in the ecophysiological responses of three strains of *C. raciborskii* (Cylindro 1, 2 and 3), isolated from the reservoir Camorim (RJ), a naturally eutrophic system. To determine the effect of light intensity and temperature on growth and different ecological characteristics related to light use (E_K - light intensity of photosynthesis saturation $rETR_{max}$ - maximum rate for electron transport, α - photosynthetic efficiency and R_{max} - maximum yield of the cultivate), studies of cultivation in laboratory were combined six light intensities (10, 40, 60, 100, 150 and 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and four temperatures (15, 20, 25 and 30°C). The highest growth rates were observed when combining temperatures above 20°C with high light intensities, and Cylindro 1 grew more slowly than the other two strains. All three strains had reduced R_{max} in highest light intensity and temperature tested. The parameters related to the photosynthetic capacity ($rETR_{max}$, E_K and α) of the three strains were sensitive to temperature, there is also the influence of light intensity. Above 20°C temperatures, combined with high light intensity, negatively affected the maximum relative rate of electron transport ($rERT_{max}$). The values indicated that E_K Cylindro 1 can be considered as adapted to high light intensity Cylindro while strains 2 and 3 are adapted to low light, such request by lower irradiance. Strains under limitation or light saturation were influenced by temperature, confirming the interaction of these two factors. The strains in this study confirmed the intraspecific variability of *C. raciborskii* and suggest the existence of different populations of this species in different niches of the same environment, which would be a favorable factor for algal blooms extension of *C. raciborskii* and explain the frequency of occurrence and distribution of this species around the world.

Keywords: Cyanobacteria. Photosynthetic capacity. Intraespecific variability.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1-	Diversidade morfológica de cianobactérias.....	20
Figura 2-	Cadeia transportadora de elétrons.....	23
Figura 3-	Aparato fotossintético de cianobactérias.....	24
Figura 4-	Espectro de absorção dos pigmentos fotossintetizantes.....	25
Figura 5-	Florações de cianobactérias em dois ecossistemas do Rio de Janeiro.....	27
Figura 6-	Tricomas de <i>Cylindrospermopsis raciborskii</i> apresentando diferentes morfotipos	30
Figura 7-	Tricomas de <i>C. raciborskii</i> do morfotipo reto com heterocito terminal	30
Figura 8-	Tricomas de <i>C. raciborskii</i> do morfotipo reto com acineto.....	31
Figura 9-	Mapa de localização do Maciço da Pedra Branca.....	39
Figura 10-	Reservatório do Camorim (RJ).....	40
Figura 11-	Ilustração da curva rápida de luz (CRL) e seus parâmetros fotossintéticos.....	44

LISTA DE GRÁFICOS

Gráfico 1 -	Efeito combinado de luz e temperatura sobre as taxas de crescimento..	47
Gráfico 2-	Efeito combinado de luz e temperatura sobre o rendimento máximo dos cultivos	50
Gráfico 3-	Efeito combinado de luz e temperatura sobre as taxas máximas relativa de transporte de elétrons	53
Gráfico 4-	Efeito combinado de luz e temperatura sobre a intensidade de saturação fotossintética	56
Gráfico 5-	Efeito combinado de luz e temperatura sobre a eficiência fotossintética (α)	59
Gráfico 6-	Curvas de Crescimento baseada na média de clorofila <i>a</i> em diferentes condições de luz em 15°C.....	84
Gráfico 7-	Curvas de Crescimento baseadass na média de clorofila <i>a</i> em diferentes condições de luz em 20°C.....	85
Gráfico 8-	Curvas de Crescimento baseadas na média de clorofila <i>a</i> em diferentes condições de luz em 25°C.....	86
Gráfico 9-	Curva de Crescimento baseados na média de clorofila <i>a</i> em diferentes condições de luz em 30°C.....	87
Gráfico 10-	Correlação entre clorofila <i>a</i> e absorbância de 750 nm da cepa <i>Cylindro</i> 1 em 15°C.....	88
Gráfico 11-	Correlação entre clorofila <i>a</i> e absorbância de 750 nm da cepa <i>Cylindro</i> 1 em 20°C.....	89
Gráfico 12-	Correlação entre clorofila <i>a</i> e absorbância de 750 nm da cepa <i>Cylindro</i> 1 em 25°C.....	90
Gráfico 13-	Correlação entre clorofila <i>a</i> e absorbância de 750 nm da cepa <i>Cylindro</i> 1 em 30°C.....	91
Gráfico 14-	Correlação entre clorofila <i>a</i> e absorbância de 750 nm da cepa <i>Cylindro</i> 2 em 15°C.....	92
Gráfico 15-	Correlação entre clorofila <i>a</i> e absorbância de 750 nm da cepa <i>Cylindro</i> 2 em 20°C.....	93
Gráfico 16-	Correlação entre clorofila <i>a</i> e absorbância de 750 nm da cepa <i>Cylindro</i>	

	2 em 25°C.....	94
Gráfico 17-	Correlação entre clorofila <i>a</i> e absorbância de 750 <i>nm</i> da cepa Cylindro 2 em 30°C.....	95
Gráfico 18-	Correlação entre clorofila <i>a</i> e absorbância de 750 <i>nm</i> da cepa Cylindro 3 em 15°C.....	96
Gráfico 19-	Correlação entre clorofila <i>a</i> e absorbância de 750 <i>nm</i> da cepa Cylindro 3 em 20°C.....	97
Gráfico 20-	Correlação entre clorofila <i>a</i> e absorbância de 750 <i>nm</i> da cepa Cylindro 3 em 25°C.....	98
Gráfico 21-	Correlação entre clorofila <i>a</i> e absorbância de 750 <i>nm</i> da cepa Cylindro 3 em 30°C.....	99
Gráfico 22-	Curvas rápidas de luz baseadas nos valores médios de ETR da cepa Cylindro 1.....	100
Gráfico 23-	Curvas rápidas de luz baseadas nos valores médios de ETR da cepa Cylindro 2.....	101
Gráfico 24-	Curvas rápidas de luz baseadas nos valores médios de ETR da cepa Cylindro 3.....	102

LISTA DE QUADROS E TABELAS

Quadro 1-	Ocorrência de <i>Cylindrospermopsis raciborskii</i> em diferentes países.....	28
Quadro 2-	Ocorrência, dominância ou florações de <i>Cylindrospermopsis raciborskii</i> no Brasil.....	29
Quadro 3-	Composição do meio BG-11 modificado.....	41
Quadro 4-	Composição do meio WC modificado.....	41
Tabela 1-	Comparação dos valores de Ip entre o primeiro (t0) e último (t10) dia de experimento.....	46
Tabela 2-	Tabela com dados da Two-Way ANOVA para os efeitos de luz e temperatura nas taxas de crescimento da cepa Cylindro 1 (<i>Cylindrospermopsis raciborskii</i>).....	48
Tabela 3-	Tabela com dados da Two-Way ANOVA para os efeitos de luz e temperatura nas taxas de crescimento da cepa Cylindro 2 (<i>Cylindrospermopsis raciborskii</i>).....	49
Tabela 4-	Tabela com dados da Two-Way ANOVA para os efeitos de luz e temperatura nas taxas de crescimento da cepa Cylindro 3 (<i>Cylindrospermopsis raciborskii</i>).....	49
Tabela 5-	Tabela com dados da Two-Way ANOVA para os efeitos de luz e temperatura no rendimento máximo dos cultivos da cepa Cylindro 1 (<i>Cylindrospermopsis raciborskii</i>).....	51
Tabela 6-	Tabela com dados da Two-Way ANOVA para os efeitos de luz e temperatura no rendimento máximo dos cultivos da cepa Cylindro 2 (<i>Cylindrospermopsis raciborskii</i>).....	51

Tabela 7-	Tabela com dados da Two-Way ANOVA para os efeitos de luz e temperatura no rendimento máximo dos cultivos da cepa <i>Cylindro 3 (Cylindrospermopsis raciborskii)</i>	52
Tabela 8-	Tabela com dados da Two-Way ANOVA para os efeitos de luz e temperatura nas taxas máximas relativa de transporte de elétrons da cepa <i>Cylindro 1 (Cylindrospermopsis raciborskii)</i>	54
Tabela 9-	Tabela com dados da Two-Way ANOVA para os efeitos de luz e temperatura nas taxas máximas relativa de transporte de elétrons da cepa <i>Cylindro 2 (Cylindrospermopsis raciborskii)</i>	55
Tabela 10-	Tabela com dados da Two-Way ANOVA para os efeitos de luz e temperatura nas taxas máximas relativa de transporte de elétrons da cepa <i>Cylindro 3 (Cylindrospermopsis raciborskii)</i>	55
Tabela 11-	Tabela com dados da Two-Way ANOVA para os efeitos de luz e temperatura na intensidade luminosa de saturação fotossintética da cepa <i>Cylindro 1 (Cylindrospermopsis raciborskii)</i>	57
Tabela 12-	Tabela com dados da Two-Way ANOVA para os efeitos de luz e temperatura na intensidade luminosa de saturação fotossintética da cepa <i>Cylindro 2 (Cylindrospermopsis raciborskii)</i>	57
Tabela 13-	Tabela com dados da Two-Way ANOVA para os efeitos de luz e temperatura na intensidade luminosa de saturação fotossintética da cepa <i>Cylindro 3 (Cylindrospermopsis raciborskii)</i>	58
Tabela 14-	Tabela com dados da Two-Way ANOVA para os efeitos de luz e temperatura na intensidade luminosa na eficiência fotossintética da cepa <i>Cylindro 1 (Cylindrospermopsis raciborskii)</i>	59
Tabela 15-	Tabela com dados da Two-Way ANOVA para os efeitos de luz e	

	temperatura na intensidade luminosa na eficiência fotossintética da cepa Cylindro 2 (<i>Cylindrospermopsis raciborskii</i>).....	60
Tabela 16-	Tabela com dados da Two-Way ANOVA para os efeitos de luz e temperatura na intensidade luminosa na eficiência fotossintética da cepa Cylindro 3 (<i>Cylindrospermopsis raciborskii</i>).....	60
Tabela 17-	Tabela resumo das melhores performances das cepas em diferentes combinações de luz e temperatura em relação aos parâmetros analisados.....	61

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

Abs	Absorbância
ATP	Trifosfato de adenosina
Chl <i>a</i>	Clorofila <i>a</i>
CyanoHabs	Floração de cianobactérias potencialmente nocivas
E_K	Intensidade de saturação da fotossíntese
NADPH	Fosfato de dinucleotídeo de adenina e nicotinamida reduzido.
$rETR_{m\acute{a}x}$	Taxa máxima relativa de transporte de elétrons
$R_{m\acute{a}x}$	Rendimento máximo da cultura
μ	Taxa de crescimento
$\mu_{m\acute{a}x}$	Taxa máxima de crescimento
α	Eficiência fotossintética

LISTA DE SÍMBOLOS

$^{\circ}\text{C}$	Grau Celsius
Km^2	Quilômetro quadrado
L^{-1}	Litro
mL	Mililitro
N_2	Gás nitrogênio
NH_4^+	Íon amônio
NO^{2-}	Íon Nitrito
NO^{3-}	Íon Nitrato
nm	Nanômetro
O_2	Gás oxigênio
PSI	Fotossistema I
PSII	Fotossistema II
m^2	Metro quadrado
s^{-1}	Segundo
ϕPSII	Eficiência do fotossistema II

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO	20
1	CIANOACTÉRIAS	20
1.1	Aparato fotossintético de cianobactérias	23
1.2	Florações de cianobactérias	26
1.3	Características e condições que interferem nas respostas ecofisiológicas de <i>Cylindrospermopsis raciborskii</i>	29
1.3.1	<u>Variabilidade intraespecífica</u>	32
1.3.2	<u>Intensidade luminosa</u>	34
1.3.3	<u>Temperatura</u>	35
1.4	Efeito combinado de luz e temperatura em cepas de <i>Cylindrospermopsis raciborskii</i>	36
2	OBJETIVOS	38
2.1	Objetivo geral	38
2.2	Objetivos específicos	38
3	METODOLOGIA	39
3.1	Isolamento das cepas em estudo	39
3.2	Condições de cultivo e aclimação das cepas	40
3.3	Avaliação do efeito combinado de luz e temperatura nas três cepas de <i>Cylindrospermopsis raciborskii</i>	41
3.3.1	<u>Avaliação do efeito combinado de luz e temperatura sobre o crescimento de cepas de <i>Cylindrospermopsis raciborskii</i></u>	42
3.3.2	<u>Avaliação do efeito combinado de luz e temperatura sobre o desempenho da capacidade fotossintética de cepas de <i>Cylindrospermopsis raciborskii</i></u>	44
3.4	Tratamento dos dados	45
4	RESULTADOS	46
4.1	Homogeneidade dos cultivos	46
4.2	Efeito combinado de luz e temperatura sobre o crescimento (μ)	47

4.3	Efeito combinado de luz e temperatura sobre o rendimento máximo dos cultivos ($R_{m\acute{a}x}$)	50
4.4	Efeito combinado de luz e temperatura sobre o desempenho da capacidade fotossintética dos cultivos	52
4.4.1	<u>Efeito combinado de luz e temperatura sobre a taxa máxima relativa de transporte de elétrons ($rETR_{m\acute{a}x}$)</u>	53
4.4.2	<u>Efeito combinado de luz e temperatura sobre a intensidade luminosa de saturação fotossintética (E_K) e eficiência fotossintética (α)</u>	56
5	DISCUSSÃO	62
	CONCLUSÃO	68
	REFERÊNCIAS	69
	ANEXO A - Curvas de crescimento das cepas de <i>Cylindrospermopsis raciborskii</i> em diferentes combinações de luz e temperatura.....	84
	ANEXO B - Correlações entre clorofila <i>a</i> e absorbância de 750 nm das três cepas estudadas de <i>Cylindrospermopsis raciborskii</i> em diferentes combinações de luz e temperatura.....	88
	ANEXO C - Curvas rápidas de luz das três cepas estudadas de <i>Cylindrospermopsis raciborskii</i> em diferentes combinações de luz e temperatura	100

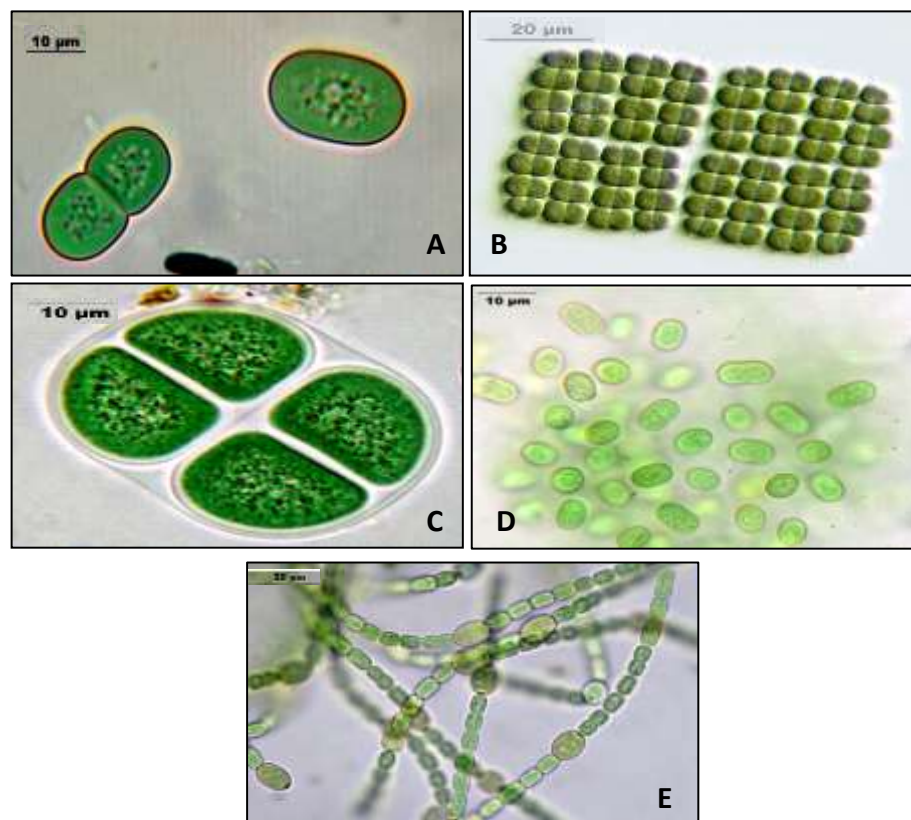
INTRODUÇÃO

1 CIANOBACTÉRIAS

Cianobactérias são considerados os mais antigos organismos fotoautotróficos com produção de oxigênio, tendo sua proliferação ocorrida durante a era pré-cambriana, aproximadamente há 3,5 bilhões de anos (SCHOPF, 2000). São produtores primários procariotas, sem membrana nuclear e nem plastídeos diferenciados (BICUDO; BICUDO, 2008).

Uma das características marcantes desse grupo é a capacidade de crescimento nos mais variados ambientes, sendo a grande maioria das espécies encontrada nas águas doces, onde podem viver no plâncton, no perifiton e bentos (SOUZA, 2006). Além disso, os organismos desse grupo apresentam morfologia bem diversificada, podendo ser unicelulares ou filamentosos, ocorrer isoladamente ou agrupados em colônias (WHITTON; POTTS, 2000) (Figura 1).

Figura 1- Diversidade morfológica de cianobactérias



Legenda: *Synechococcus* sp. (A); *Merismopedia* sp. (B); *Chroococcus* sp. (C); *Aphanotece* sp. (D); *Dolichospermum* sp (E).

Fonte: Modificado de Dr. Ralf Wagner <<http://www.dr-ralf-wagner.de/>>

Os indivíduos unicelulares podem apresentar formas bastante variadas, desde arredondadas, elípticas e oblongas até cilíndrico-alongadas, fusiformes e periformes, podendo ou não apresentar em suas células, envelope mucilaginoso. As colônias podem ser formadas por poucas células ou centenas delas, sendo arredondadas, alongadas, tabulares, cúbicas ou irregulares (AZEVEDO; SANT'ANNA, 2006).

As cianobactérias filamentosas podem ter estrutura uni ou multisseriada, apresentar ou não uma bainha de mucilagem e ainda podem ou não ser ramificadas. O filamento que não apresenta bainha de mucilagem é denominado de tricoma. O tricoma apresenta a estrutura formada por uma cadeia de células de tamanho e forma variadas. Além disso, o tricoma pode apresentar diferentes morfotipos, sendo estes retos, sigmóides ou enrolados (MUR; SKULBERG; UTKILEN, 1999; AZEVEDO; SANT'ANNA, 2006).

O tricoma pode ser constituído apenas por um tipo de célula, conhecida como célula vegetativa ou pode apresentar, além dessas, células diferenciadas denominadas de heterocito ou acineto. O heterocito origina-se de células vegetativas que perderam parte de seu conteúdo e em cujas paredes formaram-se poros, permitindo a comunicação seletiva com as células vegetais vizinhas (AZEVEDO; SANT'ANNA, 2006).

Em geral, a formação desse tipo celular está diretamente relacionada com o meio ambiente, mais precisamente com o teor de nitrogênio disponível no meio. Quando a concentração e biodisponibilidade deste elemento estão baixas, o número de heterocitos formados será maior, devido à presença da enzima nitrogenase que fixa o nitrogênio atmosférico (gás nitrogênio - N_2) (MUR; SKULBERG; UTKILEN, 1999; AZEVEDO; SANT'ANNA, 2006).

A atmosfera que circunda as células é oxidante e a fotossíntese aeróbica produz oxigênio (O_2), diretamente no citoplasma. A parede espessada do heterocito impede a entrada de oxigênio e permite sua completa utilização pela respiração. O heterocito não contém o fotossistema II e sua ausência evita a liberação de oxigênio e em consequência, a nitrogenase atua em condição anaeróbica local (REVIERS, 2006).

A presença do fotossistema I, em compensação, permite a síntese de ATP e de NADPH, necessários ao metabolismo celular e, especialmente, à redução do nitrogênio gasoso (N_2) em íon amônio (NH_4^+). A energia é também fornecida para a respiração. A parede espessa do heterocito comporta, além disso, uma ou duas zonas salientes direcionadas para o interior da célula, situadas nos polos do heterocito e são denominadas “nódulos polares”.

Esses nódulos contêm canais muito finos que permitem o contato do citoplasma do heterocito com aquele da célula vizinha (REVIERS, 2006).

O nitrogênio, de início é armazenado na forma de cianoficina; depois, sai do heterocito, através dos canais nodulares, na forma de glutamina. Em sentido contrário, esses canais permitem a entrada de glicídios de pequena massa molecular. Nas cianobactérias que possuem heterocito, a fotossíntese aeróbica e a fixação do nitrogênio ocorrem, portanto, em locais diferentes do talo. A grande vantagem de possuir heterocito é a possibilidade de fixação de nitrogênio atmosférico durante a fotossíntese (REVIERS, 2006).

O acineto também tem sua origem a partir de células vegetativas. Esta célula aumenta de tamanho, já que estoca grandes quantidades de substâncias de reserva e espessa sua parede, funcionando como esporo de resistência que se forma quando as condições ambientais não estão favoráveis. O acineto permanece vivo, normalmente no sedimento, germinando assim que as condições ambientais voltam a ser favoráveis (AZEVEDO; SANT'ANNA, 2006).

O único meio de reprodução desse grupo é assexuado, no qual a divisão binária é o processo mais comum (MUR; SKULBERG; UTKILEN, 1999), quando uma célula se alonga e acaba se dividindo em duas células filhas (LEE, 2008). Entretanto, já foi verificada troca genética entre filamentos de cianobactérias, sendo considerada uma parassexualidade ao invés da reprodução sexuada. O fenômeno de parassexualidade ocorre seja pela passagem de um fragmento de DNA de uma célula doadora a uma célula receptora, com substituição de partes homólogas de DNA (transformação), seja por conjugação devido à transferência de DNA através de um canal estreito (REVIERS, 2006).

Espécies filamentosas se reproduzem por fragmentação de tricomas, ou pela formação de hormogônio (MUR; SKULBERG; UTKILEN, 1999). A formação do hormogônio geralmente se dá quando uma célula do filamento morre ou a parede entre as células se separa. Os hormogônios se diferenciam dos tricomas vegetativos por sua motilidade, pelo pequeno tamanho de suas células, a ausência de heterocitos (MEEKS; ELHAI, 2002) e, em algumas espécies, pode apresentar vacúolos de gás, responsáveis pela flutuabilidade (LEE, 2008).

As cianobactérias apresentam uma diversidade de pigmentos fotossintéticos, sendo a clorofila *a* um dos principais pigmentos, além dos acessórios, como: ficocianina, aloficocianina e ficoeritina. Estes pigmentos citados por último são os grandes responsáveis por sua coloração (REVIERS, 2006).

1.1 Aparato fotossintético de cianobactérias

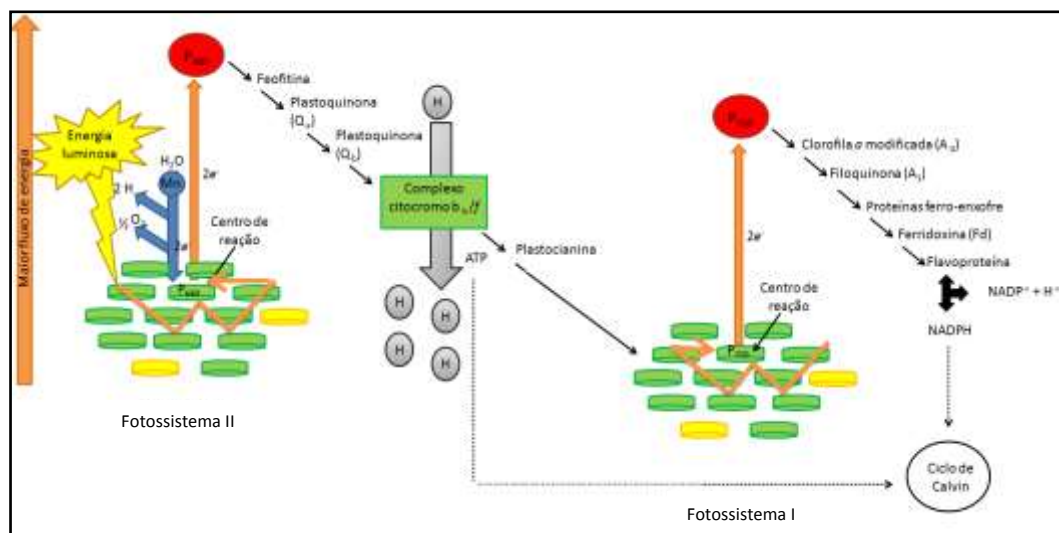
As cianobactérias, assim como os outros seres autotróficos, possuem um aparato fotossintético que converte energia luminosa em energia química, tendo como produto final desse processo a síntese de compostos orgânicos (RAVEN, EVERT; EICHHORN, 2007).

A clorofila *a* é um dos principais pigmentos responsáveis pela absorção de luz e realização da fotossíntese nesses organismos (CHORUS; BARTRAM, 1999). Entretanto, existem algumas cianobactérias que apresentam clorofila *d* ao invés da clorofila *a* e absorvem luz nos comprimentos de ondas 400, 456 e 696 *nm* (MURAKAMI et al., 2004).

Para a realização da fotossíntese, esses organismos dispõem de complexo pigmento-proteína, constituídos por clorofila *a*, na maioria das vezes, e pigmentos acessórios, responsáveis pela captação e transferência da energia luminosa para uma região especializada, onde ocorrem as reações fotoquímicas, denominada de centro de reação (RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2001; FALKOWSKI; RAVEN, 2007).

O conjunto formado por esses complexos com os centros de reação origina as duas unidades fotossintéticas, também denominadas de sistemas antena: fotossistema I (PSI) e fotossistema II (PSII). Os dois fotossistemas estão arranjados em série e interligados por uma cadeia de transporte de elétrons, cujo fluxo é determinado em função da diferença do potencial de redução entre os diferentes constituintes: plastoquinona, complexo citocromo *b6f*, plastocianina, ferredoxina e ferredoxina-NADP redutase (Figura 2) (RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2001; FALKOWSKI; RAVEN, 2007).

Figura 2- Cadeia transportadora de elétrons.



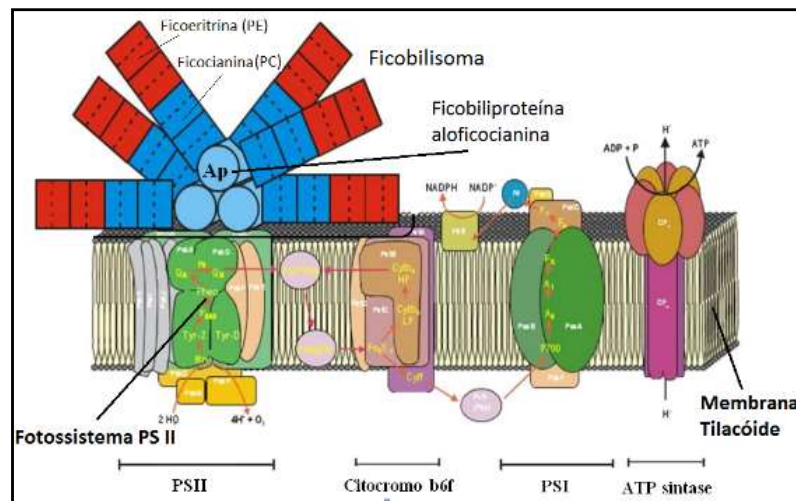
Fonte: Modificado de RAVEN, 2007.

O PSI é composto por moléculas de clorofila *a*; enquanto que o PSII é composto por pigmentos acessórios, as ficobiliproteínas, organizadas numa estrutura denominada ficobilissomo (PBS). Apesar dos dois sistemas estarem na membrana tilacóide (Figura 3), o sistema antena das ficobiliproteínas se situa externamente à membrana, onde captam a energia solar e transferem a energia de excitação absorvida para o centro de reação do fotossistema II (GROSSMAN et al., 1993; BALD; KRUIP; RÖGNER, 1996).

As ficobiliproteínas são cromoproteínas (proteínas coloridas), solúveis em água e constituídas de uma parte não proteica, conhecida como grupo prostético ou cromóforo, e uma parte proteica denominada apoproteína. O grupo prostético ou cromóforo de tetrapirróis (pigmento biliar), conhecido como ficobilina, é fortemente ligado à sua apoproteína - ligação covalente- e por este motivo é difícil separar o pigmento da apoproteína, sendo denominado de ficobiliproteína (LEE, 2008).

Há duas apoproteínas, denominadas de α e β , que juntas formam a unidade básica das ficobiliproteínas e estão ligados aos cromóforos coloridos, sendo os principais a ficocianobilina (cromóforo azul), onde ocorrem ficocianina e aloficocianina, e ficoeritrobilina (cromóforo vermelho), onde ocorre a ficoeritrina. (LEE, 2008).

Figura 3- Aparato fotossintético de cianobactérias



Fonte: SÖZER, 2011.

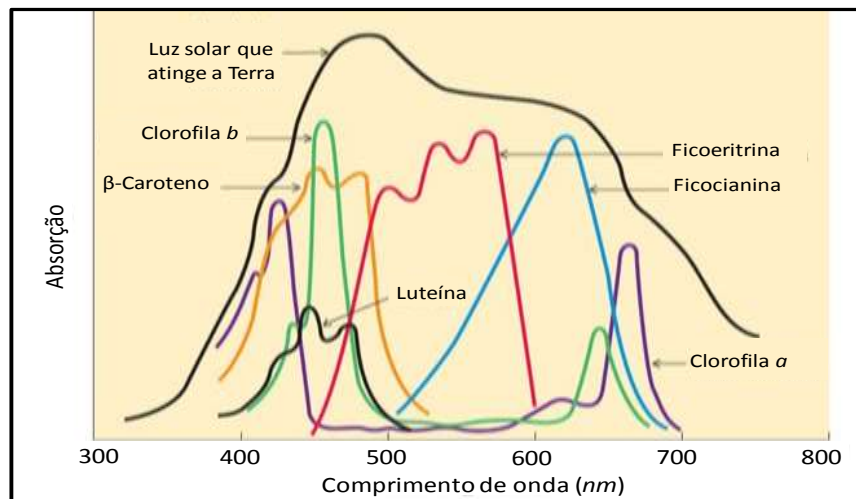
O principal papel biológico das ficobiliproteínas é o de receptor de luz durante o processo fotossintético garantindo uma vantagem competitiva às cianobactérias, por permitirem a absorção de intensidade luminosa em diferentes comprimentos de ondas. Exceção do gênero *Prochlorococcus*, no qual seu aparelho fotossintético difere das demais cianobactérias devido

à presença das formas de divinil de clorofila *a* (Chl a_2), acumulação de Chl B₂ como o principal pigmento de colheita de luz, a ocorrência de altas concentrações de α -caroteno e a falta de ficobilissomas reconhecíveis e ficobilinas exceto ficoeritrina (MOORE; CHISHOLM, 1999; MOORE; GOERICKE; CHISHOLM, 1995; PARTENSKY et al., 1999b).

Além disso, tem sido discutido um papel secundário, que seria o de reserva de nitrogênio, visto que estas são seletivamente degradadas quando as células são expostas à privação deste nutriente (SLOTH; WIEBE; ERIKSEN, 2006).

A organização estrutural do PSB está diretamente relacionada com a composição dos pigmentos acessórios e sabe-se que a alofococianina absorve energia em luz vermelha (máximo de absorção a 650 nm), ficocianina absorve na região do vermelho, sendo de cor azul (máximo de absorção a 625 nm) e ficoeritrina absorve energia luminosa na região do verde (máximo de absorção a 565 nm) apresentando coloração vermelha (GLAZER, 1981) (Figura 4). Todavia, esses pigmentos podem não ocorrer concomitantemente, como por exemplo, algumas cianobactérias não apresentam a ficoeritrina e, no gênero *Aphanizomenon*, não ocorre à organização estrutural em PSB devido à ausência da alofococianina (BENEDETTI et al., 2006).

Figura 4- Espectro de absorção dos pigmentos fotossintetizantes



Fonte: Modificado de MARTINS et al., 2015.

A qualidade e a quantidade de luz podem influenciar também na concentração de PBS. Em geral, altas intensidades luminosas resultam em diminuição do número de proteínas cromóforos no complexo e uma diminuição do número de PBS por célula, assim como de clorofila *a* (PORTER et al., 1978; WYMAN; FAY, 1986; SENDERSKY et al., 2005). Em

aumentos iniciais de intensidade luminosa pode não haver modificação nas concentrações de clorofila e ficobiliproteínas por célula, em contrapartida, na medida em que a intensidade luminosa aumenta há uma redução destas concentrações, fato decorrente da menor taxa de síntese e/ou de um aumento da degradação. Tal comportamento conduz à proteção da célula, favorecendo o crescimento em situações que poderiam conduzir à foto-oxidação da clorofila (WYMAN; FAY, 1986).

Os carotenóides, outro grupo de pigmentos, funcionam como pigmentos acessórios, pois absorvem e transferem a energia luminosa para moléculas de clorofila, aumentando dessa maneira a eficiência da fotossíntese. Além disso, são tidos como a primeira linha de defesa da célula contra o dano oxidativo durante a fotossíntese (STEIGER; SCHAFER; SANDMANN, 1999). Por este fato, são produzidos por todos os organismos fotossintetizantes: plantas, algas e cianobactérias, e ainda por muitas espécies de bactérias não fotossintéticas (YUEHUI et al., 2010).

Os carotenóides estão localizados no próprio aparato fotossintético, nas membranas celulares e dos tilacóides, além da parede celular e do citoplasma das células das cianobactérias (GUSKOV et al., 2009). Além disso, é sabido que a composição carotenóica depende das condições de desenvolvimento, tais como estágio de crescimento, intensidade luminosa, fonte e concentração de nitrogênio na cultura, assim como a espécie e os tipos de cepa envolvidos (TAKAICH; MOCHIMARU, 2007).

A intensidade luminosa estimula a expressão de genes relacionados à biossíntese de carotenóides, principalmente no que concerne às altas intensidades luminosas (SCHÄFER et al., 2006). Vários trabalhos já reportaram o aumento do teor de carotenóides em cianobactérias, em resposta ao aumento da irradiância, de maneira a prevenir o dano oxidativo (RUCKER; KOHL; KAISER, 1995; NIGOYI; BJÖRKMAN; GROSSMAN, 1997; MISKIEWICZ et al., 2000).

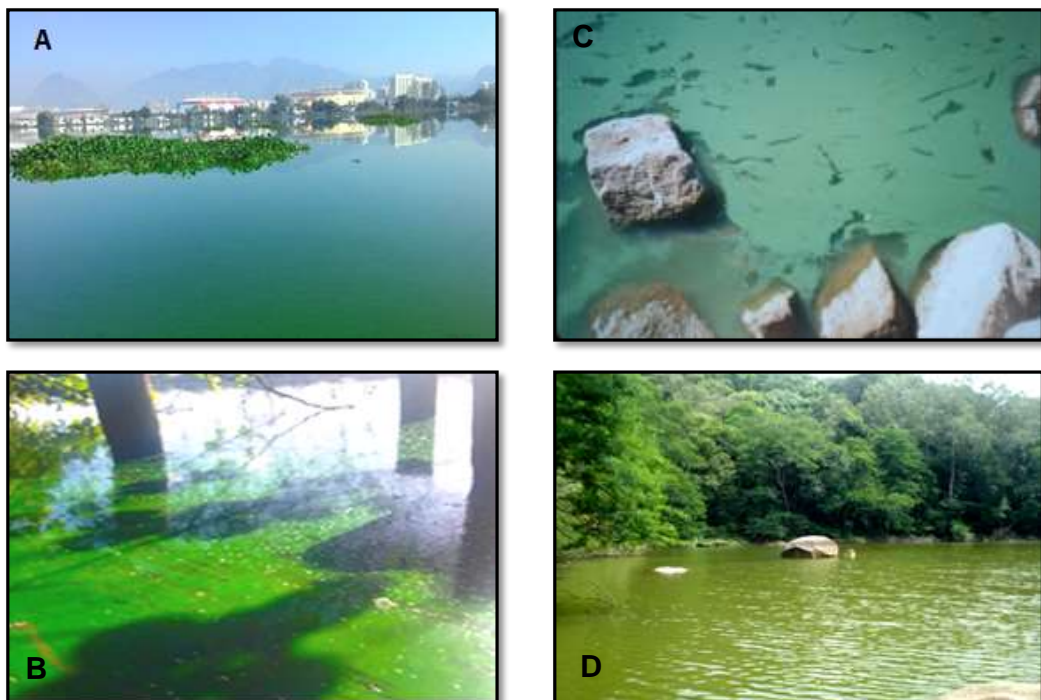
1.2 Florações de cianobactérias

O processo de eutrofização é um problema mundial, sendo considerado atualmente um dos principais fatores responsáveis pela deterioração dos ecossistemas aquáticos. Esse processo de degradação do ambiente interfere diretamente nas características físicas e químicas da água, gerando modificações qualitativas e quantitativas nas comunidades aquáticas (TUNDISI, 2003).

A eutrofização é caracterizada pelo enriquecimento da água, principalmente pelo aumento excessivo da concentração de nitrogênio e fósforo na coluna d'água, ocasionados pelo aumento da carga de nutrientes de origem mineral ou resultante da ação antrópica, pelo lançamento de esgoto “in natura”, que culminam em rápido e intenso crescimento de algumas espécies fitoplanctônicas. Nestas condições, destacam-se algumas espécies de cianobactérias com grande capacidade de proliferação e acúmulo de elevada biomassa (VAN DER BERGH et al., 2002; GRANÉLI; WEBER; SALOMON, 2008). Além disso, são considerados organismos nocivos, pois algumas espécies são potenciais produtoras de toxinas (CHORUS; BARTRAM, 1999).

As florações de cianobactérias nocivas (CyanoHABs) (Figura 5) vêm aumentando em intensidade e frequência, principalmente, devido às mudanças climáticas globais (PEARL; HUISMAN, 2008), tornando esses eventos comuns em muitos ecossistemas aquáticos, o que indica perda de qualidade da água (HUISMAN; MATTHIJS; VISSER, 2005).

Figura 5- Florações de cianobactérias em dois ecossistemas do Rio de Janeiro



Legenda: Lagoa de Jacarepaguá (A-B), Reservatório de Ingazeira (C) e Represa do Camorim (D).

As CyanoHABs podem também produzir cianotoxinas que acarretará em grande impacto nos ecossistemas aquáticos, principalmente em ecossistemas de água doce, por serem consideradas uma ameaça para a utilização desses ecossistemas para fins recreativos e de saúde pública. Além disso, gera impactos econômicos, interferindo também em atividades

desenvolvidas pelo ser humano, como a pesca e a aquicultura, comprometendo ainda equipamentos de usinas hidroelétricas e a consequente geração de energia (CHORUS; BARTRAM, 1999; CARMICHEL, 2001).

As florações de *C. raciborskii* têm despertado grande interesse de pesquisadores, em parte pelo seu potencial em produzir toxinas e formar florações, e também pelo aumento do número de relatos de sua ocorrência em águas continentais de diferentes países (Quadro 1).

Quadro 1- Ocorrência de *Cylindrospermopsis raciborskii* em diferentes países

País	Continente	Referência
Alemanha	Europa	Fastner et al. (2003); Mehnert et al. (2010)
Austrália	Oceania	Mcgregor; Fabbro (2000)
Áustria	Europa	Dokulil; Mayer (1996)
China	Ásia	Wu et al. (2010)
Cuba	Caribe	Komárek (1984)
Egito	África	Mohamed (2007)
Espanha	Europa	Romo; Miracle (1994); Mehnert et al, (2010)
Estados Unidos	América do Norte	Prescott; Andrews (1955); Hill (1970); Lind (1984); Yilmaz; Philips (2011)
França	Europa	Couté; Leitão; Martin (1997); Briand et al. (2002); Briand et al. (2004)
Grécia	Europa	Gkelis; Zaoutsos (2014)
Itália	Europa	Messineo et al. (2010)
Polônia	Europa	Kokocinski et al. (2010); Kokocinski; Soininen (2012).
Portugal	Europa	Neilan et al. (2003)
Uruguai	América do Sul	Piccini et al (2011)

Dentre os gêneros mais frequentemente observados nas florações de cianobactérias no Brasil, destaca-se *Cylindrospermopsis*, cuja espécie *Cylindrospermopsis raciborskii* (Quadro 2) é potencialmente produtora de cianotoxina (AZEVEDO, 1996; GOMES et al., 2013).

Quadro 2 – Ocorrência, dominância ou floração de *Cylindrospermopsis raciborskii* no Brasil

	Localização	Região	Referência
Ocorrência	Distrito Federal	Centro-Oeste	Branco; Senna (1991)
	Minas Gerais	Sudeste	Costa (2015)
	Pernambuco	Nordeste	Bouvy et al. (2000); Bittencourt et al. (2012)
	São Paulo	Sudeste	Cordeiro-Araújo et al. (2010)
Dominância	Goiás	Centro-Oeste	Silva; Train; Rodrigues (2001)
	Rio de Janeiro	Sudeste	Soares; Lürling; Huszar (2013)
	Paraná	Sul	Serafim-Júnior et al. (2010)
	Santa Catarina	Sul	Tonetta (2012)
Floração	Rio Grande do Norte	Nordeste	Costa et al. (2006)
	São Paulo	Sudeste	Lagos et al. (1999)

1.3 Características e condições que interferem nas respostas ecofisiológicas de *Cylindrospermopsis raciborskii*

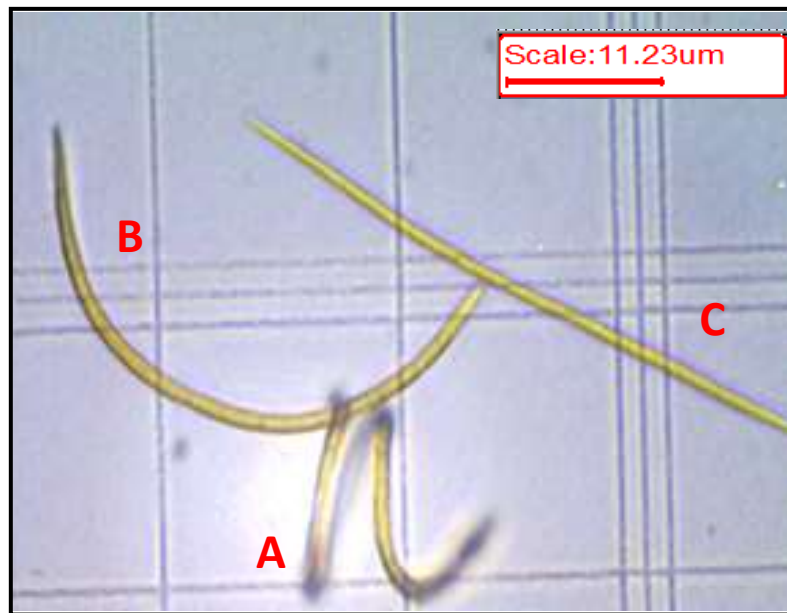
Cylindrospermopsis raciborskii (Woloszynska) Seenayya et Subba Raju é uma cianobactéria filamentosa pertencente à ordem *Nostocales*, caracterizada por apresentar tricomas isopolares, solitários (não formam colônia), cilíndricos ou ligeiramente estreitos nas extremidades, com células mais longas do que largas e aerótopos. Os tricomas podem ser retos, sigmóides ou espiralados (Figura 6); os heterocitos se formam exclusivamente a partir das células terminais, depois de uma divisão assimétrica da menor parte da célula apical (Figura 7) e os acinetos são cilíndricos (Figura 8) (KOMÁRKOVÁ, 1998; SANT'ANNA; AZEVEDO, 2000), caracterizando um elevado grau de variabilidade na morfologia dos filamentos (KOMÁRKOVÁ; LAUDARES-SILVA; SENNA, 1999).

Cylindrospermopsis raciborskii é uma espécie de cianobactéria com ocorrência restrita às águas doces (KOMÁRKOVÁ, 1998; SANT'ANNA; AZEVEDO, 2000), mas sua atual distribuição geográfica, abrangendo diferentes climas, sugere que tenha adquirido o status de uma espécie cosmopolita (ANTUNES; LEÃO; VASCONCELOS, 2015).

No Brasil, a grande expansão na distribuição de *C. raciborskii* iniciou-se a partir da década de 1990, coincidindo com a intensificação da eutrofização dos sistemas aquáticos nas mais diversas regiões do país (SANT'ANNA; AZEVEDO, 2000). O primeiro registro de floração da espécie foi em 1991, no Lago Paranóa, em Brasília. Considerando que a inauguração da cidade se deu no ano de 1961, chama a atenção que em um período de apenas

30 anos, o lago já se encontrava em avançada condição de degradação de suas águas e com importante evento de floração de cianbactéria potencialmente nociva (CyanoHab) (BRANCO; SENNA, 1991).

Figura 6- Tricomas de *Cylindrospermopsis raciborskii* apresentando diferentes morfotipos



Legenda: Morfotipos espiralado (A), sigmóide (B) e reto (C).
Nota: Foto da autora

Figura 7- Tricomas de *C. raciborskii* do morfotipo reto com heterocito terminal



Legenda: Seta vermelha indica o heterocito terminal.
Nota: Foto da autora

Figura 8- Tricomas de *C. raciborskii* do morfotipo reto com acineto



Legenda: Seta vermelha indica o acineto

Nota: Foto da autora

Inúmeros trabalhos registram a ocorrência e expansão de florações de *C. raciborskii* (MARINHO; HUSZAR, 2002; SOARES et al., 2009; TUCCI; SANT'ANNA, 2003; HUSZAR et al., 2000; MOLICA et al., 2005). Atualmente, estudos tentam elucidar os principais fatores abióticos, a fim de explicar a ocorrência e formação de florações persistentes em algumas regiões e a variabilidade intraespecífica dessa espécie ao redor do mundo (BONILLA et al., 2011, PICCINI et al., 2011, SINHA et al., 2012; SOARES, LÜRLING, HUSZAR, 2013, ANTUNES, LEÃO; VASCONCELOS, 2015).

Muitos fatores têm sido apontados como promotores/controladores de florações de cianobactérias em ecossistemas continentais. A dinâmica das populações de cianobactérias pode ser governada por uma miríade de fatores ecológicos que provavelmente agem em sinergia (HUISMAN; HULOT, 2005).

O sucesso dessa espécie tem sido atribuído a diversas características ecofisiológicas, tais como: baixo requerimento de luz; capacidade de fixar o nitrogênio atmosférico; alta afinidade e grande capacidade de estoque de fósforo; resistência à predação pelo zooplâncton e alta afinidade por amônia, possibilitando a utilização deste elemento rapidamente (PADISÁK, 1997; BRIAND et al., 2002, MARINHO; HUSZAR, 2002); presença de

aerótopos, cuja função é de regular a flutuabilidade e conseqüentemente permitir a migração vertical na coluna d'água em resposta à intensidade luminosa (SHAFIK et al., 2003; VISSER et al., 2005).

O aumento da temperatura global parece demonstrar um efeito favorável para o crescimento e proliferação de *C. raciborskii* (HONG et al., 2006) enquanto a estabilidade da coluna d'água está associada a sua dominância (HAWKINS, 1996). Além disso, a alelopatia pode ser considerada uma vantagem competitiva dessa espécie em relação às outras no meio ambiente e é considerada também um fator potencialmente significativo na propagação desta espécie em corpos de água de climas temperados (ANTUNES, LEÃO, VASCONCELOS, 2015).

1.3.1 Variabilidade intraespecífica

Inúmeros estudos ecológicos e fisiológicos têm mostrado resultados que confirmam a alta diversidade de cianobactérias em níveis intra-específicos (JANSEN et al., 2004; VIA-ORDORIKI et al., 2004; WILSON et al., 2005; WILSON, A; WILSON, W; HAY, 2006; YOSHIDA et al., 2005). Entretanto, muitos dos estudos fisiológicos em laboratório enfocam uma ou poucas cepas congênicas e conespecíficas de cianobactérias (LYCK; CHRISTOFFERSEN, 2003; REPKA et al., 2001; ISTVÁNOVICS et al., 2000), e isso limita a compreensão sobre o papel que a variação intra-populacional pode ter na definição do crescimento e do potencial para formação de florações (WILSON, A; WILSON, W; HAY, 2006).

Os primeiros estudos intensivos em genética sobre *C. raciborskii* foram realizados em cepas australianas isoladas da barragem de Solomon que continha dois morfotipos distintos de tricomas: reto e em espiral (SAKER; NEILAN; GRIFFITHS, 1999). Estudos taxonômicos e filogenéticos sobre essas cepas revelaram que estes tipos exibiam diferenças morfológicas e fisiológicas claras e consistentes, mas todos os isolados tinham um alto nível de semelhança de sequências de genes 16S rRNA (SAKER; NEILAN; GRIFFITHS, 1999) e de sequências de genes rpoC1 (WILSON et al., 2000).

Estudos sobre os parâmetros morfológicos de *C. raciborskii* podem melhorar o entendimento sobre seu sucesso na invasão de novos ambientes, uma vez que a morfologia reflete aptidão e certo conjunto de possibilidades de respostas ecológicas dos organismos às mudanças do ambiente (KRUK et al, 2010; WHITFIELD, 2001).

A partir de análise das seqüências 16S rDNA e sequências de reação HIP1 PCR utilizando cepas de *C. raciborskii* isoladas da Austrália, Brasil, Alemanha, Hungria, Portugal e os EUA foi construída uma árvore filogenética que revelou três grupos geograficamente distintos, denominados de filotipos: australianos, europeus e norte e sul-americanas (NEILAN et al., 2003). Todavia, ao analisar a região do espaçador transcrito interno (ITS) das subunidades 16S e 23S do operon ribossomal e sequências genéticas de nitrogenase (*nifH*), ficou evidente uma separação de cepas de *C. raciborskii* de acordo com a sua origem geográfica em grupos americanos, europeus e australianos-africanos (GUGGER et al., 2005).

Além das diferenças genéticas e dos morfotipos, a toxicidade de *C. raciborskii* também difere entre as cepas, sendo estas de diferentes continentes (BERNARD et al., 2003; SAKER et al., 2003; FASTNER et al., 2003, PICCINI et al., 2011) ou não, como por exemplo, cepas uruguaias isoladas de diferentes locais apresentaram concentrações de saxitoxinas diferentes, sob as mesmas condições de cultura (PICCINI et al., 2011). É sugerido que a produção de toxina em *C. raciborskii* tenha uma distribuição geográfica diferencial, com populações produzindo saxitoxinas nas Américas, cilindrospermopsina na Austrália e na Ásia e nenhum deles na Europa (HAANDE et al., 2008).

Há evidências crescentes de que as populações microbianas naturais são compostas por vários ecótipos, ou seja, subgrupos filogeneticamente semelhantes que diferem em detalhes fisiológicos determinantes para a especificidade de nicho (COHAN, 2005, 2006). Padrões de variação no tempo e espaço são muitas vezes utilizados para identificar ecótipos (CARLSON et al., 2009).

Por exemplo, ecótipos foram descobertos para vários taxa, tais como *Prochlorococcus* (MOORE et al., 1998) e SAR11 clado (CARLSON et al., 2009). Nestes estudos, os autores descobriram que os diferentes ecótipos foram observados por ter preferências divergentes ambientais, incluindo a profundidade, a intensidade da luz, concentrações altas ou baixas nutrientes e fontes de matéria orgânica. Embora os mecanismos subjacentes à prevalência de um ecótipo sobre os outros não são bem compreendidos, é proposto que envolva adaptações fisiológicas (CARLSON et al., 2009).

Considera-se ecótipos de *C. raciborskii*, cepas que apresentam diferentes tolerâncias às condições ambientais (PICCINI et al., 2011) e sugere-se que sua disseminação mundial esteja associada a esse fator, o que também poderia explicar o sucesso de *C. raciborskii* em diferentes ambientes (SAKER; NEILAN, 2001). Estudos já observaram a distinção de diferentes ecótipos quanto às suas taxas de crescimento e de produção de cilindrospermopsina

devido à carência de nitrogênio (SAKER; NEILAN, 2001) ou devido à tolerância de temperatura (CHONUDOMKUL; YONGMANITCHAI; THEERAGOOL, 2004).

1.3.2 Intensidade luminosa

A luz é um fator impactante na fisiologia das cianobactérias, devido às transições diárias entre a noite e o dia e às mudanças menos regulares na intensidade luminosa e qualidade do espectro (MANN, 2002). No ambiente, a luz pode apresentar intensidades muito altas, potencialmente prejudiciais para as células ou intensidades muito baixas e inadequadas para suportar taxas ótimas de fotossíntese (BHAYA; SCHWARZ; GROSSMAN, 2002).

As cianobactérias são conhecidas por sua superioridade competitiva em condições de pouca luz frente a outros grupos do fitoplâncton e isto se deve à presença de outros pigmentos fotossintéticos denominados de ficobilinas (GROSSMAN, 2003). Além disso, a capacidade de reduzir a transparência da água devido ao aumento de sua biomassa por unidade de fósforo é maior do que em outras microalgas, favorecendo sua habilidade competitiva (SCHEFFER et al., 1997).

Cylindrospermopsis raciborskii foi descrita como adaptada à reduzida intensidade luminosa (PADISÁK, 1997). O menor requerimento por luz é relacionado aos baixos valores de saturação de luz (I_k) durante a fotossíntese (PADISÁK; REYNOLDS, 1998) e sua dominância tem sido atribuída a esse fator (BOUVY et al., 2000; BURFORD; DAVIS, 2011; PADISÁK, 1997), dentre outros. Contudo, essa espécie possui ampla tolerância fisiológica em relação à luz, o que ajuda a explicar sua proliferação para novos habitats (BRIAND et al., 2004; PICCINI et al., 2011).

Alguns estudos apontam tolerância a uma ampla faixa de intensidades luminosas, suportando desde baixas ($15 \mu\text{mol de fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) até altas intensidades ($500 \mu\text{mol de fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (BRIAND et al., 2004). Outros estudos estimam que o crescimento ótimo dessa espécie esteja entre 121 a $240 \mu\text{mol de fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (DOKULIL; MAYER, 1996). No Brasil, florações de *C. raciborskii* têm sido relatadas em condições que vão de 14 - $830 \mu\text{mol de fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (BOUVY et al., 1999; BOUVY et al., 2003).

Apesar da ampla tolerância à intensidade luminosa, alguns estudos fisiológicos esclarecem, em parte, a adaptação de *C. raciborskii* a uma gama mais ampla de intensidades de luz e sua influência na atividade fotossintética. Células de *C. raciborskii* adaptadas a altas intensidades luminosas mostraram ser mais produtivas sob tais condições, enquanto as células

aclimatadas à pouca luz foram mais produtivas em intensidades luminosas moderadas (O'BRIEN, BURFORD; BROOKES, 2009).

1.3.3 Temperatura

A temperatura está entre as variáveis ambientais mais importantes para o fitoplâncton, em geral, pois afeta o crescimento e a morfologia das espécies fitoplânctônicas, influenciando diretamente os processos metabólicos relacionados à fotossíntese e biossíntese (COLES; JONES, 2000). O aumento da temperatura na faixa de 0,2 °C por década e seus efeitos sobre os regimes de mistura de água, podem contribuir para o aumento da ocorrência, frequência e duração de florações de cianobactérias em várias regiões do planeta (DONEY, 2006; FALKOWSKI; OLIVER, 2007; MARKENSTEN; MOORE; PERSSON, 2010).

As cianobactérias são conhecidas por terem um crescimento ótimo em temperatura mais elevada do que outros grupos do fitoplâncton (PAERL; HUISMAN, 2009), com exceção das clorofíceas (LÜRLING et al., 2012). No entanto, o conhecimento sobre as diferenças específicas de espécies a respeito das exigências de temperatura dentro das comunidades de cianobactérias, ainda está incompleto (KIM, B; LEE; KIM, Y, 2005; RUCKER; TINGWEY; WIEDNER, 2009).

É previsto, juntamente com aumento da temperatura, mudanças na composição de florações de espécies de cianobactérias em favor de espécies invasoras (MEHNERT et al., 2010). Essas futuras distribuições globais e as preferências ambientais de espécies de cianobactérias podem resultar em adaptações evolutivas e diversificação de traços fenotípicos (WHITTON; POTTS, 2000), especialmente para *Cylindrospermopsis raciborskii* (BOUVY et al., 2000).

Essa espécie revelou uma expansão, desde as suas origens tropicais em direção a ambientes subtropicais e temperados, atingindo atualmente uma distribuição global. Essa expansão tem sido relacionada a mecanismos de seleção como tolerância fisiológica ao aquecimento climático (BRIAND et al, 2004; ANTUNES, LEÃO, VASCONCELOS, 2015). As temperaturas mínimas necessárias para o crescimento de *C. raciborskii*, como determinado em estudos de campo e laboratoriais, variam de 15 a 22°C (DOKULIL; MAYER, 1996; SHAFIK et al., 2001), porém a temperatura ótima de crescimento, como determinado em condições experimentais varia de 29 a 31°C (SHAFIK et al., 2001; BRIAND et al, 2004; SOARES, LÜRLING; HUSZAR, 2013).

No Brasil, *Cylindrospermopsis raciborskii* ocorre em uma faixa abrangente de temperaturas desde 15 a 27°C, como observado em estudos de campo (MATTHIENSEN; BARBOSA, 2003; TUCCI; SANT'ANNA, 2003; BOUVY et al., 1999). Experimentos realizados em laboratório demonstraram ausência de crescimento em baixa temperatura (12°C), incremento no seu crescimento em temperatura média (17°C) e taxas ótimas de crescimento em temperaturas elevadas (27 e 32°C). Além do crescimento, a temperatura proporciona alterações na morfologia de *C. raciborskii*, principalmente relacionadas ao tamanho e aparência geral de tricomas (SOARES; LÜRLING; HUSZAR, 2013).

1.4 Efeito combinado de luz e temperatura em cepas de *Cylindrospermopsis raciborskii*

O sucesso ecofisiológico de *C. raciborskii* e as condições de mudanças climáticas deverão conduzir a um aumento global da sua ocorrência (ANTUNES; LEÃO; VASCONCELOS, 2015). Mudanças na temperatura ambiental parece ser o fator mais aceito para explicar as aparições e desenvolvimento dessa espécie (MCGREGOR; FABBRO, 2000; BRIAND et al., 2002, 2004).

A maioria dos estudos enfoca a resposta ecofisiológica de cepas de *C. raciborskii* frente a uma variável ambiental, tais como, nutriente, luz ou temperatura (BRIAND et al., 2004; CHONUDOMKUL; YONGMANITTHAI; THEERAGOOL, 2004; PICCINI et al., 2011; SOARES; LÜRLING; HUSZAR, 2013). Poucos, no entanto, fazem menção ao efeito combinado de duas ou mais variáveis ambientais (BITTENCOURT-OLIVEIRA et al., 2012; BONILLA et al., 2011). Entretanto, nenhum estudo propôs que o sucesso invasivo dessa espécie poderia se estender além das estratégias comuns do fitoplâncton por captura de luz ou nutrientes, mas sim, pelas estratégias relacionadas à capacidade fotossintética e alelopática (FIGUEREDO; GIANIN; BIRD, 2007).

Interações entre luz e temperatura têm atraído mais atenção de pesquisadores devido à mudança climática que implicou no aumento da temperatura da água em lagos temperado, especialmente na primavera (GEORGE; TALLING; RIGG, 2000) em consequência disso, alguns estudos trataram da interação entre luz e temperatura, porém com cepas isoladas de lagos subtropicais ou temperados. Como exemplo, Bonilla et al. (2011) ao combinar duas intensidades luminosas (60 e 135 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) com três temperaturas (15, 20 e 25°C) concluíram que as taxas de crescimento *Planktothrix agardhii* foram significativamente maiores do que as de *C. raciborskii* a 15 e 20°C em baixa intensidade de luz (60 μmol de

fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), porém *C. raciborskii* cresceu significativamente mais rápido do que *P. agardhii* na intensidade de $135 \mu\text{mol}$ de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a 25°C .

Apenas um trabalho faz menção ao efeito dessas duas variáveis em cepas tropicais e brasileiras, mostrando que a combinação de alta intensidade luminosa ($90 \mu\text{mol}$ de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) com temperatura elevada (31°C), testada em dois morfotipos (reto e espiralado), afetou o crescimento, aumentando em ambos as taxas de crescimento. As condições de menor temperatura (21°C) e maior intensidade luminosa ($90 \mu\text{mol} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) tiveram efeito negativo sobre o desenvolvimento de ambos morfotipos (BITTENCOURT-OLIVEIRA et al., 2012),

Dessa maneira, observa-se a escassez de estudos ao tratar o efeito combinado de luz e temperatura sobre as respostas ecofisiológicas de cepas tropicais de *C. raciborskii*. Surge neste contexto, a necessidade de investigar respostas ecofisiológicas, sendo de fundamental importância para o entendimento da ocorrência, dominância, florações e distribuição dessa espécie em ecossistemas continentais brasileiros e dentro de diferentes nichos em um mesmo ambiente.

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral

O presente trabalho tem como objetivo investigar a influência do efeito combinado de dois fatores ambientais (luz e temperatura) sobre as respostas ecofisiológicas de três cepas de *Cylindrospermopsis raciborskii*.

2.2 Objetivos específicos

- Avaliar o efeito combinado de diferentes condições de luz e temperatura sobre o crescimento de três cepas de *C. raciborskii*;
- Avaliar o efeito combinado de diferentes condições de luz e temperatura sobre a taxa máxima relativa de transporte de elétrons ($rETR_{máx}$);
- Avaliar o efeito combinado de diferentes condições de luz e temperatura sobre a intensidade luminosa de saturação da fotossíntese (E_k);
- Avaliar o efeito combinado de diferentes condições de luz e temperatura sobre a eficiência fotossintética (α);

3 METODOLOGIA

3.1 Isolamento das cepas em estudo

O reservatório do Camorim situa-se no Parque Estadual da Pedra Branca, localizado no Maciço da Pedra Branca (22°55 54.44 S/ 43°28 22.44 W), zona oeste da cidade do Rio de Janeiro (Figura 9). Apresenta 22 km² de área total e aproximadamente 3 metros de profundidade máxima (Figura 10). De acordo com critérios de NÜRNBERG (1996), esse reservatório pode ser considerado naturalmente eutrófico, baseado nos valores médios anuais (dados referentes à 2012/2013; Marinho MM, comunicação pessoal) de clorofila *a* (48,8 µg Chl *a* L⁻¹), transparência de água (1,0 m), fósforo total (32,5 µg L⁻¹) e nitrogênio total (1200 µg L⁻¹)

Figura 9 - Mapa de localização do Maciço da Pedra Branca



Fonte: COURA; SOUZA; FERNANDES, 2009.

Figura 10- Reservatório do Camorim (RJ)



Legenda: Extensão do reservatório do Camorim (A); água do reservatório com coloração esverdeada (B).
Fonte: Etrilhas, 2013.

As cepas estudadas foram isoladas desse reservatório, no período de janeiro a dezembro de 2012, a partir de amostras coletadas com rede de plâncton com malha de 20 μm . O isolamento foi realizado pela técnica de pipetagem e diluições sucessivas, utilizando amostras de população natural (LOURENÇO, 2006). Os filamentos foram isolados com auxílio de uma pipeta Pasteur de vidro, em microscópio óptico, e, transferidos para tubos de ensaio contendo meio BG-11 (ALLEN; STANIER, 1968 – Quadro 3). Após as culturas tornaram-se unialgais e clonais, foram mantidas em condições controladas de 24°C ($\pm 2^\circ\text{C}$) de temperatura, intensidade luminosa de 30 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e fotoperíodo de 12/12 horas no banco de cultivo do Laboratório de Ecologia e Fisiologia do Fitoplâncton (LabAlgas), Departamento de Biologia Vegetal / IBRAG / UERJ.

3.2 Condições de cultivo e aclimação das cepas

No presente trabalho, foram estudadas três cepas de *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cylindro1, Cylindro2 e Cylindro3). Para a realização dos experimentos, inóculos das cepas foram retirados do banco de cultivo e mantidos em cultivos estanques unialgais e clonais em meio WC modificado aproximadamente duas semanas (Quadro 4) (LÜRLING; BECKMAN, 1999).

Quadro 3- Composição do meio BG-11 modificado

Nutrientes BG-11	Concentração (mg/L ⁻¹)
K ₂ HPO ₄ . 3H ₂ O	40,0
NaNO ₃	1250,0
MgSO ₄ .7H ₂ O	75,0
CaCl ₂ .2H ₂ O	36,0
Citrato Fe(III)(NH ₄) ₃	6,0
Ácido Cítrico	6,0
H ₃ BO ₃	1,4
NaHCO ₃	1,2
Na ₂ -EDTA	1,1
MnCl ₂ .4H ₂ O	0,1
CuSO ₄ .5H ₂ O	0,079
Na ₂ MoO ₄ .2H ₂ O	0,078
Co(NO ₃) ₂ .6H ₂ O	0,044

Quadro 4- Composição do meio WC modificado

Nutrientes WC	Concentração (mg/L ⁻¹)
TES	85,0
K ₂ HPO ₄	8,71
NaNO ₃	85,01
MgSO ₄ .7H ₂ O	36,97
CaCl ₂ .2H ₂ O	36,76
NaHCO ₃	12,60
Na ₂ SiO ₃ .9H ₂ O	28,42
H ₃ BO ₃	24,0
Na ₂ -EDTA. 2H ₂ O	4,36
FeCl ₃ .6H ₂ O	1,0
MnCl ₂ .4H ₂ O	0,18
Biotina	0,0005
B ₁₂	0,00055
Tiamina.HCl	0,1

3.3 Avaliação do efeito combinado de luz e temperatura nas três cepas de *Cylindrospermopsis raciborskii*

Para verificar o efeito combinado de luz e temperatura, três cepas de *C. raciborskii* foram estudados em cultivos estanques em triplicatas durante dez dias, mantidos em

incubadoras tipo BOD com fotoperíodo de 12-12 horas (Solab Modelo SL-224). Para tanto, foram estabelecidas seis intensidades luminosas (10, 40, 60, 100, 150 e 500 $\mu\text{mol de f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e quatro temperaturas (15, 20, 25 e 30°C).

As intensidades luminosas e temperaturas foram escolhidas visando abranger desde a faixa de limitação até fotoinibição de cianobact\u00e9rias (BRIAND et al., 2004; REYNOLDS, 2006; BONILLA et al., 2011; PICCINI et al., 2011). A temperatura m\u00ednima testada tamb\u00e9m levou em considera\u00e7\u00e3o o m\u00ednimo registrado para o reservat\u00f3rio do Camorim entre 2012/2013 (16,6°C - Marinho MM, comunica\u00e7\u00e3o pessoal).

A ilumina\u00e7\u00e3o do cultivo foi ajustada com aux\u00edlio de um sensor qu\u00e2ntico (LiCor - LI-190SA), acoplado a um radi\u00f4metro (LiCor - LI-250 light meter), diretamente nas prateleiras das incubadoras. As lâmpadas usadas eram do tipo fluorescente (luz do dia de 20 wats) para as intensidades de 10 a 150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e foram utilizados refletores de led (30 wats) para obter 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

A homogeneidade da intensidade luminosa foi mantida durante os experimentos atrav\u00e9s do rod\u00edzio entre os erlenmeyers. Al\u00e9m disso, a intensidade luminosa foi fixada nas incubadoras e apenas a temperatura era alterada. O ajuste da temperatura ocorreu de forma crescente (15 a 30°C). Isto foi realizado para todas as intensidades luminosas testadas.

Antes de cada experimento, as cepas estudadas foram previamente aclimatadas nas diferentes combina\u00e7\u00f5es de luz e temperatura. O processo de aclima\u00e7\u00e3o durou um per\u00edodo de at\u00e9 duas semanas, possibilitando o crescimento de algumas gera\u00e7\u00f5es. As culturas foram homogeneizadas manualmente duas vezes ao dia, evitando assim o autossombreamento e a forma\u00e7\u00e3o de grumos de filamentos.

3.3.1 Avalia\u00e7\u00e3o do efeito combinado de luz e temperatura sobre o crescimento de cepas de *Cylindrospermopsis raciborskii*

As tr\u00eas cepas (Cylindro1, Cylindro2 e Cylindro3), tiveram seu crescimento monitorado durante dez dias em erlenmeyers de 300 mL, evitando dessa maneira o autossombreamento dos cultivos. A biomassa inicial de cada experimento foi de 100 $\mu\text{g Chl } a \text{ L}^{-1}$ determinada pelo analisador de fitopl\u00e2ncton PHYTO-PAM (Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Alemanha) e volume total das culturas foi de 200 mL.

Amostras diárias foram retiradas para análise da concentração de clorofila *a* e da eficiência do fotossistema II (ϕ PSII) através do PHYTO-PAM. Essa metodologia analisa células *in vivo*, a fim de obter a biomassa através da fluorescência, sendo considerado um método rápido para a monitorização do crescimento (BRIAND; GUILLARD; MURPHY, 1981).

A luz percebida pelos organismos (I_p) dentro dos frascos de cultivo foi derivada do coeficiente de extinção da luz, calculado a partir das medições da absorbância em 440 nm com amostras vivas (espectrofotômetro Biospectro, modelo SP-22/) (KIRK, 1994; KENESI et al. 2008). I_p foi calculada a partir da intensidade da luz incidente (I_o) e da intensidade no centro do recipiente de cultivo (I_c) de acordo com a fórmula:

$$I_p = \sqrt{I_o I_c} \quad (1)$$

No qual I_c foi estimada através da absorbância das amostras em 440nm, segundo a fórmula:

$$I_c = I_o * e^{-K_d * r} \quad (2)$$

onde:

$$K_d = \frac{ABS_{440\text{ nm}}}{L} \quad (3)$$

Em que r representa o raio do recipiente, e L representa o caminho óptico da cubeta. K_d representa a constante de extinção da PAR (radiação fotossinteticamente ativa), e serve para estimar, usando a lei de Beer-Lambert com Abs_{440nm} , a luz que atinge o centro da cultura (KIRK, 1994).

As taxas de crescimento (μ) foram calculadas a partir do aumento da Chl *a* determinadas pelo PHYTO-PAM. Os dados obtidos foram ajustados por regressão não linear ao modelo da curva logística através da equação 4 com auxílio do software SigmaPlot 12.5®. Houve a cautela em comparar as taxas de crescimento pelo aumento da clorofila *a* com as taxas obtidas pelo aumento da densidade ótica (absorbância em 750 nm), porém não obtiveram diferença significativa. Além disso, foi feita a correlação entre o aumento da clorofila *a* e o aumento da densidade ótica (absorbância em 750 nm). Apenas na temperatura de 15°C, para alguns tratamentos, essa correlação não apresentou altos valores (Anexo B).

$$N_t = \frac{N_0 * k}{(N_0 + (k - N_0) * \exp(-\mu * t))} \quad (4)$$

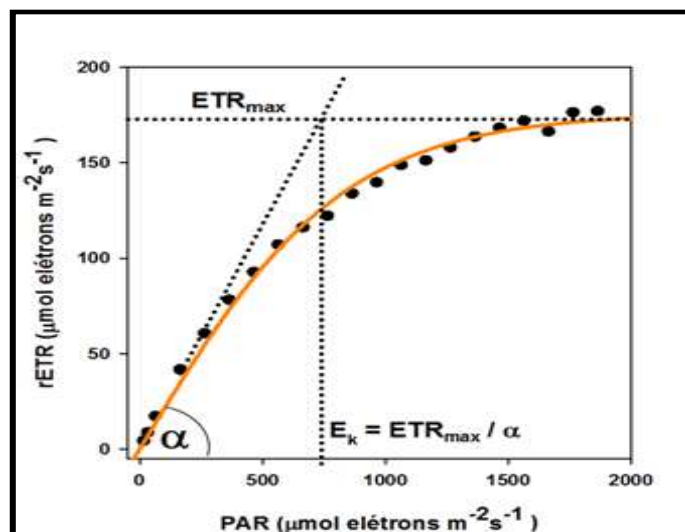
Onde N_t = clorofila a ($\mu\text{g L}^{-1}$); t = tempo (dias); N_0 = valor inicial de clorofila a ($\mu\text{g L}^{-1}$); k = capacidade suporte ($\mu\text{g L}^{-1}$), μ = taxa intrínseca de crescimento (dia^{-1}).

O Rendimento máximo ($R_{\text{máx}}$) das culturas foi calculado pela razão entre a máxima biomassa alcançada por cada cultura e a biomassa dos respectivos inóculos (MARINHO; AZEVEDO, 2007).

3.3.2 Avaliação do efeito combinado de luz e temperatura sobre o desempenho da capacidade fotossintética de cepas de *Cylindrospermopsis raciborskii*

Os efeitos combinados de luz e temperatura sobre a atividade fotossintética foram avaliados através de curvas rápidas de luz (CRL), estimadas pelas taxas de transporte de elétrons (ETR) e determinadas com auxílio do Phyto-PAM (Figura 11). Esse analisador utiliza a fluorescência da clorofila para fornecer informações rápidas, em tempo real, do aparato fotossintético em relação à fotossíntese (KRAUSE; WEIS, 1991).

Figura 11- Ilustração da curva rápida de luz (CRL) e seus parâmetros fotossintéticos



Legenda: Modificado de RALPH; GADEMANN, 2005.

A fim de verificar a influência dessas variáveis na atividade fotossintética das três cepas de *C. raciborskii*, análises foram realizadas em amostras vivas, logo após a medição de clorofila *a*, para todas as combinações de luz e temperatura testadas no último dia de experimento (t10). Estas amostras foram expostas por 20 segundos a 21 intensidades luminosas variando de 16 a 1864 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. As cepas não foram mantidas no escuro antes do início da leitura.

O parâmetro de ETR foi calculado através da equação 5 (modificada), onde PAR corresponde à radiação fotossinteticamente ativa (16 a 1864 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) multiplicada pelos valores de eficiência fotossintética do fotossistema II (Φ_{PSII}). Os dados experimentais adquiridos no Phyto-PAM foram exportados para o programa SigmaPlot 12.5®.

O ajuste das CRL se deu pela equação 6 (RALPH; GADEMANN, 2005), no qual o valor de fotossíntese máxima (P_m) foi substituído pela taxa máxima relativa de transporte de elétrons ($r\text{ETR}_{\text{máx}}$). O parâmetro de intensidade de saturação fotossintética (E_K) foi calculado a partir da equação 7, na qual ocorre a divisão do valor de $r\text{ETR}_{\text{máx}}$ pela inclinação (α) da CRL (FALKOWSKI, 1994).

$$\text{ETR} = \Phi_{\text{PSII}} \times \text{PAR} \quad (5)$$

$$r\text{ETR} = r\text{ETR}_{\text{máx}} \left(1 - e^{-\left(\frac{\alpha E_d}{r\text{ETR}_{\text{máx}}}\right)} \right) \quad (6)$$

$$E_K = \frac{r\text{ETR}_{\text{máx}}}{\alpha} \quad (7)$$

3.4 Tratamento dos dados

Para verificar a existência de diferença estatisticamente significativa entre as condições testadas em relação às taxas de crescimento, rendimento máximo das culturas e parâmetros das curvas de luz foram realizadas análises de variância (ANOVA Two-way). Quando existentes, as diferenças significativas foram localizadas através do teste *post hoc* Holm-Sidak. Em todas as análises, o nível de significância assumido foi de $p < 0,05$. Todos os

testes estatísticos foram realizados usando a ferramenta do pacote do programa Sigma Plot 12.5®.

4 RESULTADOS

4.1 Homogeneidade dos cultivos

Para todas as cepas, em todas as intensidades luminosas e temperaturas testadas, a luz percebida pelos organismos (I_p) no final dos experimentos (10° dia) variou muito pouco em relação ao início do experimento ($\leq 4\%$), indicando que não houve efeito de autossombreamento (Tabela 1).

Tabela1 - Comparação dos valores de I_p entre o primeiro (t0) e último (t10) dia de experimento

Cepas / Tratamentos	Cylindro 1			Cylindro 2			Cylindro 3		
	I_p (t0)	I_p (t10)	Perda de I_p (%)	I_p (t0)	I_p (t10)	Perda de I_p (%)	I_p (t0)	I_p (t10)	Perda de I_p (%)
10 $\mu\text{mol} + 15^\circ\text{C}$	10,0	10,0	0%	10,0	10,0	0%	10,0	10,0	0%
40 $\mu\text{mol} + 15^\circ\text{C}$	39,9	39,9	0%	39,9	39,9	0%	39,9	39,9	0%
60 $\mu\text{mol} + 15^\circ\text{C}$	59,8	59,6	0%	59,7	59,2	1%	59,9	59,0	1%
100 $\mu\text{mol} + 15^\circ\text{C}$	99,8	99,3	0%	99,8	99,4	0%	99,8	99,3	0%
150 $\mu\text{mol} + 15^\circ\text{C}$	149,7	148,9	1%	149,3	146,8	2%	149,4	147,0	2%
500 $\mu\text{mol} + 15^\circ\text{C}$	496,1	495,9	0%	495,5	495,7	0%	496,1	494,0	0%
10 $\mu\text{mol} + 20^\circ\text{C}$	10,0	9,9	1%	10,0	9,9	1%	10,0	10,0	0%
40 $\mu\text{mol} + 20^\circ\text{C}$	39,9	39,2	2%	39,9	38,9	2%	39,9	39,0	2%
60 $\mu\text{mol} + 20^\circ\text{C}$	59,9	58,7	2%	59,9	58,4	2%	59,9	58,3	3%
100 $\mu\text{mol} + 20^\circ\text{C}$	99,5	98,3	1%	99,1	97,8	1%	99,2	97,4	2%
150 $\mu\text{mol} + 20^\circ\text{C}$	149,6	146,7	2%	149,3	145,4	3%	149,7	146,3	2%
500 $\mu\text{mol} + 20^\circ\text{C}$	495,8	485,6	2%	495,7	488,1	2%	495,9	485,6	2%
10 $\mu\text{mol} + 25^\circ\text{C}$	10,0	10,0	0%	10,0	10,0	0%	10,0	10,0	0%
40 $\mu\text{mol} + 25^\circ\text{C}$	39,9	38,8	3%	39,9	38,7	3%	39,9	39,1	3%
60 $\mu\text{mol} + 25^\circ\text{C}$	59,9	58,3	3%	59,9	58,1	3%	59,9	58,0	3%
100 $\mu\text{mol} + 25^\circ\text{C}$	99,8	96,5	3%	99,8	97,1	3%	99,7	97,5	2%
150 $\mu\text{mol} + 25^\circ\text{C}$	149,7	145,5	3%	150,0	145,2	3%	150,0	145,2	3%
500 $\mu\text{mol} + 25^\circ\text{C}$	498,7	485,3	3%	498,2	489,6	2%	498,0	485,7	2%
10 $\mu\text{mol} + 30^\circ\text{C}$	10,0	9,9	1%	10,0	9,8	2%	10,0	9,8	2%
40 $\mu\text{mol} + 30^\circ\text{C}$	39,9	38,8	2%	39,9	38,8	3%	39,9	38,8	3%
60 $\mu\text{mol} + 30^\circ\text{C}$	59,7	58,4	2%	59,8	58,4	2%	59,8	58,0	3%
100 $\mu\text{mol} + 30^\circ\text{C}$	99,8	97,7	2%	99,8	97,7	3%	99,9	97,0	3%
150 $\mu\text{mol} + 30^\circ\text{C}$	149,7	146,1	2%	149,7	145,7	3%	149,8	143,6	4%
500 $\mu\text{mol} + 30^\circ\text{C}$	497,2	485,7	2%	498,8	490,6	2%	496,9	485,6	2%

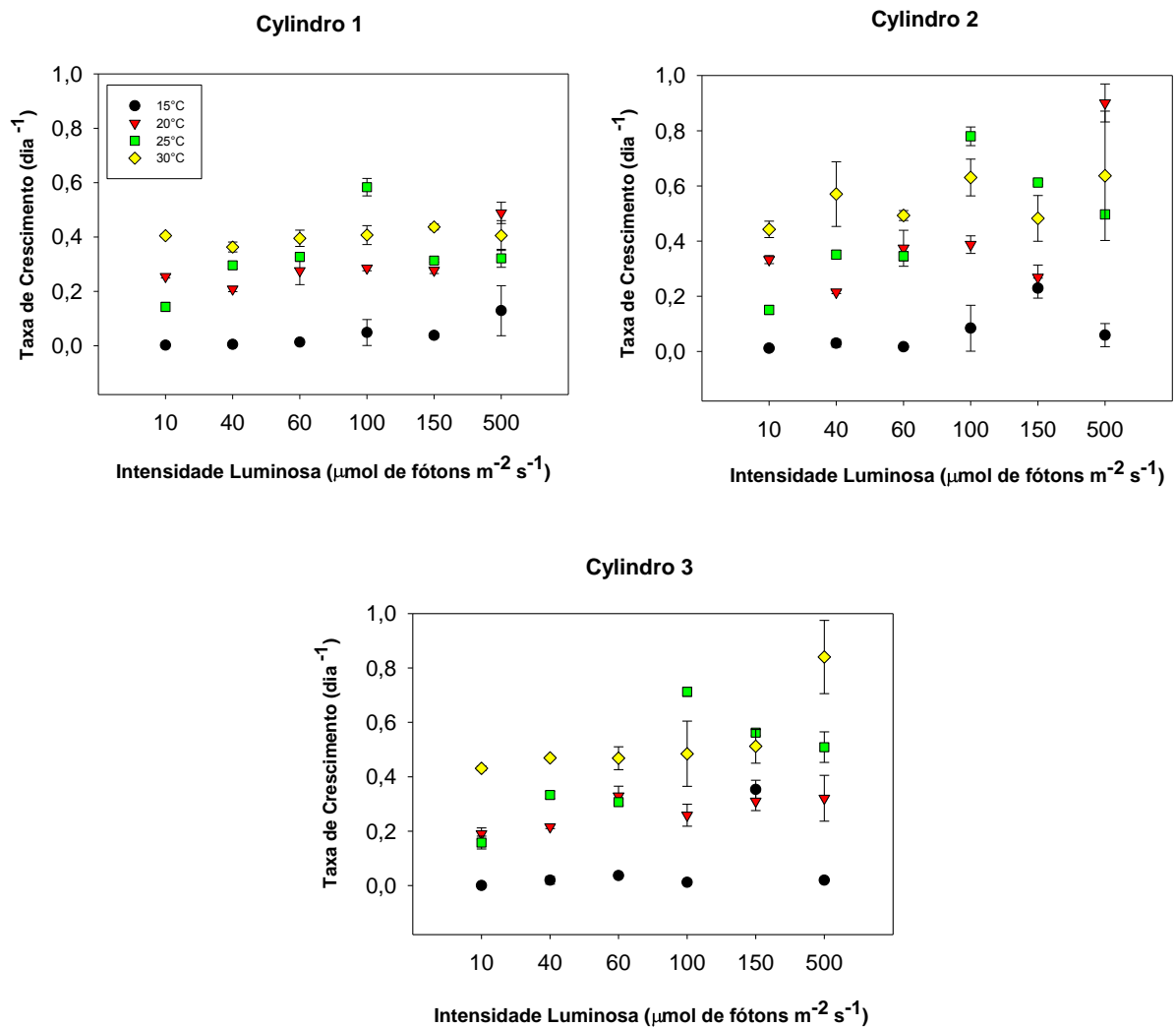
Legenda: Valores de I_p no primeiro e último dia de experimento baseados na média das triplicatas. Unidade de medida da intensidade luminosa: μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ abreviatura na tabela (μmol) e temperatura: grau Celsius ($^\circ\text{C}$).

4.2 Efeito combinado de luz e temperatura sobre o crescimento (μ)

A fim de obter os valores das taxas de crescimento (Gráfico 1, Tabelas 2-4) foram realizadas curvas de crescimento com base nos valores diários de clorofila *a* (vide Anexo A).

Na temperatura de 15°C, as três cepas precisaram de intensidades luminosas iguais ou maiores que 100 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para obterem crescimento. A cepa *Cylindro 1* obteve maior taxa de crescimento em 500 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (0,13 dia^{-1}); *Cylindro 2* cresceu entre as intensidades de 100 e 500, tendo sua taxa máxima em 150 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (0,23 dia^{-1}) e *Cylindro 3* apresentou crescimento apenas em 150 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (0,35 dia^{-1}), sendo esta a maior taxa de crescimento de todas nesta temperatura.

Gráfico 1- Efeito combinado de luz e temperatura sobre as taxas de crescimento



Em 20°C, as cepas Cilindro 1 e 2 obtiveram a maior taxa de crescimento associadas a 500 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 0,49 e 0,90 dia^{-1} , respectivamente; já para Cilindro 3 a intensidade luminosa não é determinante para o crescimento. Além disso, a cepa Cilindro 2 apresentou maiores taxas de crescimento em todas as intensidades luminosas em relação às outras duas cepas.

As três cepas em 25°C apresentaram um incremento nas taxas de crescimento entre 10 e 100 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, condição na qual todas as três cepas tiveram suas maiores taxas de crescimento, Cilindro 1, 2 e 3 alcançaram respectivamente, 0,58, 0,78 e 0,71 dia^{-1} . Com a temperatura de 30°C não houve diferença significativa nas taxas de crescimento entre as intensidades luminosas testadas.

As taxas máximas de crescimento ($\mu_{\text{máx}}$) foram obtidas ao combinar 100 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a 25°C para Cilindro 1, quando foi alcançado 0,58 dia^{-1} ; Cilindro 2, ao estar submetida a intensidade de 500 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a 20°C, 0,90 dia^{-1} ; enquanto que Cilindro 3, em 500 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a 30°C, alcançou 0,84 dia^{-1} , ou seja, nestas combinações as cepas estudadas alcançaram os maiores valores de crescimento.

Tabela 2- Tabela com dados da Two-Way ANOVA para os efeitos de luz e temperatura nas taxas de crescimento da cepa Cilindro 1 (*Cylindrospermopsis raciborskii*).

Fonte de Variação	Taxa de Crescimento
Intensidade Luminosa	$F_{3,48} = 303,55$ $P < 0,001$
Temperatura	$F_{5,48} = 25,53$ $P < 0,001$
Intensidade luminosa x Temperatura	$F_{15,48} = 13,32$ $P < 0,001$

Resultados de Múltiplas Comparações (Holm-Sidak)

Comparação das Taxas de Crescimento: intensidade luminosa x temperatura						
	10	40	60	100	150	500
15°C	A1	A1	A1	AB1	AB1	B1
20°C	A2	A2	A2	A2	A2	B2
25°C	A3	B3	B2,3	C3	B2	B3
30°C	A4	A4	A3	A4	A3	A4

Nota: As letras indicam grupos homogêneos entre as intensidades luminosas e os números indicam grupos homogêneos entre as temperaturas testadas de acordo com o teste post hoc Holm-Sidak ($p < 0,05$)

Tabela 3 - Tabela com dados da Two-Way ANOVA para os efeitos de luz e temperatura nas taxas de crescimento da cepa *Cylindrospermopsis raciborskii*.

Fonte de Variação	Taxa de Crescimento
Intensidade Luminosa	$F_{3,48} = 116,173$ $P < 0,001$
Temperatura	$F_{5,48} = 22,843$ $P < 0,001$
Intensidade luminosa x Temperatura	$F_{15,48} = 11,187$ $P < 0,001$

Resultados de Múltiplas Comparações (Holm-Sidak)

Comparação das Taxas de Crescimento: intensidade luminosa x temperatura

	10	40	60	100	150	500
15°C	A1	AB1	A1	A1	B1	A1
20°C	A2	A2	A2	A2	A1	B2
25°C	A1	B3	B2	CD3	D2	BD3
30°C	A2	A4	A2	A4	A2	A4

Nota: As letras indicam grupos homogêneos entre as intensidades luminosas e os números indicam grupos homogêneos entre as temperaturas testadas de acordo com o teste post hoc Holm-Sidak ($p < 0,05$)

Tabela 4 - Tabela com dados da Two-Way ANOVA para os efeitos de luz e temperatura nas taxas de crescimento da cepa *Cylindrospermopsis raciborskii*.

Fonte de Variação	Taxa de Crescimento
Intensidade Luminosa	$F_{3,48} = 17,519$ $P < 0,001$
Temperatura	$F_{5,48} = 2,152$ $P > 0,05$
Intensidade luminosa x Temperatura	$F_{15,48} = 2,900$ $P < 0,05$

Resultados de Múltiplas Comparações (Holm-Sidak)

Comparação das Taxas de Crescimento: intensidade luminosa x temperatura

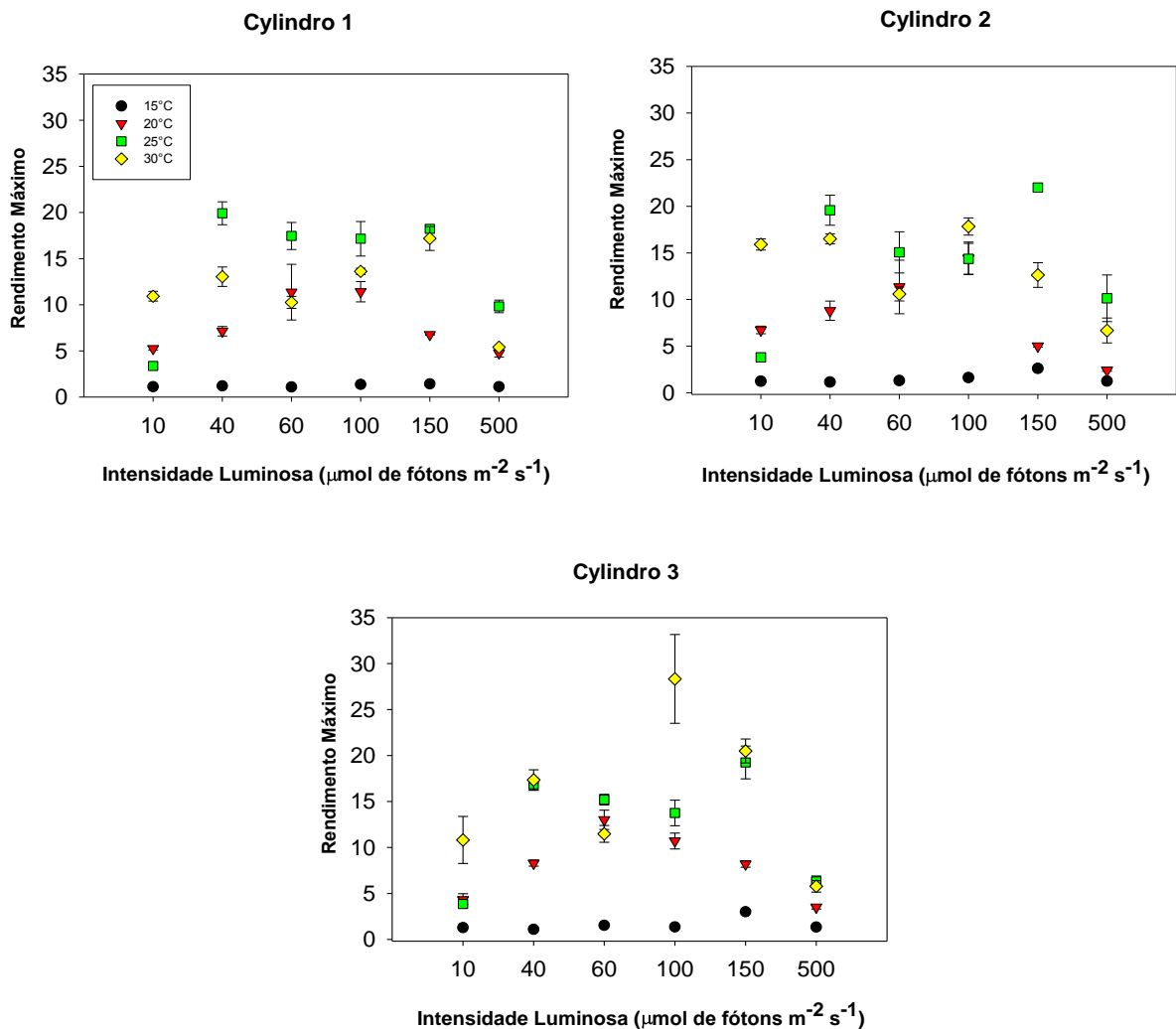
	10	40	60	100	150	500
15°C	A1	B1	AB1	B1	AB1	B1
20°C	A1	A1,2	A1,2	A1,3	A1	A1,2
25°C	A1	AB1,2	AB1,2	B2,3	AB1	AB2,3
30°C	A1	A2	A2	A3	A1	A3

Nota: As letras indicam grupos homogêneos entre as intensidades luminosas e os números indicam grupos homogêneos entre as temperaturas testadas de acordo com o teste post hoc Holm-Sidak ($p < 0,05$)

4.3 Efeito combinado de luz e temperatura sobre o rendimento máximo dos cultivos ($R_{\text{máx}}$)

Para todas as três cepas estudadas, na temperatura de 15°C, foram observadas os menores valores de $R_{\text{máx}}$. Estes não foram significativamente diferentes ao longo do gradiente de intensidade luminosa, indicando que essa temperatura foi um fator limitante para o crescimento de biomassa nos cultivos (Gráfico 2, Tabelas 5-7).

Gráfico 2- Efeito combinado de luz e temperatura sobre o rendimento máximo dos cultivos



Em 20°C, as três cepas apresentaram incremento do rendimento máximo com o aumento da intensidade luminosa até 100 $\mu\text{mol de fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Em intensidades maiores (150 e 500 $\mu\text{mol de fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ocorreu redução ($p < 0,05$). Em 25°C, as três cepas

apresentaram os maiores valores de $R_{\text{máx}}$ entre as intensidades luminosas 40 e 150 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e os menores rendimentos foram observados em 10 e 500 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, sendo que as cepas Cilindro 1 e 2 apresentaram valores de rendimento significativamente menores em 10 do que em 500 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e para Cilindro 3 não houve diferença

Tabela 5- Tabela com dados da Two-Way ANOVA para os efeitos de luz e temperatura sobre o rendimento máximo dos cultivos da cepa Cilindro 1 (*Cylindrospermopsis raciborskii*).

Fonte de Variação	Taxa de Crescimento					
Intensidade Luminosa	$F_{3,48} = 421,49$ $P < 0,001$					
Temperatura	$F_{5,48} = 65,97$ $P < 0,001$					
Intensidade luminosa x Temperatura	$F_{15,48} = 24,81$ $P < 0,001$					

Resultados de Múltiplas Comparações (Holm-Sidak method)
Comparação do Rendimento Máximo: intensidade luminosa x temperatura

	10	40	60	100	150	500
15°C	A1	A1	A1	A1	A1	A1
20°C	A2	A2	B2	B2	A2	A2
25°C	A2	B3	B,C3	C3	BC3	D3
30°C	A3	AB4	AC2	AB4	D3	E2

Nota: As letras indicam grupos homogêneos entre as intensidades luminosas e os números indicam grupos homogêneos entre as temperaturas testadas de acordo com o teste post hoc Holm-Sidak ($p < 0,05$)

Tabela 6 - Tabela com dados da Two-Way ANOVA para os efeitos de luz e temperatura sobre o rendimento máximo dos cultivos da cepa Cilindro 2 (*Cylindrospermopsis raciborskii*).

Fonte de Variação	Taxa de Crescimento					
Intensidade Luminosa	$F_{3,48} = 612,22$ $P < 0,001$					
Temperatura	$F_{5,48} = 89,53$ $P < 0,001$					
Intensidade luminosa x Temperatura	$F_{15,48} = 50,37$ $P < 0,001$					

Resultados de Múltiplas Comparações (Holm-Sidak method)
Comparação do Rendimento Máximo: intensidade luminosa x temperatura

	10	40	60	100	150	500
15°C	A1	A1	A1	A1	A1	A1
20°C	A2	AB2	B2	BC2	AD1	D1
25°C	A3	B3	C3	C3	B2	D2
30°C	A4	A4	B2	A2	B3	C3

Nota: As letras indicam grupos homogêneos entre as intensidades luminosas e os números indicam grupos homogêneos entre as temperaturas testadas de acordo com o teste post hoc Holm-Sidak ($p < 0,05$)

Em 30°C, as três cepas apresentaram o menor rendimento máximo ao estarem submetidas à maior intensidade de luz (500 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Cilindro 1 apresentou valores de rendimento máximo similares nas intensidades luminosas entre 10 e 100 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, enquanto em 150 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ houve incremento significativo. Cilindro 2 apresentou os maiores $R_{\text{máx}}$ ao estar submetida às intensidades luminosas de 10, 40 e 100 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, não apresentando diferença significativa entre elas. Contudo foi observada uma redução nos valores, ao estarem associadas às intensidades luminosas de 60 e 150 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Tabela 7- Tabela com dados da Two-Way ANOVA para os efeitos de luz e temperatura sobre o rendimento máximo dos cultivos da cepa Cilindro 3 (*Cylindrospermopsis raciborskii*).

Fonte de Variação	Taxa de Crescimento
Intensidade Luminosa	$F_{3,48} = 252,29$ $P < 0,001$
Temperatura	$F_{5,48} = 68,83$ $P < 0,001$
Intensidade luminosa x Temperatura	$F_{15,48} = 20,46$ $P < 0,001$

Resultados de Múltiplas Comparações (Holm-Sidak)

Comparação do Rendimento Máximo: intensidade luminosa x temperatura

	10	40	60	100	150	500
15°C	A1	A1	A1	A1	A1	A1
20°C	A1	B2	C2,3	BC2	B2	A1,2
25°C	A1	BC3	B2	B3	C3	A2
30°C	A2	B3	A3	C4	D3	E2

Nota: As letras indicam grupos homogêneos entre as intensidades luminosas e os números indicam grupos homogêneos entre as temperaturas testadas de acordo com o post hoc Holm- Sidak -teste ($p < 0,05$)

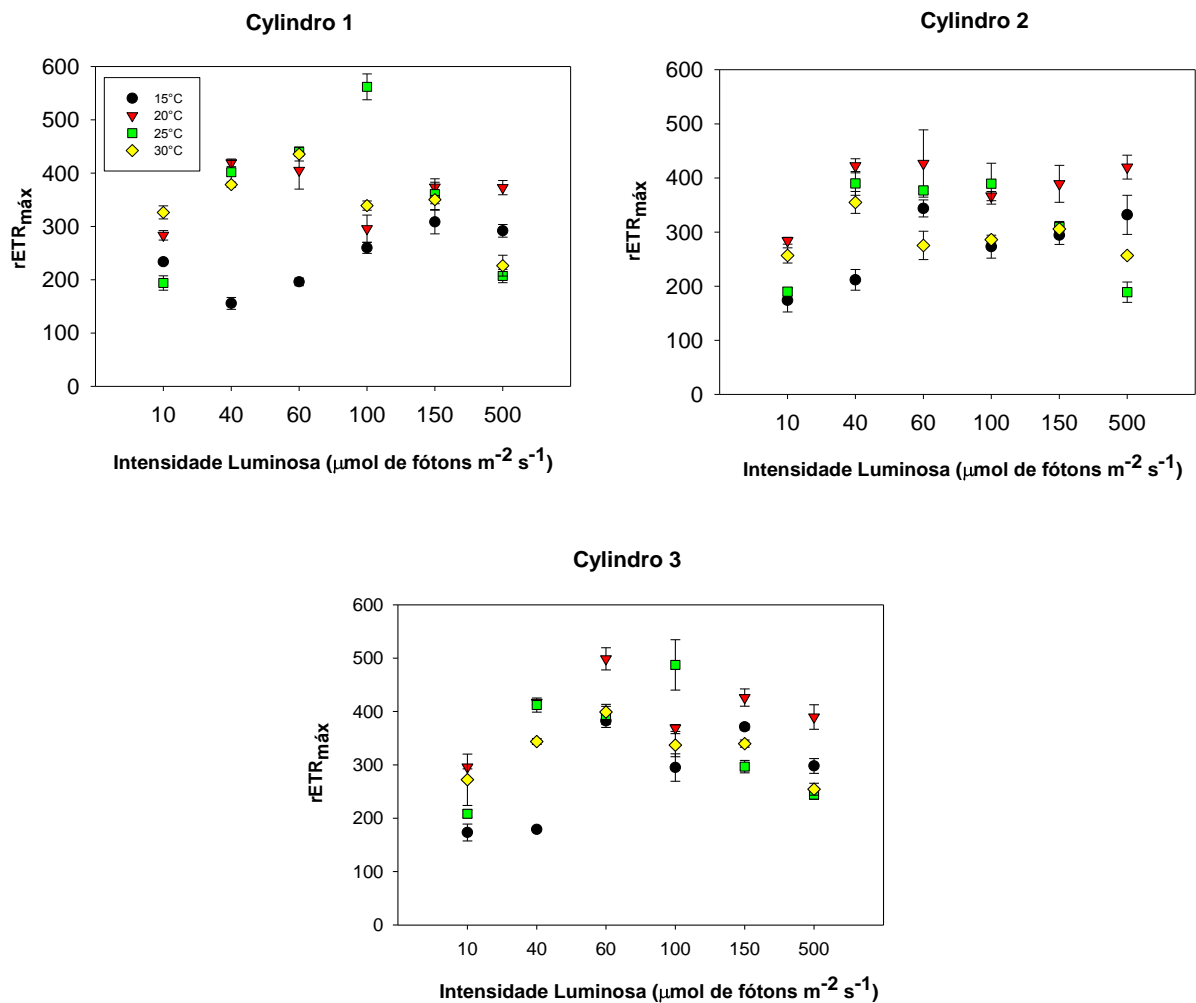
4.4 Efeito combinado de luz e temperatura sobre o desempenho da capacidade fotossintética dos cultivos

O efeito combinado de luz e temperatura sobre a capacidade fotossintética foi avaliado através dos parâmetros $r\text{ETR}_{\text{máx}}$ (Gráfico 3, Tabelas 8-10), E_K (Gráfico 4, Tabelas 11-13) e α (Gráfico 5), obtidos em curvas rápidas de luz (Anexo C). As três cepas, em todos os tratamentos, não apresentaram fotoinibição na curva de luz, indicando que são capazes de suportar intensidade superior a 500 μmol fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Anexo C).

4.4.1 Efeito combinado de luz e temperatura sobre a taxa máxima relativa de transporte de elétrons ($rETR_{m\acute{a}x}$)

Em 15°C e luminosidade de 40 e 60 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ Cilindro 1 apresentou os menores valores de $rETR_{m\acute{a}x}$, enquanto os maiores foram registrados nas intensidades de 10, 100, 150 e 500 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$; Cilindro 2 apresentou os menores $rETR_{m\acute{a}x}$ em intensidade menor ou igual a 40 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, enquanto os valores foram similares em luz superior a 100 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$; Cilindro 3 apresentou também os menores valores de $rETR_{m\acute{a}x}$ em intensidade menor ou igual a 40, tendo a mesma resposta que a cepa Cilindro 2. Os maiores valores foram obtidos na intensidade de 60 e 150 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. A variabilidade nos valores de $rETR_{m\acute{a}x}$, nessa temperatura, pode ter ocorrido já que os fotossistemas não estavam totalmente saturados.

Gráfico 3- Efeito combinado de luz e temperatura sobre as taxas máximas relativa de transporte de elétrons



Na temperatura de 20°C, a cepa *Cylindro* 1 apresentou os maiores valores ao estarem combinadas na intensidade luminosa de 40 e 60 $\mu\text{mol de f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; j\u00e1 *Cylindro* 2, na intensidade luminosa de 10 $\mu\text{mol de f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, obteve o menor valor de $r\text{ETR}_{\text{m\u00e1x}}$, enquanto que nas intensidades acima de 10 $\mu\text{mol de f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ houve ampla toler\u00e2ncia fisiol\u00f3gica para luz. *Cylindro* 3 tamb\u00e9m obteve o menor valor associado a 10 $\mu\text{mol de f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e o maior valor foi em 60 $\mu\text{mol de f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

As tr\u00eas cepas em 25°C apresentaram os maiores valores de $r\text{ETR}_{\text{m\u00e1x}}$ ao estarem submetidas \u00e0 intensidade luminosa de 100 $\mu\text{mol de f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e os menores valores em 500 $\mu\text{mol de f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, exce\u00e7\u00e3o da cepa *Cylindro* 3. A cepa *Cylindro* 1 entre 40 e 150 $\mu\text{mol de f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ apresentou incremento no valor de $r\text{ETR}_{\text{m\u00e1x}}$; *Cylindro* 2 apresentou redu\u00e7\u00e3o a partir de 150 $\mu\text{mol de f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; e *Cylindro* 3 revelou toler\u00e2ncia a um amplo gradiente de luz, no qual n\u00e3o apresentou diferen\u00e7a significativa.

Ao estarem submetidas \u00e0 temperatura e 30°C, as cepas *Cylindro* 1 e 3 apresentaram os maiores valores de $r\text{ETR}_{\text{m\u00e1x}}$ na intensidade de 60 e os menores em 500 $\mu\text{mol de f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; *Cylindro* 2 apresentou os menores valores em intensidades iguais ou menores que 40 $\mu\text{mol de f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e os maiores valores nas intensidades de 60 e 150 $\mu\text{mol de f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Tabela 8- Tabela com dados da Two-Way ANOVA para os efeitos de luz e temperatura sobre a taxa m\u00e1xima relativa de transporte de el\u00e9trons da cepa *Cylindro* 1 (*Cylindrospermopsis raciborskii*).

Fonte de Varia\u00e7\u00e3o	Taxa de Crescimento
Intensidade Luminosa	$F_{3,48}=148,21$ $P < 0,001$
Temperatura	$F_{5,48}=67,12$ $P < 0,001$
Intensidade luminosa x Temperatura	$F_{15,48}=56,53$ $P < 0,001$

Resultados de M\u00faltiplas Compara\u00e7\u00f5es (Holm-Sidak)

<i>Compara\u00e7\u00e3o da variabilidade em $r\text{ETR}_{\text{m\u00e1x}}$: intensidade luminosa x temperatura</i>						
	10	40	60	100	150	500
15°C	A1	B1	AB1	AC1	D1	CD1
20°C	A1	B2	BC2	A1	C2,3	C2
25°C	A1	B2,3	C2	D1	E2,3	A3
30°C	A1	B3	C2	AB1	AB1,3	D3

Nota: As letras indicam grupos homog\u00eaneos entre as intensidades luminosas e os n\u00fameros indicam grupos homog\u00eaneos entre as temperaturas testadas de acordo com o teste post hoc Holm-Sidak ($p < 0,05$)

Tabela 9 - Tabela com dados da Two-Way ANOVA para os efeitos de luz e temperatura sobre a taxa máxima relativa de transporte de elétrons da cepa *Cylindrospermopsis raciborskii*.

Fonte de Variação	Taxa de Crescimento					
Intensidade Luminosa	F _{3,48} =55,95 P <0,001					
Temperatura	F _{5,48} =32,68 P <0,001					
Intensidade luminosa x Temperatura	F _{15,48} =11,64 P <0,001					
Resultados de Múltiplas Comparações (Holm-Sidak)						
<i>Comparação da variabilidade em rETR_{máx}: intensidade luminosa x temperatura</i>						
	10	40	60	100	150	500
15°C	A1	AC1	B1	C1	BC1	BC1
20°C	A2	B2	B2	B2	B2	B2
25°C	A1	B2,3	B1,2	B2	C1	A3
30°C	A2	B3	A3	AB1	AB1	A4

Nota: As letras indicam grupos homogêneos entre as intensidades luminosas e os números indicam grupos homogêneos entre as temperaturas testadas de acordo com o teste post hoc Holm-Sidak (p < 0,05)

Tabela 10 - Tabela com dados da Two-Way ANOVA para os efeitos de luz e sobre ataxa máxima relativa de transporte de elétrons da cepa *Cylindrospermopsis raciborskii*.

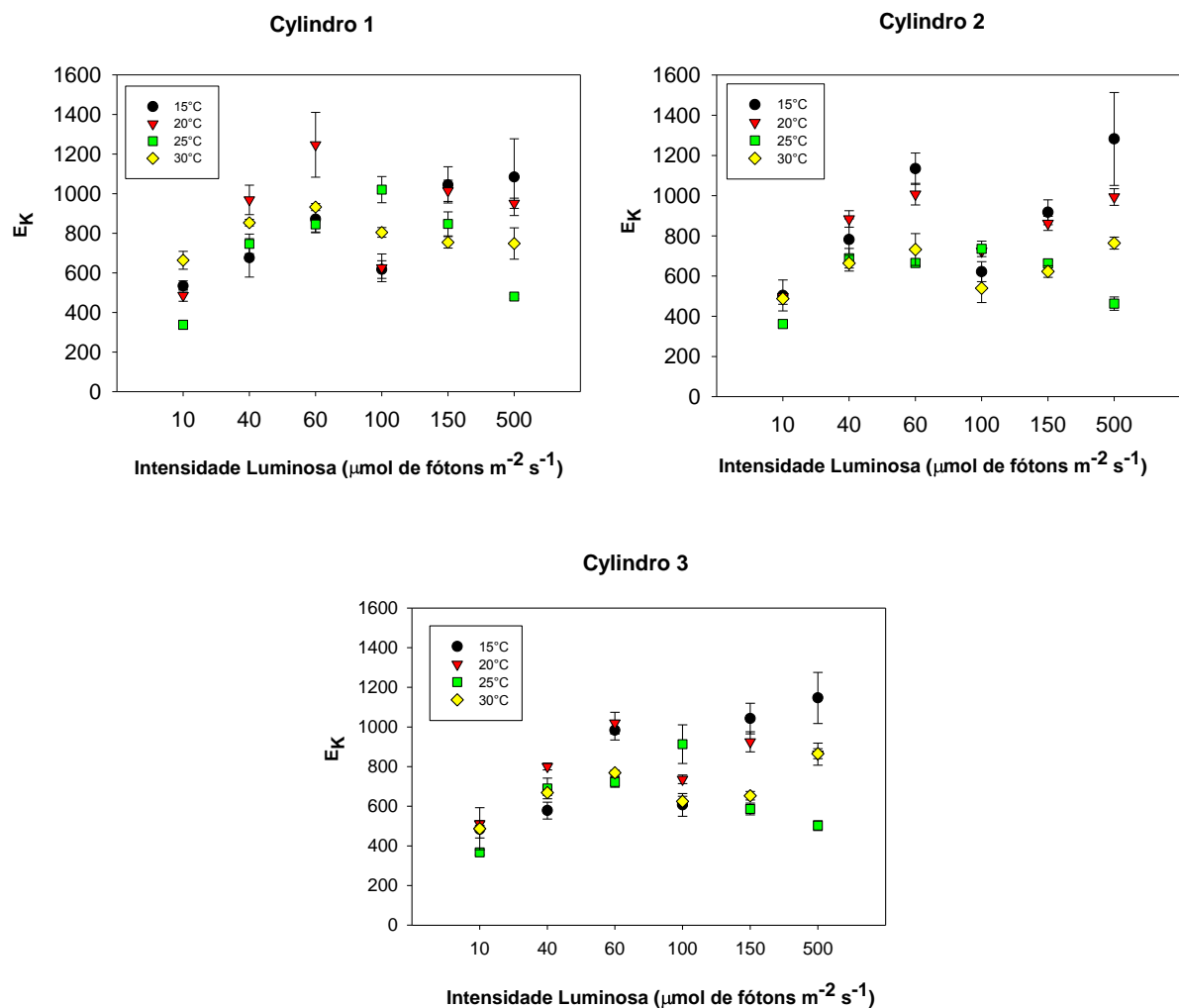
Fonte de Variação	Taxa de Crescimento					
Intensidade Luminosa	F _{3,48} =76,80 P <0,001					
Temperatura	F _{5,48} =87,44 P <0,001					
Intensidade luminosa x Temperatura	F _{15,48} =20,60 P <0,001					
Resultados de Múltiplas Comparações (Holm-Sidak)						
<i>Comparação da variabilidade em rETR_{máx}: intensidade luminosa x temperatura</i>						
	10	40	60	100	150	500
15°C	A1	A1	B1	C1	B1	C1
20°C	A2	B2	C2	BD2	B2	B2
25°C	A1	B2	B1	C3	D3	A3
30°C	A2	B3	C1	B1,2	B1,3	A1,3

Nota: As letras indicam grupos homogêneos entre as intensidades luminosas e os números indicam grupos homogêneos entre as temperaturas testadas de acordo com o teste post hoc Holm-Sidak (p < 0,05)

4.4.2 Efeito combinado de luz e temperatura sobre a intensidade luminosa de saturação fotossintética (E_K) e eficiência fotossintética (α)

Na temperatura de 15°C, as três cepas apresentaram os maiores valores de E_K ao estarem submetidas a maior intensidade luminosa testada (500 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), portanto, atingindo as maiores intensidades de saturação fotossintética, quando comparado aos demais tratamentos. Os menores valores foram obtidos em 10 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Gráfico 4, Tabelas 11-13).

Gráfico 4- Efeito combinado de luz e temperatura sobre a intensidade luminosa de saturação fotossintética



Em 20°C, as três cepas apresentaram resultados semelhantes ao demonstrarem incremento gradual do valor de E_K até a intensidade luminosa de 60 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, na qual apresentaram os maiores valores. Além disso, todas as cepas apresentaram redução de E_K

em 100 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Nas temperaturas de 25 e 30°C, as cepas não apresentaram diferença significativa.

Tabela 11- Tabela com dados da Two-Way ANOVA para os efeitos de luz e temperatura na intensidade luminosa de saturação fotossintética da cepa *Cylindro 1* (*Cylindrospermopsis raciborskii*).

Fonte de Variação	Taxa de Crescimento
Intensidade Luminosa	$F_{3,48} = 39,81$ $P < 0,001$
Temperatura	$F_{5,48} = 23,61$ $P < 0,001$
Intensidade luminosa x Temperatura	$F_{15,48} = 12,41$ $P < 0,001$

Resultados de Múltiplas Comparações (Holm-Sidak)

Comparação da variabilidade em E_K : intensidade luminosa x temperatura

	10	40	60	100	150	500
15°C	A1	ABC1	BC1	AB1	CD1	D1
20°C	A1,2	B2	C2	A1	B1,2	B1
25°C	A2	B1	BC1	C2	BC2,3	A2
30°C	A1	AB1,2	B1	AB3	AB3	AB3

Nota: As letras indicam grupos homogêneos entre as intensidades luminosas e os números indicam grupos homogêneos entre as temperaturas testadas de acordo com o teste post hoc Holm-Sidak ($p < 0,05$)

Tabela 12- Tabela com dados da Two-Way ANOVA para os efeitos de luz e temperatura na intensidade luminosa de saturação fotossintética da cepa *Cylindro 2* (*Cylindrospermopsis raciborskii*).

Fonte de Variação	Taxa de Crescimento
Intensidade Luminosa	$F_3 = 25,70$ $P < 0,001$
Temperatura	$F = 21,15$ $P < 0,001$
Intensidade luminosa x Temperatura	$F = 6,05$ $P < 0,001$

Resultados de Múltiplas Comparações (Holm-Sidak)

Comparação da variabilidade em E_K : intensidade luminosa x temperatura

	10	40	60	100	150	500
15°C	A1	AB1	C1	AB1	BC1	D1
20°C	A1	B1	B1	AB1	B1,2	B2
25°C	A1	B1	AB2	B1	AB1,2	AB3
30°C	A1	A1	A2	A1	A2	A4

Nota: As letras indicam grupos homogêneos entre as intensidades luminosas e os números indicam grupos homogêneos entre as temperaturas testadas de acordo com o teste post hoc Holm-Sidak ($p < 0,05$)

Todas as cepas na temperatura de 25°C incrementaram o valor de E_K , ao aumentar a luz de 10 para 40 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Os maiores valores foram obtidos ao estarem submetidas à intensidade luminosa de 100 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Ao estarem combinadas com a maior intensidade luminosa ocorreu redução do valor desse parâmetro fotossintético.

Na temperatura de 30°C, Cilindro 1 teve incremento do valor de E_K com o aumento da intensidade luminosa até 60 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e em intensidade luminosa igual ou maior que 100 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ não houve diferença significativa. Cilindro 2 não apresentou diferença significativa com o aumento do gradiente de luz, entretanto Cilindro 3, assim como Cilindro 1, demonstrou incremento do valor com o aumento da intensidade luminosa até 60 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, porém o maior valor foi obtido em 500 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Tabela 13- Tabela com dados da Two-Way ANOVA para os efeitos de luz e temperatura na intensidade luminosa de saturação fotossintética da cepa Cilindro 3 (*Cylindrospermopsis raciborskii*).

Fonte de Variação	Taxa de Crescimento
Intensidade Luminosa	$F_3 = 34,37$ $P < 0,001$
Temperatura	$F = 62,27$ $P < 0,001$
Intensidade luminosa x Temperatura	$F = 16,87$ $P < 0,001$

Resultados de Múltiplas Comparações (Holm-Sidak)

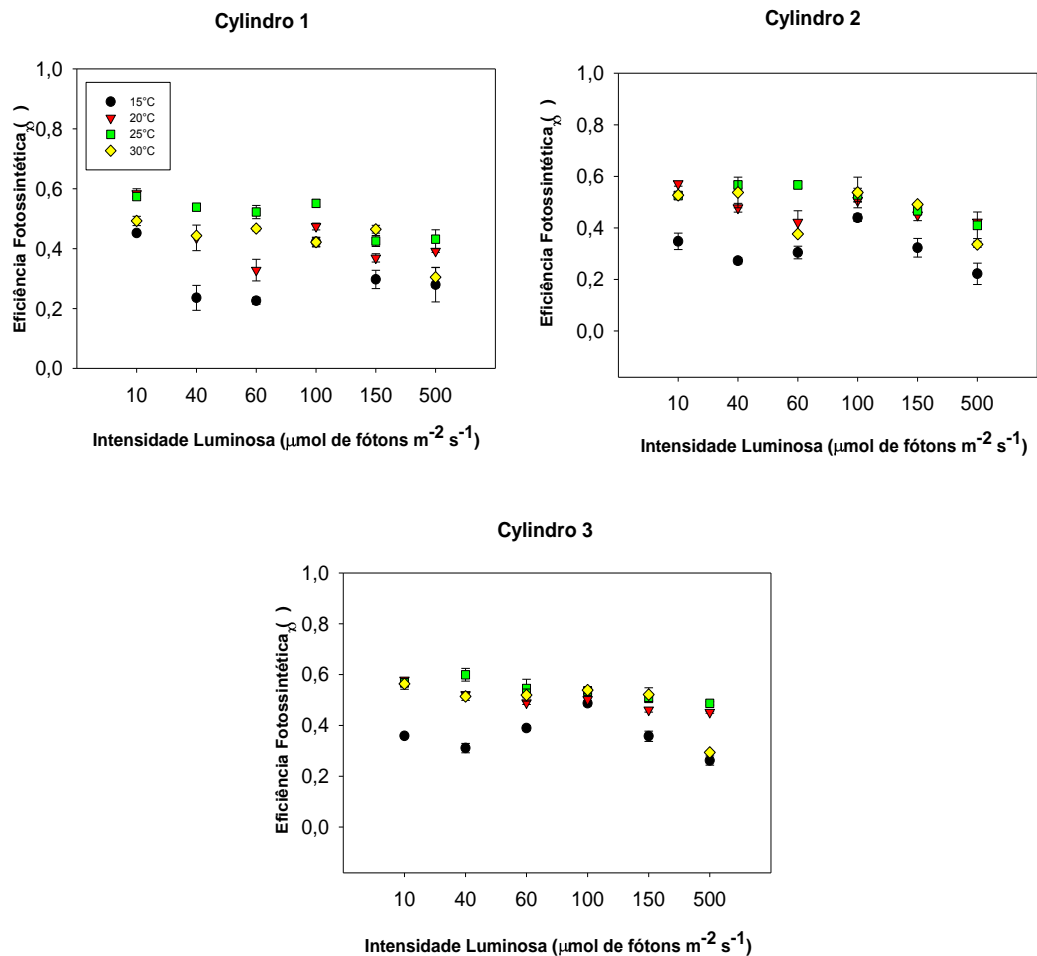
Comparação da variabilidade em E_K : intensidade luminosa x temperatura

	10	40	60	100	150	500
15°C	A1	A1	B1	A1	BC1	C1
20°C	A1	B2	C1	B1	BC1	B2
25°C	A1	B1,2	B2	C2	BD2	AD3
30°C	A1	B1,2	BC2	AB1	B2	C2

Nota: As letras indicam grupos homogêneos entre as intensidades luminosas e os números indicam grupos homogêneos entre as temperaturas testadas de acordo com o teste post hoc Holm-Sidak ($p < 0,05$)

Em relação à eficiência fotossintética (α), os valores variaram entre 0,22 (Cilindro 2 em 500 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a 15°C) a 0,60 μmol de elétrons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Cilindro 3 em 40 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a 25°C) (Gráfico5).

As três cepas apresentaram os menores valores de α em 15°C. Cilindro 1 teve o maior valor α ao estar submetida em 10 μmol de elétrons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, alcançando 0,45. Cilindro 2 e 3 apresentaram respostas semelhantes ao reduzirem a capacidade fotossintética a partir de 150 μmol de elétrons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Gráfico 5- Efeito combinado de luz e temperatura sobre a eficiência fotossintética (α)Tabela 14- Tabela com dados da Two-Way ANOVA para os efeitos de luz e temperatura na intensidade luminosa na eficiência fotossintética da cepa Cylindro 1 (*Cylindrospermopsis raciborskii*).

Fonte de Variação		Taxa de Crescimento				
Intensidade Luminosa		$F_3 = 55,77$ $P < 0,001$				
Temperatura		$F = 125,05$ $P < 0,001$				
Intensidade luminosa x Temperatura		$F = 11,24$ $P < 0,001$				
Resultados de Múltiplas Comparações (Holm-Sidak)						
Comparação da variabilidade em α : intensidade luminosa x temperatura						
	10	40	60	100	150	500
15°C	A1	B1	BC1	A1	B1	B1
20°C	A2	B2	C2	B1	C2	BC2
25°C	A2	A3	A3	A2	B3	B2
30°C	A1	AB2	AC4	BCD1	AD3	E1

Nota: As letras indicam grupos homogêneos entre as intensidades luminosas e os números indicam grupos homogêneos entre as temperaturas testadas de acordo com o teste post hoc Holm-Sidak ($p < 0,05$)

Na temperatura de 20°C, Cilindro 1 e 2 apresentaram os maiores valores ao estarem submetidas em intensidades $\leq 40 \mu\text{mol}$ de elétrons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Cilindro 3 não obteve diferença significativa com o aumento da intensidade luminosa.

Tabela 15- Tabela com dados da Two-Way ANOVA para os efeitos de luz e temperatura na intensidade luminosa na eficiência fotossintética da cepa Cilindro 2 (*Cylindrospermopsis raciborskii*).

Fonte de Variação	Taxa de Crescimento
Intensidade Luminosa	$F_3 = 33,22$ $P < 0,001$
Temperatura	$F = 110,95$ $P < 0,001$
Intensidade luminosa x Temperatura	$F = 6,18$ $P < 0,001$

Resultados de Múltiplas Comparações (Holm-Sidak)

Comparação da variabilidade em α : intensidade luminosa x temperatura

	10	40	60	100	150	500
15°C	A1	AB1	AB1	C1,2	AB1	B1
20°C	A2	BC2	BC2	AB1,2	BC2	BC2
25°C	A2	A3	A3	A2	AB2	B2
30°C	A2	A2,3	B2	A2	A2	B3

Nota: As letras indicam grupos homogêneos entre as intensidades luminosas e os números indicam grupos homogêneos entre as temperaturas testadas de acordo com o teste post hoc Holm-Sidak ($p < 0,05$)

Tabela 16- Tabela com dados da Two-Way ANOVA para os efeitos de luz e temperatura na intensidade luminosa na eficiência fotossintética da cepa Cilindro 3 (*Cylindrospermopsis raciborskii*).

Fonte de Variação	Taxa de Crescimento
Intensidade Luminosa	$F_3 = 84,80$ $P < 0,001$
Temperatura	$F = 273,39$ $P < 0,001$
Intensidade luminosa x Temperatura	$F = 20,07$ $P < 0,001$

Resultados de Múltiplas Comparações (Holm-Sidak)

Comparação da variabilidade em α : intensidade luminosa x temperatura

	10	40	60	100	150	500
15°C	A1	B1	A1	C1	A1	D1
20°C	A2	BC2	BC2	BC2	C2	C2
25°C	A2	AB3	AC3	AC2	CD3	D2
30°C	A2	B2	AB2,3	AB2	AB3	C1

Nota: As letras indicam grupos homogêneos entre as intensidades luminosas e os números indicam grupos homogêneos entre as temperaturas testadas de acordo com o teste post hoc Holm-Sidak ($p < 0,05$)

Todas as três cepas tiveram os maiores valores ao estarem combinadas com intensidades luminosas $\leq 100 \mu\text{mol}$ de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a 25°C . Ao submetê-las em intensidades superiores do que $100 \mu\text{mol}$ de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, reduziram sua eficiência fotossintética. Na maior temperatura testada (30°C) todas as três cepas apresentaram os menores valores de α , quando foram submetidas a $500 \mu\text{mol}$ de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

As três cepas estudadas apresentaram diferentes respostas em relação às combinações de luz e temperaturas testadas. A partir dos parâmetros analisados, Cilindro 1 apresentou a maior taxa máxima relativa de transporte de elétrons; Cilindro 2 apresentou a maior taxa máxima de crescimento e de E_K e Cilindro 3 teve o melhor rendimento máximo e eficiência fotossintética, comprovando a variabilidade intraespecífica de *Cylindrospermopsis raciborskii* (Tabela 17).

Tabela 17– Tabela resumo das melhores performances das cepas em diferentes combinações de luz e temperatura em relação aos parâmetros analisados

Cepas / Parâmetros	Cylindro 1	Cylindro 2	Cylindro 3
$\mu_{\text{máx}}$	0,58 dia ⁻¹ 25°C + 100 μmol	0,90 dia ⁻¹ 20°C + 500 μmol	0,84 dia ⁻¹ 30°C + 500 μmol
$R_{\text{máx}}$	19,9 25°C + 40 μmol	22,0 25°C + 150 μmol	28,3 30°C + 100 μmol
$r\text{ETR}_{\text{máx}}$	562 μmol 25°C + 100 μmol	424,6 μmol 20°C + 40 – 60 μmol	437,1 μmol 20-25°C + 60 -100 μmol
E_K	1247,3 μmol 20°C + 60 μmol	1581,3 μmol 15°C + 500 μmol	1146,4 μmol 15°C + 500 μmol
α	0,5 25°C + 10 – 100 μmol	0,5 20-25°C + 10 – 40 μmol	0,6 20-25°C + 40 μmol

Legenda: Valores baseados na média das triplicatas. Unidade de medida da intensidade luminosa e E_K : μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ abreviatura na tabela (μmol); temperatura em grau Celsius: °C; $r\text{ETR}_{\text{máx}}$: μmol de elétrons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

5 DISCUSSÃO

Nesse estudo foi testada a hipótese de que o efeito combinado de luz e temperatura afetaria as respostas ecofisiológicas de três cepas de *Cylindrospermopsis raciborskii* isoladas do Reservatório do Camorim. As cepas demonstraram ampla tolerância às condições testadas em relação ao crescimento, rendimento máximo e aos parâmetros fotossintéticos ao estarem submetidas em diferentes combinações de luz e temperatura, destacando que as respostas obtidas neste estudo evidenciaram a existência da variabilidade intraespecífica de *C. raciborskii*.

Apesar de ser uma espécie de origem tropical e atualmente demonstrar distribuição global (BRIAND et al., 2004; ANTUNES; LEÃO; VASCONCELOS, 2015), *C. raciborskii* é considerada uma espécie de sombra devido ao seu baixo requerimento de luz (I_k) (PADISÁK; REYNOLDS, 1998). Todavia, alguns estudos comprovaram que essa espécie requer altas intensidades luminosas para alcançar o crescimento máximo (SHAFIK et al., 2001; BRIAND et al., 2004) e apresenta taxas ótimas de crescimento em temperaturas elevadas (25 a 31°C) (BRIAND et al., 2004; SOARES; LÜRLING; HUSZAR, 2013).

Os resultados obtidos em relação à taxa de crescimento demonstraram que essas cepas em 15°C necessitam de intensidades luminosas iguais ou superiores a 100 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para crescerem. A baixa temperatura demonstrou, portanto, ser um fator limitante quando associada a baixas intensidades luminosas para o crescimento das três cepas de *C. raciborskii* testadas, assim como ocorrido para outra cepa brasileira em 12°C (SOARES; LÜRLING; HUSZAR, 2013).

O mesmo não foi verificado em um estudo que utilizou uma cepa uruguaia. Ao estar submetida à combinação de baixa temperatura (15°C) com intensidade luminosa de 60 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ obteve crescimento (BONILLA et al., 2011). Tal diferença entre as cepas brasileiras em relação à cepa do Uruguai pode ser explicada devido à ampla tolerância térmica que a espécie demonstra. Além disso, o clima do Uruguai é mais frio do que o Brasil, assim, as faixas de tolerância já mostram adaptabilidade das cepas.

Além disso, baixas temperaturas e baixas intensidades luminosas parecem ser condições importantes para *C. raciborskii* (DOKULIL, 2016), permitindo seu o crescimento em diferentes ambientes, sendo, inclusive considerada uma vantagem seletiva para espécies potencialmente invasoras (DOKULIL; MAYER, 1996; BRIAND et al., 2002).

A cepa *Cylindro* 1 cresceu mais lentamente, porém se manteve. Enquanto que *Cylindro* 2 e 3 apresentaram taxas de crescimento superiores ao encontrado na literatura (BRIAND et al., 2004; BONILLA et al., 2011; CARNEIRO et al., 2009; SOARES; LÜRLING; HUSZAR, 2013), comprovando a existência da variabilidade intraespecífica e a boa plasticidade fenotípica ao tolerar diferentes condições de temperatura e intensidade luminosa.

Recentemente, em uma revisão de dados de 29 estudos com 57 espécies fitoplanctônicas (marinhas e dulcícolas), incluindo cianobactérias, concluiu que a taxa de crescimento em condições de forte limitação de luz não é influenciada pela temperatura, porém, sob saturação luminosa, a temperatura passaria a influenciar o crescimento (EDWARDS et al., 2016). Todavia, os resultados neste trabalho demonstraram que o crescimento das cepas estudadas foi influenciado pela temperatura sob limitação ou saturação de luz, apontando o efeito combinado de luz e temperatura sobre este parâmetro.

Os resultados de rendimento máximo dos cultivos indicaram que a baixa temperatura foi o principal fator limitante para a produção de biomassa, uma vez que as cepas, ao estarem associadas à temperatura baixa independentemente da intensidade luminosa, não tiveram aumento do seu rendimento máximo. Isto porque em baixas temperaturas a velocidade de crescimento é diminuída devido à diminuição das taxas metabólicas, causando pequena produção de biomassa e conseqüentemente menor rendimento máximo (JENSEN; KNUTSEN, 1993), porém favorecendo a obtenção de biomassa rica em clorofila *a* (DANESI et al., 2004).

Por outro lado, intensidade luminosa elevada implica em redução de biomassa, podendo gerar dois efeitos principais: fotoinibição, que leva ao decréscimo do rendimento máximo e fotoxidação, com efeitos letais nas células (JENSEN; KNUTSEN, 1993). No caso das três cepas, ao combinar a intensidade luminosidade alta ($500 \mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e temperatura elevada (30°C), houve redução dos valores de rendimento máximo dos cultivos, sendo observada menor produção de biomassa, decorrente do efeito de fotoinibição.

Curvas rápidas de luz (CRL) podem fornecer uma avaliação *in vivo* da atividade fotossintética, indicando a capacidade que o organismo fotossintetizante tem de tolerar flutuações imediatas da intensidade luminosa (FALKOWSKI; RAVEN, 2007). A partir da CRL são obtidos os parâmetros fotossintéticos, são eles: taxa máxima relativa de transporte de elétrons ($r\text{ETR}_{\text{m\acute{a}x}}$), intensidade de saturação da fotossíntese (E_K) e eficiência fotossintética (α) (KRAUSE; WEIS, 1991).

Alguns trabalhos indicam que a intensidade luminosa para o início da fotoinibição em laboratório ocorre a partir de $100 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e em campo entre 200 e $400 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (BRIAND et al., 2004; KEHOE et al., 2015). As tr\u00eas cepas n\u00e3o apresentaram fotoinibi\u00e7\u00e3o nas curvas r\u00e1pidas de luz, indicando que s\u00e3o capazes de suportar intensidades luminosas superiores a $500 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e alta temperatura em rela\u00e7\u00e3o \u00e0 capacidade fotossint\u00e9tica. Por\u00e9m, esta combina\u00e7\u00e3o de luz e temperatura afetou negativamente o crescimento, fotoinibindo.

Alguns estudos compararam as taxas m\u00e1ximas relativas de transporte de el\u00e9tron ($\text{rETR}_{\text{m\u00e1x}}$) de cepas de cianobact\u00e9rias isoladas da China, sob ilumina\u00e7\u00e3o de $30 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em duas temperaturas diferentes. *Anabaena flos-aquae* alcan\u00e7ou 101,46 e 111,77 $\mu\text{mol de el\u00e9trons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ao estar submetidas em 15 e 25\u00b0C, respectivamente (ZHICONG; LI; CAO, 2016); cepas de *Microcystis aeruginosa* apresentaram $\text{rETR}_{\text{m\u00e1x}}$ de 30,94 em 15\u00b0C, enquanto em 25\u00b0C uma alcan\u00e7aram 107,81 $\mu\text{mol el\u00e9trons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (ZHICONG; LI; CAO, 2016) e 84,77 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (WU et al., 2009); e, *Aphanizomenon* e *C. raciborskii* na temperatura de 25\u00b0C alcan\u00e7aram 95,93 e 123,77 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente (WU et al., 2009).

Em condi\u00e7\u00f5es de intensidade luminosa semelhante ($40 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e nas mesmas temperaturas (15 e 25\u00b0C), as tr\u00eas cepas de *C. raciborskii* deste trabalho apresentaram valores de $\text{rETR}_{\text{m\u00e1x}}$ superiores ao descrito anteriormente, mesmo quando comparada com outra cepa da mesma esp\u00e9cie.

Tais diferen\u00e7as podem ser explicadas devido \u00e0 diferen\u00e7a geogr\u00e1fica entre as cepas, j\u00e1 que as tr\u00eas cepas brasileiras est\u00e3o adaptadas a altas intensidades luminosas e temperaturas elevadas durante o ano inteiro, apresentando maior capacidade fotossint\u00e9tica do que as cepas chinesas, sendo considerada uma vangatem competitiva sobre as outras esp\u00e9cies fitopl\u00e2nctonicas.

O E_K \u00e9 amplamente utilizado como par\u00e2metro para caracterizar o estado de fotoaclima\u00e7\u00e3o de microalgas (FALKOWSKI, 1984; BEHRENFELD et al., 2004; BEHRENFELD; HALSEY; MILLIGAN, 2008). Esse par\u00e2metro neste estudo est\u00e1 relacionado com a taxa m\u00e1xima de transporte de el\u00e9trons, diferentemente de outros trabalhos que relacionam com a produtividade prim\u00e1ria da cultura analisada (PALMISANO; BEELER; SULLIVAN, 1987; WU, SHI, LI, 2009) ou pela taxa m\u00e1xima de crescimento (BONILLA et al., 2011) e isto sugere o porqu\u00ea dos valores de E_K serem maiores quando comparado aos da literatura.

De acordo com a literatura, a intensidade luminosa para a saturação fotossintética (E_K) de *C. raciborskii* varia entre 40 e 240 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, dependendo da cepa e das condi\u00e7\u00f5es experimentais (WU et al., 2009; PIERANGELINI et al., 2014b e 2014c). O valor de E_K das cepas de *C. raciborskii* deste trabalho variou de 316 (Cylindro 1: 10 $\mu\text{mol de f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em 25\u00b0C) a 2179,5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Cylindro 2: 500 $\mu\text{mol de f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em 15\u00b0C).

Os resultados tamb\u00e9m indicaram o efeito combinado de luz e temperatura sobre o E_K . Ao fazer a m\u00e9dia dos valores de todos os tratamentos, a cepa Cylindro 1 apresentou os maiores valores de E_K e por isso pode ser considerada como adaptada a altas intensidades luminosas. Enquanto que Cylindro 2 e 3 apresentaram os menores valores, portando, podem ser consideradas como adaptadas a baixas intensidades luminosas (GROBBELAR; KURANO, 2003; SILVA, 2008). Logo, a cepa Cylindro 1 necessita de mais luminosidade para se saturar fotossint\u00e9tica do que as outras duas cepas.

Alguns estudos demonstraram que a taxa m\u00e1xima de fotoss\u00edntese \u00e9 sens\u00edvel \u00e0 temperatura, mas a efici\u00eancia fotossint\u00e9tica (inclina\u00e7\u00e3o inicial- α) n\u00e3o seria influenciada, ou seja, a taxa m\u00e1xima de fotoss\u00edntese e o par\u00e2metro de satura\u00e7\u00e3o de luz (E_K) dependem da temperatura, apresentando a mesma cin\u00e9tica (NICKLISCH, SHATWELL; KOHLER, 2008; EDWARDS et al., 2016).

Um estudo recente demonstrou que, ao expor uma cepa de *C. raciborskii* a 10 $\mu\text{mol de f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a 25\u00b0C, n\u00e3o foram observadas diferen\u00e7as na efici\u00eancia fotossint\u00e9tica (α) e taxa fotossint\u00e9tica m\u00e1xima (PIERANGELINI et al., 2015). As cepas de *C. raciborskii* deste estudo foram sens\u00edveis as combina\u00e7\u00f5es de luz e temperatura testadas, na qual Cylindro 1 apresentou maior efici\u00eancia fotossint\u00e9tica ao estar submetida a altas temperaturas, independentemente da intensidade luminosa. Por tal motivo, essa cepa estaria associada aos per\u00edodos mais quentes do ano (primavera e ver\u00e3o).

O papel dos efeitos diretos da temperatura sobre o pl\u00e2ncton, e como estes interagem com recursos limitados (como por exemplo, luz), ainda n\u00e3o s\u00e3o claros (EDWARDS et al., 2016). Al\u00e9m disso, tem sido proposto que a temperatura pode conduzir diferen\u00e7as nas respostas de luz em estudos de laborat\u00f3rio e pode, em parte, explicar as discrep\u00e2ncias entre os estudos. Isto porque a intera\u00e7\u00e3o entre essas duas vari\u00e1veis \u00e9 pouco considerada em outros trabalhos. Entretanto, *C. raciborskii* apresenta alta capacidade de fotoadapta\u00e7\u00e3o, o que lhe d\u00e1 uma vantagem competitiva sob uma gama de condi\u00e7\u00f5es de ilumina\u00e7\u00e3o (BURFORD et al., 2016).

As três cepas de *C. raciborskii* demonstraram tolerância fisiológica às diferentes combinações de luz e temperatura, o que sugere que essas cepas possam se aclimatar efetivamente para diferentes sistemas aquáticos, assim como cepas de *Synechococcus* (JODLOWSKA; ŚLIWINSKA, 2014).

Na natureza, as cianobactérias são muitas vezes sujeitas a grandes gradientes de irradiância, especialmente em águas turvas e tais variações podem determinar a composição da estrutura, fisiologia e espécies da população de fitoplâncton (PECHAR, 1995, 2000). Logo, a existência de diferentes cepas e conseqüentemente populações em um ambiente natural seria um fator favorável para o prolongamento de florações ou manutenção da espécie no ambiente.

Tal fato acima mencionado ocorreria devido à flutuação das condições ambientais e conseqüentemente a ocupação de diferentes nichos por essas cepas. Como por exemplo, estudos sobre a dinâmica de florações de *Microcystis* através de técnicas moleculares, exploraram a diversidade e a sucessão de genótipos. Estudos que descrevem a diversidade genotípica de populações de *Microcystis* relataram resultados contraditórios, demonstrando a seleção para genótipos específicos durante o desenvolvimento das florações (KARDINAAL et al., 2007; BRIAND et al., 2009; KIM et al., 2010; MILLER et al., 2013) ou a manutenção de alta diversidade genética dentro da população (YE et al., 2009; POBEL et al., 2012; WANG et al., 2012.; ZHU; XU; LI, 2012).

A disseminação mundial de *C. raciborskii* sugere a existência de vários ecótipos (PICCINI et al. 2011). Considera-se ecótipos de *C. raciborskii*, cepas que apresentam diferentes tolerâncias às condições ambientais, o que poderia explicar o sucesso desta espécie em diferentes ambientes (PICCINI et al. 2011).

Apesar da grande variabilidade intraespecífica encontrada neste estudo e já descrita na literatura (BRIAND et al., 2004; BONILLA et al., 2001; PICCINI et al., 2011), não há indício da existência de diferentes ecótipos considerando as três cepas aqui analisadas. Isto pode ser explicado já que as mesmas foram isoladas do mesmo ambiente, e, conseqüentemente estavam sob a influência dos mesmos fatores climatológicos e de disponibilidade de recursos.

Há evidências de que a eutrofização e as mudanças climáticas globais têm favorecido *C. raciborskii* nas últimas décadas (CAREY et al., 2012; SINHA et al., 2012). Em estudos anteriores realizados no Reservatório do Camorim não foi registrada a presença de *Cylindrospermopsis raciborskii* e o mesmo era classificado como mesotrófico (MENEZES; KRISTIANSEN; BICUDO, 2005; MENEZES; BICUDO, 2008). Todavia, entre 2012 a 2013

houve registro dessa espécie, apresentando dominância durante a primavera. A ocorrência dessa espécie foi atribuída à maior estabilidade da coluna d'água, temperatura mais elevada e maior concentração de N-NH₄ e fósforo solúvel reativo (Pereira U.J, dados não publicados).

Além disso, o Reservatório do Camorim é considerado naturalmente eutrófico com base nos valores médios anuais de (dados referentes à 2012/2013; Marinho MM, comunicação pessoal) de clorofila *a* (48,8 µg Chl *a* L⁻¹), transparência de água (1,0 m), fósforo total (32,5 µg L⁻¹) e nitrogênio total (1200 µg L⁻¹) (NÜRNBERG, 1996), confirmando que o processo de eutrofização associado às mudanças climáticas contribuíram para o aparecimento dessa espécie neste sistema.

CONCLUSÃO

As cepas de *C. raciborskii* isoladas da Represa do Camorim apresentaram diferentes respostas ao efeito combinado de luz e temperatura, demonstrando a influência da interação dessas duas variáveis aos parâmetros analisados.

A temperatura baixa foi o principal fator limitante para o crescimento e rendimento dos cultivos, porém demonstrou ser um fator favorável para as cepas em relação ao aumento da intensidade de saturação da fotossíntese.

Cylindro 1 cresceu mais devagar e teve maior eficiência fotossintética em temperaturas elevadas independentemente da intensidade luminosa associada. Além disso, apresentou altos valores de E_K , sendo considerada uma cepa adaptada a altas intensidades luminosas.

Cylindro 2 e 3 apresentaram maior taxa de crescimento e não toleram altas temperaturas e altas intensidades luminosas de acordo com o parâmetro de eficiência fotossintética. Além disso, apresentaram baixos valores de E_K , sendo consideradas cepas adaptadas à baixa luminosidade.

As cepas neste estudo confirmaram a variabilidade intraespecífica de *C. raciborskii* e sugere a existência de diferentes populações dessa espécie dentro de diferentes nichos de um mesmo ambiente, o que seria um fator favorável para prolongamento de florações de *C. raciborskii* e explicaria a frequência de ocorrência e distribuição desta espécie ao redor do mundo.

Mais estudos sobre os efeitos combinados de luz e temperatura são necessários para um melhor entendimento da ecofisiologia dessa espécie, tais como influência dessas variáveis na produção de toxina, variação da razão superfície-volume dos filamentos e quota de pigmentos celulares.

REFERÊNCIAS

- ALLEN, M.M.; STANIER, R.Y. Growth and division of some unicellular blue-green algae. *Journal of General Microbiology*, Berkeley: University of California, California, v. 51, p. 199-202, 1968.
- ANTUNES, J.T.; LEÃO, P.N.; VASCONCELOS, V.M. *Cylindrospermopsis raciborskii*: review of the distribution, phylogeography, and ecophysiology of global invasive species. *Frontiers in Microbiology*. v. 6, 2015.
- AZEVEDO, S.M.F.O. Current studies on toxic cyanobacteria (blue-green algae) of Brazilian water bodies. 1996. In: Congresso Latino-Americano de Ficologia. Julho, Caxambu, MG, Brazil. p. 62.
- AZEVEDO, M.T.P.; SANT'ANNA, C.L. Morfologia e reprodução. In: _____. SANT'ANNA, C.L.; AZEVEDO, M.T.P.; AGUIARO, L.F.; CARVALHO, M.C.; CARVALHO, L.R.; SOUZA, R.C.R. (eds). *Identificação e contagem de cianobactérias planctônicas de águas continentais brasileiras*. Rio de Janeiro: Interciência, cap. 2, p. 5-8, 2006.
- BALD, D.; KRUIP, J.; RÖGNER, M. Supramolecular architecture of cyanobacterial thylakoid membranes: how is the phycobilisome connected with the photosystems? *Photosynthesis Research*, v. 49, p. 103-118, 1996.
- BEHRENFELD, M.J.; HALSEY, K.H.; MILLIGAN, A.J. Evolved physiological responses of phytoplankton to their integrated growth environment. *Philosophical Transaction of the Royal Society B*. v. 363, p. 2687-2703, 2008.
- BEHRENFELD, M.J.; PRASIL, O.; BABIN, M.; BRUYANT, F. In search of a physiological basis for covariations in light-limited and light-saturated photosynthesis. *Journal of Phycology*. v. 40, p. 4-25, 2004.
- BENEDETTI, S. RINALDUCCI, S.; BENVENUTI, F.; FRANCOGLI, S.; PAGLIARANI, S.; GIORGI, L.; MICHELONI, M.; D'AMICI, G. M.; ZOLLA, L.; CANESTRARI, F. Purification and characterization of phycocyanin from blue-green alga *Aphanizomenon flos-aquae*. *The Journal of Chromatography*, v. 833, p. 12-1, 2006.
- BERNARD, C.; HARVEY, M.; BRIAND, J.F.; BIRÉ, R.; KRYS, S.; FONTAINE, J.J. Toxicological comparison of diverse *Cylindrospermopsis raciborskii* toxic strains: evidence of liver damage caused by a French *C. raciborskii* strain. *Environmental Toxicology*. v. 18, p. 176-186, 2003.
- BHAYA, D.; SCHWARZ, R.; GROSSMAN, A.R. Molecular responses to environmental stress. In: WHITTON, B. A. & POTTS, M. (eds.). *The ecology of Cyanobacteria: Their diversity in time and space*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p. 397-442, 2002.
- BICUDO, C.E.M & BICUDO, D.C. Dimensão Ecológica. In: BUCKERIDGE, M.S. (org.). *Mudanças climáticas globais: efeitos sobre as águas continentais superficiais*. 1 ed. São Paulo: RIMA, 2008.

- BITTENCOURT-OLIVEIRA, M.C.; BUCH, B.; HEREMAN, T.C.; ARRUDA-NETO, J.D.T.; MOURA, A.N.; ZOCCHI, S.S. Effects of light intensity and temperature on *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) with straight and coiled trichomes: growth rate and morphology. *Brazilian Journal of Biology*. v. 72, n. 2, p. 343-351, 2012.
- BONILLA, S.; AUBRIOT, L.; SOARES, M.C.S.; GONZÁLES-PIANA, M.; FABRE, A.; HUSZAR, V.L.M.; LÜRLING, M.; ANTONIADES, D.; PADISÁL, J.; KRUK, C. What drives the distribution of the Bloom-forming cyanobacteria *Planktothris agardhii* and *Cylindrospermopsis raciborskii*? *Microbiol Ecology*, p. 1-14, 2011.
- BOUVY, M.; MOLICA, R.; DE OLIVEIRA, S.; MARINHO, M.; BEKER, B.. Dynamics of a toxic cyanobacterial bloom (*Cylindrospermopsis raciborskii*) in a shallow reservoir in the semi-arid region of Northeast, Brazil. *Aquatic Microbial Ecology*. v. 20, p. 285-297, 1999.
- BOUVY, M.; FALCÃO, D.; MARINHO, M.; PAGANO, M.; MOURA, A. Occurrence of *Cylindrospermopsis* (Cyanobacteria) in 39 Brazilian tropical reservoirs during the 1998 drought. *Aquatic Microbial Ecology*. v. 23, p. 13-27, 2000.
- BOUVY, M.; NASCIMENTO, S.M.; MOLICA, R.J.R.; FERREIRA, A.; HUSZAR, V.; AZEVEDO, S.M.F.O. Limnological features in Tapacurá reservoir (northeastern Brazil) during a severe drought. *Hydrobiologia*, v. 493, p. 115-130, 2003.
- BRANCO, C.W.C.; SENNA, P.A.C. The taxonomic elucidation of the Paranoá Lake (Brasília, Brazil) problem: *Cylindrospermopsis raciborskii*. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique*. v. 61, p. 85 - 91, 1991.
- BRIAND, E., ESCOFFIER, N., STRAUB, C., SABART, M., QUIBLIER, C., HUMBERT, J.F. Spatiotemporal changes in the genetic diversity of a bloom-forming *Microcystis aeruginosa* (cyanobacteria) population. *ISME J*. v. 3, p. 419–429, 2009.
- BRIAND, L.E.; GUILLARD, R.R.L.; MURPHY, L.S. A method for the rapid and precise determination of acclimated phytoplankton reproduction rates. *Journal of Plankton Research*. v.3, p. 193–201, 1981.
- BRIAND, J.F.; LÉBOULANGER, C.; HUMBERT, J.F.; BERNARD, C.; DUFOUR, P. *Cylindrospermopsis raciborskii* (cyanobacteria) invasion at mid-latitudes: selection, wide physiological tolerance, or global-warming? *Journal of Phycological*. v. 40, p. 231–238, 2004.
- BRIAND, J.F.; ROBILLOT, C.; QUIBLIER-LLOBÉRAS, C.; HUMBERT, J.F.; COUTÉ, A.; BERNARD, C. Environmental context of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) blooms in a shallow pond in France. *Water Research*. v. 36, n. 13, p. 3183-3192, 2002.
- BURFORD, M.A.; BEARDALL, J.; WILLIS, A.; ORR, P.T., MAGALHAES, V.F.; RANGEL, L.M.; AZEVEDO, S.M.F.O.E.; NEILAN, B.A. Understanding the winning strategies used by the bloom-forming cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii*. *Harmful Algae*. v. 54, p. 44-53, 2016.

BURFORD, M.A.; DAVIS, T.W. Physical and chemical processes promoting dominance of the toxic cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii*. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*. v. 29, n. 4, p. 883-891, 2011.

CAREY, C.C., IBELINGS, B.W., HOFFMANN, E.P., HAMILTON, D.P., BROOKES, J.D. Ecophysiological adaptations that favour freshwater cyanobacteria in a changing climate. *Water Research*. v. 46, p. 1394-1407, 2012.

CARLSON, C.A.; MORRIS, R.; PARSONS, R.; TREUSCH, A.H.; GIOVANNONI, S.J.; VERGIN, K. Seasonal dynamics of SAR11 populations in the euphotic and mesopelagic zones of the northwestern Sargasso Sea. *The ISME Journal*. v. 3, p. 283-295, 2009.

CARMICHAEL, W.W.; AZEVEDO, S.M.F.O.; NA, J.S.; MOLICA, R.J.R.; JOCHIMSEN, E.M.; LAU, S.; RINEHART, K.I.; SHAW, G.R. & EAGLESHAM, G.K. Human fatalities from cyanobacteria: chemical and biological evidence for cyanotoxins. *Environmental Health Perspectives*. v. 109, p. 663-668, 2001.

CARNEIRO, R.L.; SANTOS, M.E.V.; PACHECO, A.B.F.; AZEVEDO, S.M.F.O. Effects of light intensity and light quality on growth and circadian rhythm of saxitoxins production in *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria). *Journal of Plankton Research*. v. 31, n. 5, p. 481-488, 2009.

CHONUDOMKUL, D.; YONGMANITCHAI, W.; THEERAGOOL, G. Morphology, genetic diversity, temperature tolerance and toxicity of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanobacteria) strains from Thailand and Japan. *FEMS Microb.Ecol.* v.48, p. 345-355, 2004.

CHORUS I.; BARTRAM J. *Toxic Cyanobacteria in water: A guide to the Public Health Consequences, Monitoring and Management*. London: Taylor & Francis, 1999.

COHAN, F.M. *Periodic selection and ecological diversity in bacteria*. In: Nurminsky, D. (Ed.), *Selective Sweeps*. Landes Bioscience, Austin, (Chapter 7), pp. 1-16. 2005.

COHAN FM. Toward a conceptual and operational union of bacterial systematics, ecology, and evolution. *Philosophical Transaction of the Royal Society* . v. 361: p. 1985-1996. 2006.

COLES, J.F.; JONES, R.C. Effect of temperature on photosynthesis-light response and growth of four phytoplankton species isolated from a tidal freshwater river. *Journal of Phycology*. v. 36, p. 7-16, 2000.

CORDEIRO-ARAÚJO, M.K.; OGAVA, L.E.; MOURA, A.N.; PICCIN-SANTOS, V.; BITTENCOURT-OLIVEIRA, M.C. Cianobactérias planctônicas de reservatórios do Oeste Paulista, Brasil: Condições naturais versus controladas. *Revista Brasileira de Engenharia de Pesca*. v. 5, n. 3, p. 74-88, 2010.

COSTA, N. B. Dinâmica temporal das cianobactérias em um reservatório urbano hipereutrófico: uma abordagem morfológica e molecular. 2015. 74f. Dissertação (Mestrado Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre. Universidade Federal de Minas Gerais. 2015

- COSTA, I.A.S.; AZEVEDO, S.M.F.O.; SENNA, P.A.C.; BERNARDO, R.R.; COSTA, S.M.; CHELLAPPA, N.T. Occurrence of toxin-producing cyanobacteria blooms in a Brazilian semiarid reservoir. *Brazilian Journal of Biology*. v. 66, p. 211-219, 2006.
- COURA, P.H.F.; SOUSA, G.M.; FERNANDES, M.C. Mapeamento Geocológico da Susceptibilidade à Ocorrência de Incêndios no Maciço da Pedra Branca, Município do Rio de Janeiro *Anuário do Instituto de Geociências - UFRJ*. v. 32, n. 2, p. 14-25, 2009.
- COUTÉ, A.; LEITÃO, M.; MARTIN, C. Première observation du genre *Cylindrospermopsis* (Cyanophyceae, Nostocales) en France. *Cryptogamie Algologie*. v. 18, p. 57-70, 1997.
- DANESI, E. D. G.; RANGEL-YAGUI, C. O.; CARVALHO, J. C. M.; SATO, S. Effect of reducing the light intensity on the growth and production of chlorophyll by *Spirulina platensis*. *Biomass and Bioenergy*, v. 26, p. 329-335, 2004.
- DOKULIL, M.T. Vegetative survival of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) at low temperature and low light. *Hydrobiologia*. v. 764, p. 241-247, 2016.
- DOKULIL, M.T.; MAYER, J. Population dynamics and photosynthetic rates of a *Cylindrospermopsis – Limnithrix* association in a highly eutrophic urban lake, Alte Donau, Austria. *Algological Studies*. v. 83, p. 179-195, 1996.
- DONEY, S. Plankton in a warmer world. *Nature*. v. 447, p. 695-696, 2006.
- DR. Ralf Wagner. Ilustração da diversidade morfológica de cianobactérias (Ilustração). Disponível em <<http://www.dr-ralf-wagner.de>> Acesso em 10 de Outubro de 2015.
- EDWARDS, K.F.; THOMAS, M.K.; KLAUSMEIER, C.; LITCHMAN, E. *Phytoplankton growth and the interaction of light and temperature: A synthesis at the species and community level*. *Limnology and Oceanography*. 2016.
- ETRILHAS. Disponível em: <<http://www.etrilhas.com.br/pt/trilhas-cariocas/rio/acude-camorim/>> Acesso em: 06 de Dezembro de 2013.
- FALKOWSKI, P.G. Physiological responses of phytoplankton to natural light regimes. *Journal of Plankton Research*. v. 6, p. 295-307, 1984.
- FALKOWSKI, P. G. The role of phytoplankton photosynthesis in global biogeochemical. *Photosynthesis Research*. v. 39, p. 235-258, 1994.
- FALKOWSKI, P.G.; OLIVER, M.J. Mix and match: how climate selects phytoplankton. *Nature*. v. 5, p. 813-818, 2007.
- FALKOWSKI, P.G.; RAVEN, J.A. *Aquatic Photosynthesis*. 2nd ed., Princeton University Press, United Kingdom. 2007. 484p.
- FASTNER, J.; HEINZE, R.; HUMPAGE, A.R.; MISCHKE, U.; EAGLESHAM, G.K.; CHORUS, I. *Cylindrospermopsis* occurrence in two German lakes and preliminary

assessment of toxicity and toxin production of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) isolates. v. 42, p. 313-321, 2003.

FIGUEREDO, C.C.; GIANI, A.; BIRD, D.F. Does allelopathy contribute to *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) bloom occurrence and geographic expansion? *Journal of Phycology*. v. 43, p. 256-265, 2007.

GEORGE, D.G.; TALLING, J.F.; RIGG, E. Factors influencing the temporal coherence of five lakes in the English Lake District. *Freshwater Biology*. v. 43, p. 449–461, 2000.

GKELIS, S.; ZAOUTSOS, N. Cyanotoxin occurrence and potentially toxin producing cyanobacteria in freshwaters of Greece: A multi-disciplinary approach *Spyros. Toxicon*.v. 78, p. 1–9, 2014.

GLAZER, A.N. *Photosynthetic accessory proteins with bilin prosthetic groups*. In: STUMPF, P.K.; CONN, E.E. *The biochemistry of plants: a comprehensive treatise*. New York: Academic, p. 51-96, 1981.

GOMES, A. M. A. ; MARINHO, MARCELO MANZI ; AZEVEDO, S. M. F. O. . Which Factors are Related to the Success of *Cylindrospermopsis raciborskii* in Brazilian Aquatic Systems?. In: Aloysio Da S. Ferrão-Filho. (Org.). *Cyanobacteria: Ecology, Toxicology and Management*. 1th ed.: Nova Publishers, p. 10-20, 2013.

GRANÉLI, E.; WEBERG, M.; SALOMON, P.S. Harmful algal blooms of allelopathic microalgal species: The role of eutrophication. *Harmful Algae*. v. 8, p. 94–102, 2008.

GROBBELAAR, J.U.; KURANO, N. Use of photoacclimation in the design of a novel photobioreactor to achieve high yields in algal mass cultivation *.Journal of Applied Phycology*.v.15, p. 121-126, 2003.

GROSSMAN, A.R. A molecular understanding of complementary chromatic adaptation. *Photosynthesis Research*.n. 1-3, v. 76, p. 207-215, 2003.

GROSSMAN, A.R.; SCHAEFER, M.R.; CHIANG, G.G.; COLLIER, J.L. The phycobilisome, a light-harvesting complex responsive to environmental conditions. *Microbiology Reviews*, v. 57, p. 725-749, 1993.

GUGGER, M.; MOLICA, R.; LE BERRE, B.; DUFOUR, P.; BERNARD, C.; HUMBERT, J.F. Genetic diversity of *Cylindrospermopsis* strains (Cyanobacteria) isolated from four continents. *Applied Environmental Microbiology*. v. 71, p. 1097–1100, 2005.

GUSKOV, A.; KERN, J.; GABDULKHAKOV, A.; BROSER, M.; ZOUNI, A.; SAENGER, W. Cyanobacterial photosystem II at 2.9-Å resolution and the role of quinones, lipids, channels and chloride. *Nature Structural & Molecular Biology*, v. 16, p. 334-342, 2009.

HAANDE, S.; ROHRLACK, T.; BALLOT, A.; RØBERG, K.; SKULBERG, R.; BECK, M.; WIEDNER, C. Genetic characterisation of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanobacteria) isolates from Africa and Europe. *Harmful Algae*. v. 7, p. 692–701, 2008.

- HAWKINS, P.R. Factors with influence the development of blooms of *Cylindrospermopsis raciborskii* – A new toxical algal bloom challenge for Australia, Brisbane City Hall, Symposium Abstracts. 1996.
- HILL, H. *Anabaenopsis raciborskii* Woloszyńska in Minnesota lakes. *Minnesota Academy of Science*. v. 36, p. 80-86, 1970.
- HONG, Y.; STEINMAN, A.; BIDDANDA, B.; REDISKE, R.; FAHNENSTIEL, G. Occurrence of the toxin-producing cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* in Mona and Muskegon Lakes, Michigan. *Journal of Great Lakes Research*. v. 32, p. 645-652, 2006.
- HUISMAN, J.; HULOT, F.D. Factors affecting species composition. In: _____. *Population Dynamics of Harmful Cyanobacteria*, cap. 7, p. 143-176, 2005.
- HUISMAN, J.; MATTHIJS, H.C.P.; VISSER, P. *Harmful Cyanobacteria*. Netherlands: Springer, v. 3, 2005.
- HUSZAR, V.L.M.; SILVA, L.H.S.; MARINHO, M.M; DOMINGOS, P.; SANT'ANNA, C.L. Cyanoprokaryote assemblages in eight productive tropical Brazilian waters. *Hydrobiologia*. v. 424, p. 67 -77, 2000.
- JANSEN, I.; KARDINAALL, W.E.A.; MEIMA, M.; FASTNER, J.; VISSER, P.M.; ZWART, G. Toxic and nontoxic *Microcystis* colonies in natural populations can be differentiated on the basis of rRNA gene internal transcribed spacer diversity. *Applied and environmental microbiology*. v. 70, n. 7, p. 3979-3987, 2004.
- JENSEN, S.; KNUTSEN, G. Influence of light and temperature on photoinhibition of photosynthesis in *Spirulina platensis*. *Journal of Applied Phycology*, v. 5, p. 495- 504, 1993.
- JODLOWSKA, S.; ŚLIWINSKA, S. Effects of light intensity and temperature on the photosynthetic irradiance response curves and chlorophyll fluorescence in three picocyanobacterial strains of *Synechococcus*. *Photosynthetica*. v. 52, n. 2, p. 223-232, 2014
- KARDINAAL, W.; JANSE, I.; KAMST-VAN AGTERVELD, M.; MEIMA, M., SNOEK, J.; MUR, L.; HUISMAN, J.; ZWART, G.; VISSER, P. *Microcystis* genotype succession in relation to microcystin concentrations in freshwater lakes. *Aquatic Microbiology Ecology*. v. 48, p. 1–12, 2007.
- KEHOE, M.; O'BRIEN, K.R.; GRINHAM, A.; BURFORD, M.A. Primary production of lake phytoplankton, dominated by the cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii*, in response to irradiance and temperature. *Inland Waters*. v. 5, p. 93-100, 2015.
- KENESI, G.; SHAFIK, H.M.; KOVÁCS, A.W.; HERODEK, S.; PRÉSING, M. Effect of nitrogen forms on growth, cell composition and N₂ fixation of *Cylindrospermopsis raciborskii* in phosphorus-limited chemostat cultures. *Hydrobiologia*. v. 623, pg. 191-202, 2008.
- KIM, S.G.; JOUNG, S.H.; AHN, C.Y.; KO, S.R.; BOO, S.M.; OH, H.M. Annual variation of *Microcystis* genotypes and their potential toxicity in water and sediment from a eutrophic reservoir. *FEMS Microbiology Ecology*. v. 74, p. 93–102, 2010.

- KIM, B.H., LEE, W.S., KIM, Y.O. Relationship between akinete germination and vegetative population of *Anabaena flos-aquae* (Nostocales, Cyanobacteria) in Seokchon reservoir (Seoul, Korea). *Archiv fuer Hydrobiologie*. v. 163, p. 49-64, 2005.
- KIRK, J.T.O. *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. Cambridge University. p. 509, 1994.
- KOKOCINSKI, M.; SOININEN, J. Environmental factors related to the occurrence of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanophyta) at the north-eastern limit of its geographical range. *European Journal of Phycology*. v. 47, n. 1, p. 12–21, 2012.
- KOKOCINSKI, M.; STEFANIAK, K.; MANKIEWICZ-BOCZEK, J.; IZYDORCZYK, K.; SOININEN, J. The ecology of the invasive cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanophyta) in two hypereutrophic lakes dominated by *Planktothrix agardhii* (Oscillatoriales, Cyanophyta). *European Journal of Phycology*. v. 45, n. 4, p. 365-374, 2010.
- KOMÁREK, J. Sobre las cianofíceas de Cuba. Especies planctónicas que forman florecimientos de las aguas. *Acta Botánica Cubana*. v. 19, p. 1-30, 1984.
- KOMÁRKOVÁ, J. The tropical planktonic genus *Cylindrospermopsis* (Cyanophytes, Cyanobacteria). In: AZEVEDO, M. T. P. (ed). *IV Congresso Latino Americano Ficologia*. p. 327-340, 1998.
- KOMÁRKOVÁ, J.; LAUDARES-SILVA, R.; SENNA, P. A. C. Extreme morphology of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanobacteria) in the Lagoa do Peri, a freshwater coastal lagoon, Santa Catarina, Brazil. *Algological Studies*. v. 94, p. 207- 222, 1999.
- KRAUSE, G.H.; WEIS, E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. v. 42, p. 313–349, 1991.
- KRUK, C.; HUSZAR, V.L.M.; PEETERS, E.T.H.M.; BONILLA, S.; COSTA, L.; LÜRLING, M.; REYNOLDS, C.S.; SCHEFFER, M. A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshwater Biology*. v. 55, p. 614–627, 2010.
- LAGOS, N.; ONODERA, H.; ZAGATTO, P.A.; ANDRINOLO, D.; AZEVEDO, S.M.F.O.; OSHIMA, Y. The first evidence of paralytic shellish toxins in the freshwater cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii*, isolated from Brazil. *Toxicon*. v. 37, p. 1359 - 1373, 1999.
- LEE, R.E. *Phycology*. 4th ed. Colorado State, USA: Cambridge University, 2008.
- LIND, O.T. Patterns of phytoplankton populations and their relationships to trophic state in an elegant reservoir. *Limnology and Oceanography*. v. 22, p. 1465-1469, 1984.
- LYCK, S.; CHRISTOFFERSEN, K. Microcystin quota, cell division and microcystin net production of precultured *Microcystis aeruginosa* CYA 228 (*Chroococcales*, *Cyanophyceae*) under field conditions. *Phycologia*. v. 42, p. 667-674, 2003.

- LOURENÇO, S.O. *Cultivo de Microalgas Marinhas: princípios e aplicações*. São Carlos: RIMA, 2006.
- LÜRLING, M.; BEEKMAN, W. Grazer-induced defenses in *Scenedesmus* (*Chlorococcales; Chlorophyceae*): coenobium and spine formation. *Phycologia*. v. 28, p. 368-76, 1999.
- LURLING, M.; ESHETU, F.; FAASSEN, E. J.; KOSTEN, S.; HUSZAR, V.L.M. Comparison of cyanobacterial and green algal growth rates at different temperatures. *Freshwater Biology*. v. 58, n. 3, p. 552-559, 2012.
- MANN, N.H. Detecting the environment. In: WHITTON, B.A & POTTS, M. *The ecology of Cyanobacteria: Their diversity in time and space*. Kluwer Academic Publishers. Netherlands: p. 367-395, 2002.
- MARINHO, M.M.; AZEVEDO, S.M.F.O. Influence of N/P ratio on competitive abilities for nitrogen and phosphorus by *Microcystis aeruginosa* and *Aulacoseira distans*. *Aquatic Ecology*. v. 41, p. 525-533, 2007.
- MARINHO, M.M.; HUSZAR, V.L.M. Nutrient availability and physical conditions as controlling factors of phytoplankton composition and biomass in a tropical reservoir (southeastern Brazil). *Archiv für Hydrobiologie*. v. 153, p. 443-468, 2002.
- MARKENSTEN, H.; MOORE, K.; PERSSON, I. Simulated lake phytoplankton composition shifts toward cyanobacteria dominance in a future warmer climate. *EcologyApplied*. v. 20, p. 752-767, 2010.
- MARTINS, A.; PEREIRA, D.; ALMEIDA, J.; CARNEIRO, M. Minicurso medidas de fotossíntese teoria e prática na fisiologia de macroalgas. II Workshop em novos bioativos de macroalgas manejo e cultivo, conservação, biotecnologia e técnicas de bioatividade. 2009. Disponível em <<http://slideplayer.com.br/slide/46007/>> Acesso em 10 de Outubro de 2015.
- MATTHIENSEN, A.; BARBOSA, T.C.P. 2003“Fitoplâncton potencialmente nocivo em corpos d’água costeiros usados para o consumo humano: dados preliminares da Lagoa do Peri, Florianópolis, SC”. In; *Congresso Brasileiro de Limnologia*, Juiz de Fora, Julho.
- MCGREGOR, G.B.; FABBRO, L. D. Dominance of *Cylindrospermopsis raciborskii* (*Nostocales*, Cyanoprokaryota) in Queensland tropical and subtropical reservoirs: Implications for monitoring and management. *Lakes & Reservoirs: Research and Management*. v. 5, p. 195-205, 2000.
- MEEKS, J.C.; ELHAI, J. Regulation of cellular differentiation in filamentous cyanobacteria in freelifing and plant-associated symbiotic growth states. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*. v. 66, p. 94–121, 2002.
- MEHNERT, G.; LEUNERT, F.; CIRES, S.; JOHNK, K.D.; RUCKER, J. Competitiveness of invasive and native cyanobacteria from temperate freshwaters under various light and temperature conditions. *Journal of Plankton Research*. v. 32, p. 1009-1021, 2010.

- MEHNERT, G.; LEUNERT, F.; CIRÉS, S.; JÖHNK, K.D.; RÜCKER, J.; NIXDORF, B.; WIEDNER, C. Competitiveness of invasive and native cyanobacterium from temperate and freshwaters under various light and temperature conditions. *Journal of Plankton Research*. v. 32, p. 1009-21, 2010.
- MENEZES, M.; BICUDO, C.E.M. Flagellate green algae from four water bodies in the state of Rio de Janeiro, Southeast Brazil. *Hoehnea*. v. 35, n. 3, p. 435-468, 2008.
- MENEZES, M.; KRISTIANSEN, J.; BICUDO, C.E.M. Silica-scaled chrysophytes from some tropical freshwaters bodies, southeastern Brazil. *Nova Hedwigia. Beiheft*. p. 85-100, 2005.
- MESSINEO, V.; MELCHIORRE, S.; DI CORCIA, A.; GALLO, P.; BRUNO, M. Seasonal succession of *Cylindrospermopsis raciborskii* and *Aphanizomenon ovalisporum* blooms with cylindrospermopsin occurrence in the Volcanic Lake Albano, Central Italy. *Environmental Toxicology*. v. 25, p. 18–27, 2010.
- MILLER, T.R., BEVERSDORF, L., CHASTON, S.D., MCMAHON, K.D. Spatiotemporal molecular analysis of cyanobacteria blooms reveals *Microcystis* – *Aphanizomenon* interactions. *PLOS ONE*. v. 8, n. 9, e74933, 2013.
- MISKIEWICZ, E.; IVANOV, A.G.; WILLIAMS, J.P.; KHAN, M.U.; FALK, S.; HUNER, N.P.A. Photosynthetic acclimation of the filamentous cyanobacterium, *Plectonema boryanum* UTEX 485, to temperature and light. *Plant Cell Physiology*, v. 41, p. 767-775, 2000.
- MOHAMED, Z.A. First report of toxic *Cylindrospermopsis raciborskii* and *Raphidiopsis mediterranea* (Cyanoprokaryota) in Egyptian fresh waters. *FEMS Microbiology Ecology*. v. 59, n. 3, p. 749e761, 2007.
- MOLICA, R.J.R.; OLIVEIRA, E.J.A.; CARVALHO, P.V.V.C.; COSTA, A.N.S.F.; CUNHA, M.C.C.; MELO, G.L.; AZEVEDO, S.M.F.O. Occurrence of saxitoxins and anatoxin-a(s)-like anticholinesterase in a Brazilian drinking water supply. *Harmful Algae*. v. 4, p. 743 -753, 2005.
- MOORE, L.R.; CHISHOLM, S.W. *Photophysiology of the Marine Cyanobacterium Prochlorococcus*: Ecotypic differences among cultured isolates. *Limnology and Oceanography*. v. 44, p. 628-638, 1999.
- MOORE, L.R.; GOERICKE, R.; CHISHOLM, S.W. Comparative physiology of *Synechococcus* and *Prochlorococcus*: influence of light and temperature on growth, pigments, fluorescence and absorptive properties. *Mar Ecol Progr Ser*. v. 116, p. 259-275, 1995.
- MOORE, L.; ROCAP, G.; CHISHOLM, S.W. Physiology and molecular phylogeny of coexisting *Prochlorococcus* ecotypes. *Nature*. v. 393, p. 464–467, 1998.
- MUR, L.R.; SKULBERG, O.M.; UTKILEN, H. Cyanobacteria in the environment. In: CHORUS, Ingrid; BARTRAM, Jamie (eds). *Toxic cyanobacteria in water: A guide to their public health consequences, monitoring and management*. Great Britain: p. 25-48, 1999.

- MURAKAMI, A.; MIYASHITA, H.; ISEKI, M.; ADACHI, K.; MIMURO, M. Chlorophyll d in an epiphytic cyanobacterium of red algae. *Science*. v. 303, n. 5664, p. 1633, 2004.
- NEILAN, B.A.; SAKER, M.L.; FASTNER, J.; TÖRÖKNE, A.; BURNS, B.P. Phylogeography of the invasive cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii*. *Molecular Ecology*. v. 12, p. 133–140, 2003.
- NICKLISCH, A.; SHATWELL, T.; KOHLER, J. Analysis and modelling of the interactive effects of temperature and light on phytoplankton growth and relevance for the spring bloom. *Journal of Plankton Research*. v. 30, n. 1, p. 75–91, 2008.
- NIGOYI, K.; BJÖRKMAN, O.; GROSSMAN, R. The roof specific xanthophylls in photoprotection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. v. 94, p. 14162–14167, 1997.
- NÜRNBERG, G.K. Trophic state of clear and colored, soft- and hardwater lakes with special consideration of nutrients, anoxia, phytoplankton and fish. *Journal of Lake and Reservoir Management*. v. 14, n. 4, p. 432–447, 1996.
- O'BRIEN, K. R.; BURFORD, M.A.; BROOKES, J.D. Effects of light history on primary productivity in a phytoplankton community dominated by the toxic cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii*. *Freshwater Biology*. v. 54, p. 272–282, 2009.
- PADISÁK, J. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenaya e Subba Raju, an expanding, highly adaptive cyanobacterium: worldwide distribution and review of its ecology. *Archiv für Hydrobiologie*. p. 536–593, 1997.
- PADISÁK, J.; REYNOLDS, C.S. Selection of phytoplankton association in Lake Balaton, Hungary, in response to eutrophication and restoration measures, with special reference to the cyanoprokaryotes. *Hydrobiologia*. v. 384, p. 41–53, 1998.
- PALMISANO, A. C.; SOOHOO, B. J.; SULLIVAN, C. W. Effects of four environmental variables on photosynthesis-irradiance relationships in Antarctic sea-ice microalgae. *Marine Biology*. v. 94, n. 2, p. 299–306, 1987.
- PARTENSKY, F.; HESS, W.R.; VAULOT, D. *Prochlorococcus*, a marine photosynthetic prokaryote of global significance. *Microbiol Mol Biol Rev*. v. 63, p. 106–127, 1999b.
- PEARL, H.W.; HUISMAN, J. Blooms like it hot. *Science*. v. 320, n. 5872, p. 57–58, april, 2008.
- PEARL, H.W.; HUISMAN, J. Climate change: a catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms. *Environmental Microbiology*. p. 27–37, 2009.
- PECHAR, L. Long-term changes in fish pond management as unplanned ecosystem experiment: Importance of zooplankton structure, nutrients and light for species composition of cyanobacterial blooms. *Wat. Sci. Technol*. v. 32, p. 187–196, 1995

PECHAR, L. Impacts of long-term changes in fishery management on the trophic level and water quality in Czech fish ponds. *Fish. Manage. Ecol.* v. 7, p. 23–32, 2000.

PICCINI, C.; AUBRIOT, L., FABRE, A.; AMARAL, V.; GONZÁLEZ-PIANA, M.; GIANNI, A.; FIGUEREDO, C.C.; VIDAL, L.; KRUK, C.; BONILLA, S. Genetic and eco-physiological different of South American *Cylindrospermopsis raciborskii* isolates support the hypotheses of multiple ecotypes. *Harmful Algae.* v. 10, p. 644-653, 2011.

PIERANGELINI, M.; STOJKOVIC, S.; ORR, P.T.; BEARDALL, J. Photosynthetic characteristics of two *Cylindrospermopsis raciborskii* strains differing in their toxicity. *Journal of Phycology.* v. 50, p. 292-302, 2014b.

PIERANGELINI, M.; STOJKOVIC, S.; ORR, P.T.; BEARDALL, J. Elevated CO₂ causes changes in the photosynthetic apparatus of a toxic cyanobacterium, *Cylindrospermopsis raciborskii*. *Journal of Plant Physiology.* v. 171, p. 1091-1098, 2014c.

PIERANGELINI, M.; STOJKOVIC, S.; ORR, P.T.; BEARDALL, J. Photo-acclimation to low light—Changes from growth to antenna size in the cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii*. *Harmful Algae.* v. 46, p. 11-17, 2015.

POBEL, D.; GODON, J.J.; HUMBERT, J.F.; ROBIN, J. High-frequency monitoring of the genetic diversity and the potential toxicity of a *Microcystis aeruginosa* bloom in a French shallow lake. *FEMS Microbiology Ecology.* 79, 132–141, 2012.

PORTER, G.; TREDWELL, C.J.; SEARLE, G.F.W.; BARBER, J. Picosecond time resolved energy transfer in *Porphyridium cruentum*. Part I. In the intact chloroplast. *Biochimica and Biophysica Acta.* v. 501, p. 532-545, 1978.

PRESCOTT, G.W.; ANDREWS, T.F. A new species of *Anabaenopsis* in a Kansas lake with notes on limnology. *Hydrobiologia.* v. 7, n. 1, p. 60-63, 1955.

RALPH, P. J.; GADEMANN., R. "Rapid light curves: A powerful tool to assess photosynthetic activity". *Aquatic Botany.* v. 82, n. 3, pg. 222-237, 2005.

RAVEN, H.P, EVERT, R.F., EICHHORN, S.E. *Biologia Vegetal.* 6^a ed. Rio de Janeiro – RJ. Ed. Guanabara. 2001. 906p.

RAVEN, P.H., EVERT, R.F. & EICHHORN, S.E. *Biologia Vegetal.* 7^a. ed. Coord. Trad. J.E.Kraus. Editora Guanabara Koogan, Rio de Janeiro. SALISBURY, 2007.

REVIERS, B. *Biologia e filogenia da algas.* Ed. Artmed. 2007. 280p.

REPKA, S.; MEHTONEN, J.; VAITOMMA, J.; SAARI, L.; SIVONEN, K. Effects of nutrients on growth and nodularin production of *Nodularia* strain GR8b. *Microbial Ecology.* v. 42 n. 4, p. 606-613, 2001.

REYNOLDS, C.S. *Ecology of phytoplankton: Ecology, biodiversity, and conservation.* Cambridge University Press, 2006.

- ROMO M.; MIRACLE, M. Population dynamics and ecology of subdominant phytoplankton species in a shallow hypertrophic lake (Abulifera of Valencia, Spain). *Hydrobiologia*. v. 273, p. 37-56, 1994.
- RUCKER, J.; KOHL, J.; KAISER, K. Response of carotenoids to variations of growth-limiting factors in three filamentous blue-green algae. *Algological Studies*, v. 77, p. 51-65, 1995.
- RUCKER, J., TINGWEY, E. I., WIEDNER, C. Impact of the inoculum size on the population of Nostocales cyanobacteria in a temperate lake. *Journal of Plankton Research*. v. 31, p. 1151-1159, 2009.
- SAKER, M.L.; GRIFFITHS, D.J. The effect of temperature on growth and cylindrospermopsin content of seven isolates of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanophyceae) from water bodies in northern Australia. *Phycologia*. v. 39, p. 349-354, 2000.
- SAKER, M.L.; NEILAN, B.A. Varied diazotrophies, morphologies and toxicities of genetically similar isolates of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanophyceae) from Northern Australia. *Applied Environmental Microbiology*. v. 67, p. 1839-1845, 2001.
- SAKER, M.L.; NEILAN, B.A.; GRIFFITHS, D.J. Two morphological forms of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) isolated from Solomon dam, Palm Island, Queensland. *Journal of phycology*. v. 35, p. 599-606, 1999.
- SAKER, M.L.; NOGUEIRA, I.C.G.; VASCONCELOS, V.M.; NEILAN, B.A.; EAGLESHAM, G.K.; PEREIRA, P. First report and toxicological assessment of the cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* from Portuguese freshwaters. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. v. 55, p. 243-250, 2003.
- SANT'ANNA, C.L.; AZEVEDO, M.T.P. Contribution to the knowledge of potentially toxic Cyanobacteria from Brazil. *Nova Hedwigia*. v. 71, p. 359-385, 2000.
- SCHÄFER, L.; SANDMANN, M.; WOITSCH, S.; SANDMANN, G. Coordinate up-regulation of carotenoid biosynthesis as a response to light stress in *Synechococcus* PCC7942. *Plant, Cell and Environment*. v. 29, p. 1349-1356, 2006.
- SCHEFFER, M.; RINALDI, S.; GRAGNANI, A.; MUR, L.; VAN NES, E.H. On the dominance of filamentous Cyanobacteria in shallow, turbid lakes. *Ecology*. v. 78, p. 272-282, 1997.
- SCHOPF, J.W. *The fossil record: tracing the roots of the cyanobacterial lineage*. In: WHITTON, B.A.; POTTS, M. (eds). *The ecology of cyanobacteria*. Kluwer Academic, Dordrecht, p. 13-35, 2000.
- SEENAYYA, G.; SUBBA RAJU, N.S.S. On the ecology and systematic position of the alga known as *Anabaenopsis raciborskii* (Wolosz.) and a critical evaluation of the forms described under the genus *Anabaenopsis*. In: Desikachary, T.V. (ed.) *Taxonomy and Biology of Blue-green Algae*. University of Madras, Madras, India, p. 52-57, 1972.

SENDERSKY, E.; LAHMI R.; SHALTIEL, J.; PERELMAN, A.; SCHWARZ, R. NblC, a novel component required for pigment degradation during starvation in *Synechococcus* PCC 7942. *Molecular Microbiology*. v. 58, n. 3, p. 659-668, 2005.

SERAFIM-JÚNIOR, M.; PERBICHE-NEVES, G.; BRITO, L.; GHIDINI, A.R.; CASANOVA, S.M.C. Variação espaço-temporal de rotifera em um reservatório eutrofizado no sul do Brasil. *Iheringia*. v. 100, n. 3, p. 233-241, 2010.

SHAFIK, H.M.; HERODEK, S.; PRESING, M.; VÖRÖS, L. Factors effecting growth and cell composition of cyanoprocaroyote *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya et Subba Raju. *Archiv für Hydrobiologie Supplid*. v.140, p. 75-93, 2001.

SHAFIK, H.M.; VOROS, L.; SPOBER, P.; PRÉSING, M.; KOVÁCS, A.W. Some special morphological freatures of *Cylindrospermopsis raciborskii* in batch and continuous cultures. *Hidrobiologia*. p. 163-167, 2003.

SILVA, A.F. Respostas fisiológicas e fotossintéticas da microalga marinha *Rhodomonas* sp. (Cryptophyceae) a variações de luz e fontes de carbono. Tese (Doutorado Programa de Pós Graduação em Bioquímica, Instituto de Química da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2008.

SILVA, C.A.; TRAIN, S.; RODRIGUES, L.C. Estrutura e dinâmica da comunidade fitoplanctônica a jusante e montante do reservatório de Corumbá, Caldas Novas, Estado de Goiás, Brasil. *Acta Scientiarum: Maringá*. v. 23, n. 2, p. 283-290, 2001.

SINHA, R.; PEARSON, L.A.; DAVIS, T. W.; BURFORD, M.A.; ORR, P.T.; NEILAN, B.A. Increased incidence of *Cylindrospermopsis raciborskii* in temperate zones e Is climate change responsible? *Water Research*. v. 46, n. 5, p. 1408-1419, 2012.

SLOTH, J.K.; WIEBE, M.G.; ERIKSEN, N.T. Accumulation of phycocyanin in heterotrophic and mixotrophic cultures of the acidophilic red alga *Galdieria sulphuraria*. *Enzyme and Microbial Technology*. v. 38, p. 168–175, 2006.

SOARES, M.C.S.; ROCHA, M.I.A.; MARINHO, M.M., AZEVEDO, S.M.F.O.; BRANCO, C.W.C.; HUSZAR, V.L.M. Changes in species composition during annual cyanobacterial dominance in a tropical reservoir: physical factors, nutrients and grazing effects. *Aquatic Microbial Ecology*. v. 57, p. 137 - 149, 2009.

SOARES, M.C.S.; LÜRLING, M.; HUSZAR, V.L.M. Growth and temperature-related phenotypic plasticity in the cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii*. *Phycological Research*, 2013.

SOUZA, R.C.R. Introdução. In: ____SANT'ANNA, C.L.; AZEVEDO, M.T.P.; AGUJARO, L.F.; CARVALHO, M.C.; CARVALHO, L.R.; SOUZA, R.C.R. (eds). *Identificação e contagem de cianobactérias planctônicas de águas continentais brasileiras*. Rio de Janeiro: Interciência, 2006. cap. 1, p. 1-4.

STEIGER, S.; SCHAFER, L.; SANDMANN, G. High-light-dependent upregulation of carotenoids and their antioxidative properties in the cyanobacterium *Synechocystis* PCC 6803. *Journal of Photochemistry and Photobiology Biology*, v. 52, p. 14-18, 1999.

SÖZER, O. *Carotenoids assist in assembly and functions of photosynthetic complexes in cyanobacteria*. 2011. These. University of Szeged, Biological Research Centre, Hungarian Academy of Science Szeged.

TAKAICHI, S.; MOCHIMARU, M. Carotenoids and carotenogenesis in cyanobacteria: unique ketocarotenoids and carotenoid glycosides. *Cellular and Molecular Life Sciences*. v. 64, p. 2607-2619, 2007.

TONETTA, D. *Produção primária e respiração pelágica em um lago costeiro subtropical (Lagoa do Peri, Brasil): Variações vertical e temporal e suas relações com a comunidade fitoplanctônica*. 2012. 84f. Dissertação (Mestrado em Ecologia). Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, 2012.

TUCCI, A.; SANT'ANNA, C.L. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Wolosynska) Seenayya & Subba Raju (Cyanobacteria): variação semanal e relações com fatores ambientais em um reservatório eutrófico, São Paulo, SP, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*. São Paulo: v. 26, n. 1, 2003.

TUNDISI, J.G. *Água no século XXI: enfrentando a escassez*. São Carlos: RIMA, IIE, p. 248, 2003.

VAN DER BERGH, J.C.J.M.; NUNES, P.A.L.D.; DOTINGA, H.M.; KOOISTRA, W.H.C.F.; VRIELING, E.G; PEPPERZAK, L. Exotic harmful algae in marine ecosystems: an integrated biological-economic-legal analysis. of impacts and policies. *Marine Policy*. v. 26, p. 59-74, 2002.

VIA-ODORIKA, L.; FASTNER, J.; KURMAYER, R.; HISBERGUES, M.; DITTMANN, E.; KOMAREK, J.; ERHARD, M.; CHORUS, I. Distribution of microcystin producing and non- microcystin producing *Microcystis* sp. in European freshwater bodies: detection of microcystins and microcystin genes in individual colonies. *Systematic and Applied Microbiology*. v. 27, p. 592-602, 2004.

VISSER, P.M.; IBELINGS, B.W.; MUR, L.R.; WALSBY, A. E. 2005. The ecophysiology of the harmful cyanobacterium *Microcystis*. In: J. Huisman, H.C.P. Matthijs and P.M. Visser (eds.), *Harmful Cyanobacteria*, 109-142.

WANG, X.; SUN, M.; WANG, J.; YANG, L.; LUO, L.; LI, P.; KONG, F. *Microcystis* genotype succession and related environmental factors in Lake Taihu during cyanobacterial blooms. *Microbiology Ecology*. v. 64, p. 986-999, 2012.

WHITFIELD, J. All creatures great and small. *Nature*. v. 413, p. 342-344, 2001.

WHITTON, B.A; POTTS, M. *The ecology of cyanobacteria: their diversity in time and space*. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 2000.

WILSON, A.E.; SARNELE, O.; NEILAN, B.A.; SALMON, T.P.; GEHRINGER, M.M.; HAY, M.E. Genetic variation of the bloom-forming cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* within and among Lakes: Implications for harmful algal blooms. *Applied and environmental microbiology*. v. 71 n. 10, p. 6126-6133, 2005.

WILSON, K.M., SCHEMBRI, A., BAKER, P.D. AND SAINT, C.P. Molecular characterization of the toxic cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* and design of a species-specific PCR. *Applied Environmental Microbiology*.v.66, p. 332–338, 2000.

WILSON, A.E.; WILSON, W.A.; HAY, M.E. Intraspecific variation in growth and morphology of the bloom-forming cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*. *Applied and environmental microbiology*. v. 72, n. 11, p. 7386-7389, 2006.

WU, J.H.; HSU, M.H.; HUNG, C.H.; TSENG, I.C.; LIN, T.F. Development of a hierarchical oligonucleotide primer extension assay for the qualitative and quantitative analysis of *Cylindrospermopsis raciborskii* subspecies in freshwater. *Microbes and Environments*. v. 25, n. 2, p. 103-110, 2010.

WYMAN, M.; FAY, P. Underwater light climate and the growth and pigmentation of planktonic blue-green algae (Cyanobacteria). II. The influence of light quality. *Proceedures of the Royal Society*, v. 227, p. 381-393, 1986.

YE, W.; LIU, X.; TAN, J.; LI, D.; YANG, H. Diversity and dynamics of microcystin—producing cyanobacteria in China's third largest lake, Lake Taihu. *Harmful Algae*. v. 8, p. 637–644, 2009.

YILMAZ, M., PHLIPS, E.J. Diversity of and selection acting on cylindrospermopsin *cyrB* gene adenylation domain sequences in Florida, USA. *Applied Environmental Microbiology*. v. 77, n. 7, p. 2252-2210, 2011.

YOSHIDA, M.; YOSHIDA, T.; TAKASHIMA, Y.; KONDO, R.; HIROISHI, S. Genetic diversity of the toxic cyanobacterium *Microcystis* in Lake Mikata. *EnrionToxicol*. v. 20 n. 3, p. 229-234, 2005.

YUEHUI Z., GRAHAM, J.E.; LUDWIG, M.; XIONG, W.; ALVEY, R.M.; SHEN, G.; BRYANT, D.A. Roles of xanthophyll carotenoids in protection against photoinhibition and oxidative stress in the cyanobacterium *Synechococcus sp.* strain PCC 7002. *Archives of Biochemistry and Biophysics*. v. 504, p. 86–99, 2010.

ZHICONG, W.; LI, D.; CAO, X. Photosynthetic characteristics and enferred changes in thylakoid membrane fluidity determine bloom sucession between *Anabaena* and *Microcystis* in eutrophic lakes. *Journal of Applied Phycology*. v. 28, p. 1353-2365, 2016.

ZHU, M.; XU, Y.; LI, R. Genetic diversity of bloom-forming *Microcystis* (cya-nobacteria) populations in a hyper-eutrophic pond in central China. *Curr. Microbiology*. v. 65, p. 219–224, 2012.

ANEXO A - Curvas de crescimento das cepas de *Cylindrospermopsis raciborskii* em diferentes combinações de luz e temperatura

Gráfico 6 - Curva de Crescimento baseados na média de clorofila a em diferentes condições de luz em 15°C

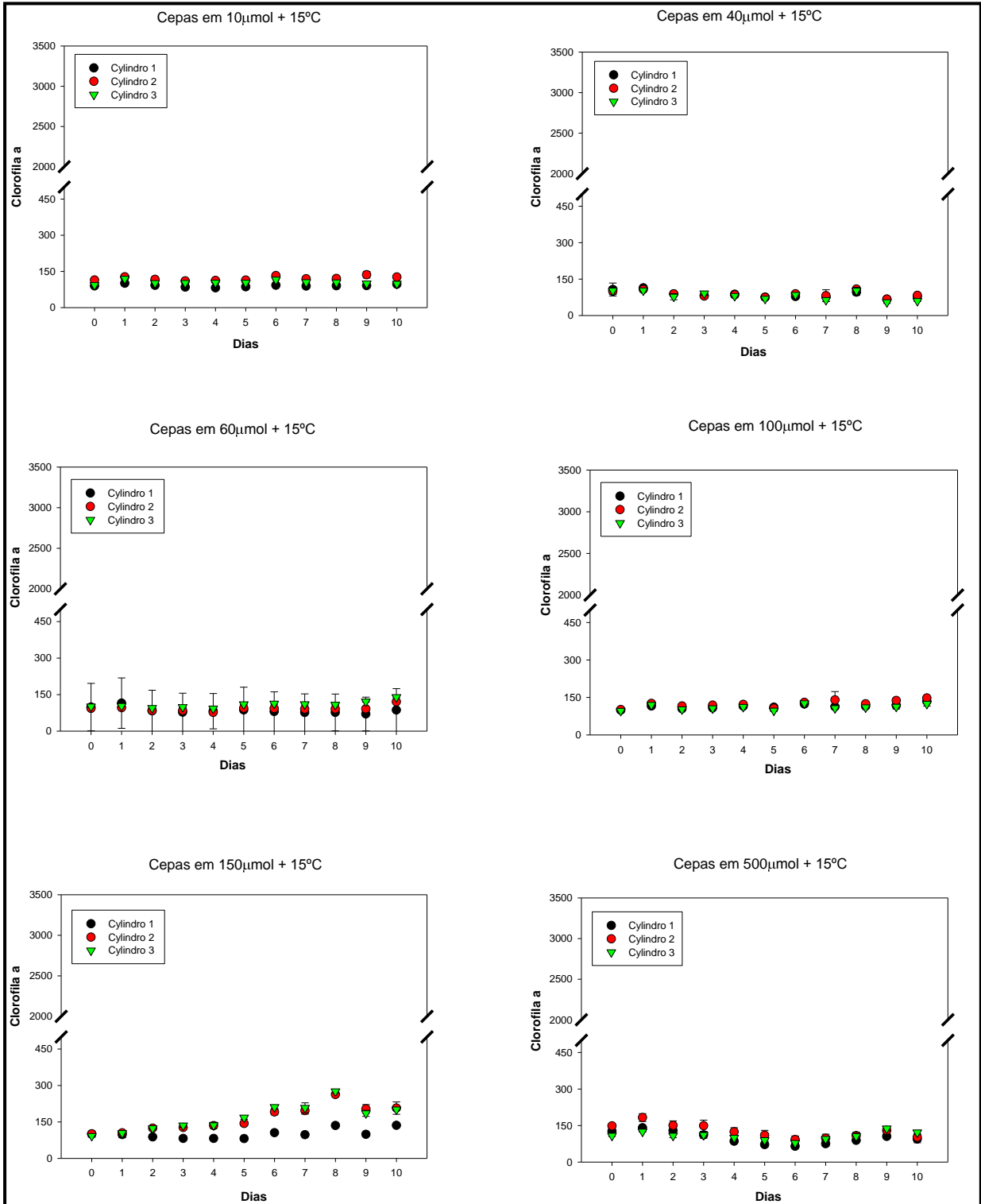


Gráfico 7- Curva de Crescimento baseados na média de clorofila a em diferentes condições de luz em 20°C

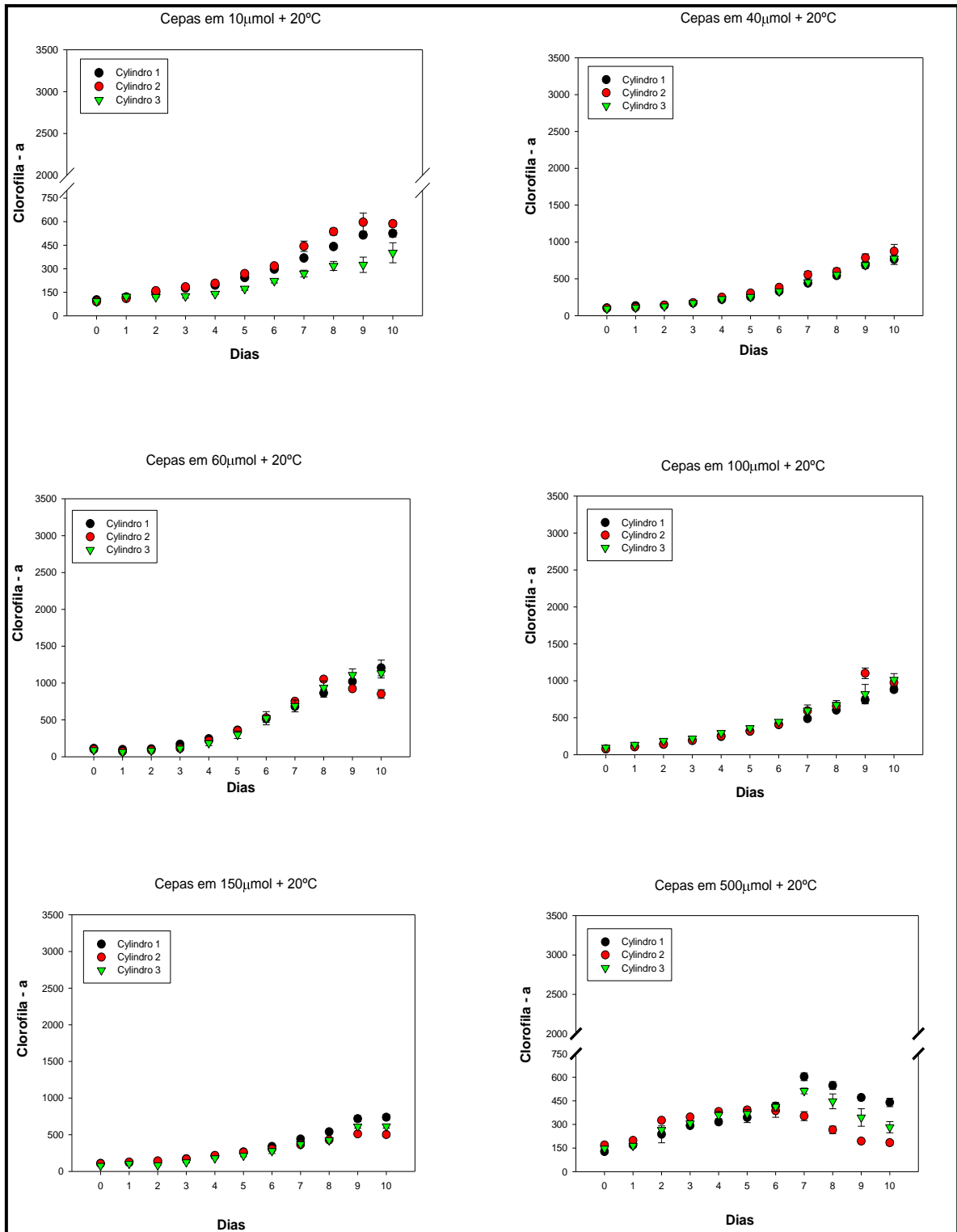


Gráfico 8 - Curva de Crescimento baseados na média de clorofila a em diferentes condições de luz em 25°C

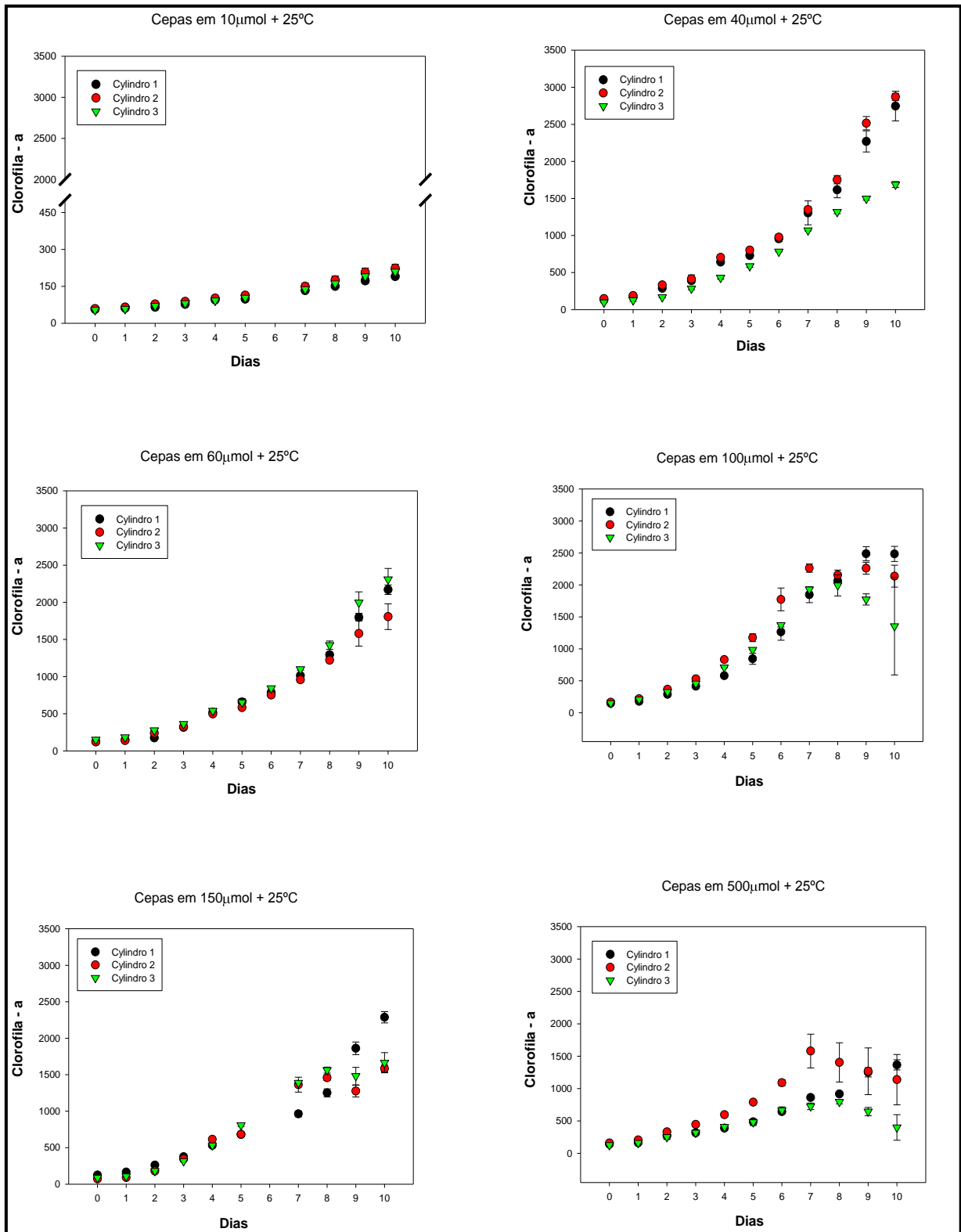
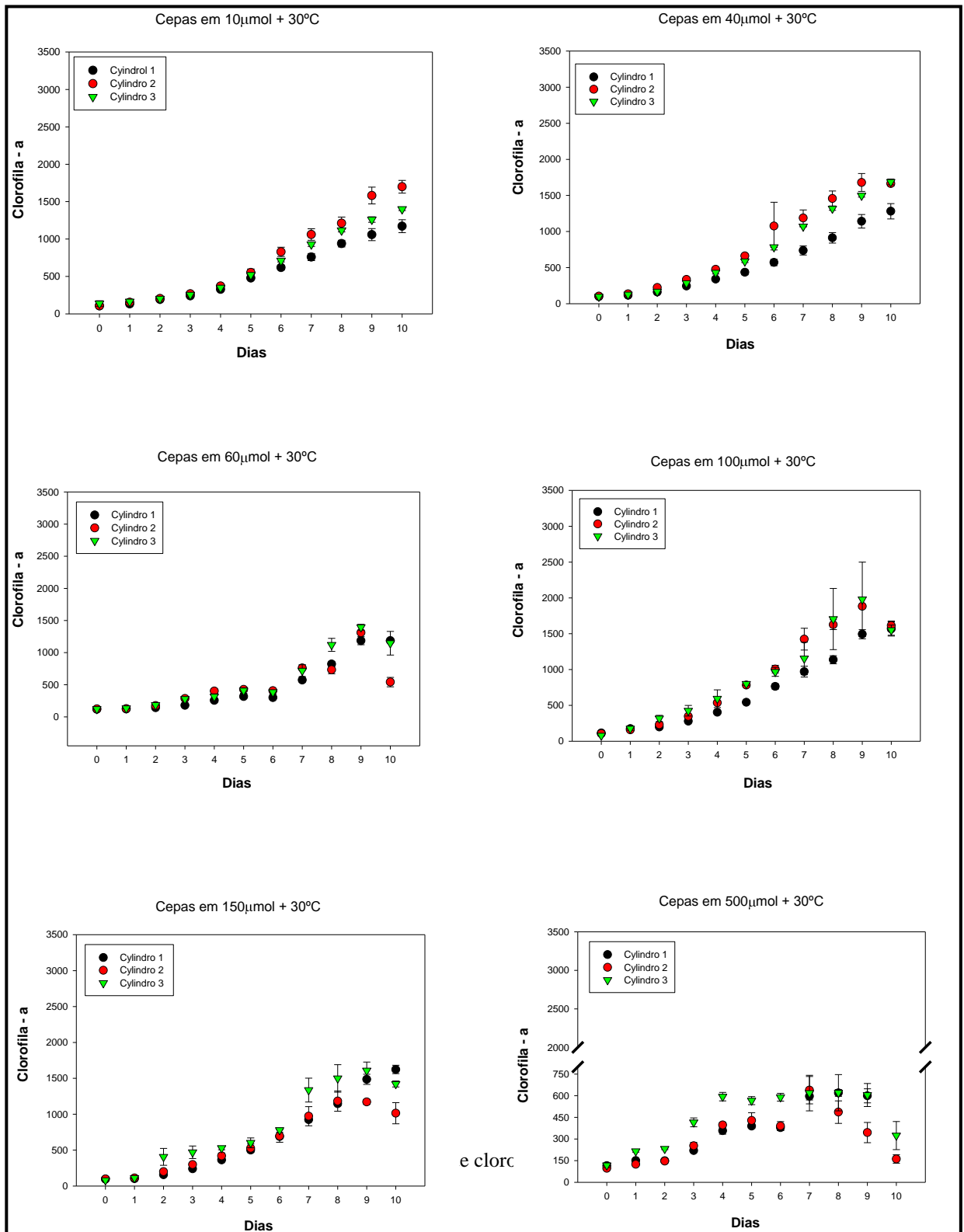


Gráfico 9 - Curva de Crescimento baseados na média de clorofila a em diferentes condições de luz em 30°C



ANEXO B - Correlações entre clorofila *a* e absorbância de 750 nm das três cepas estudadas de *Cylindrospermopsis raciborskii* em diferentes combinações de luz e temperatura

Gráfico 10- Correlação entre clorofila *a* e absorbância de 750 nm da cepa Cylindro 1 em 15°C

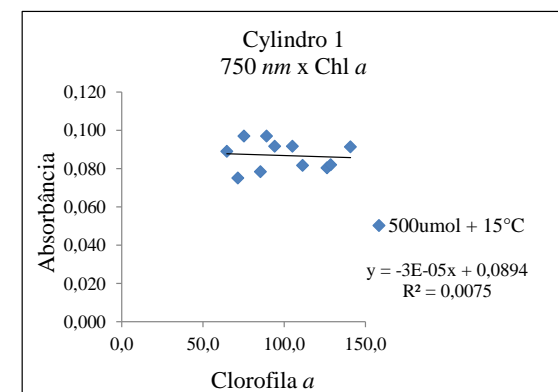
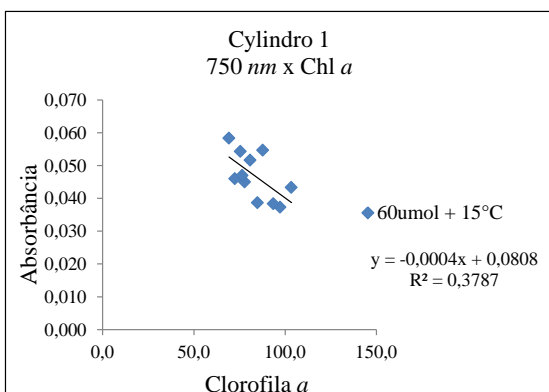
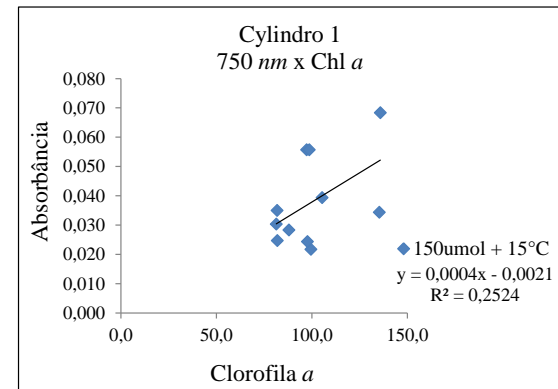
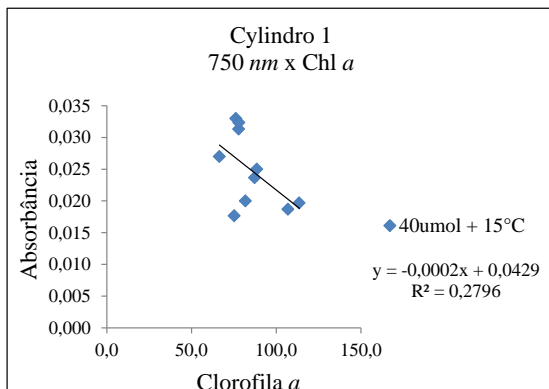
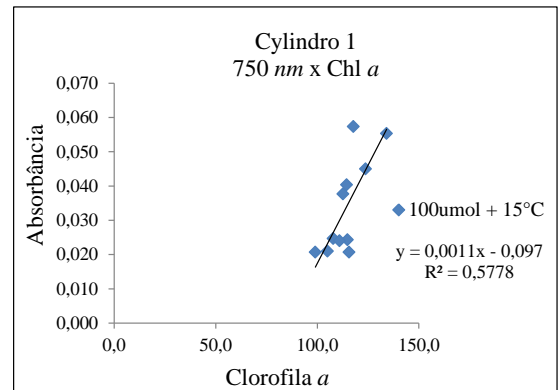
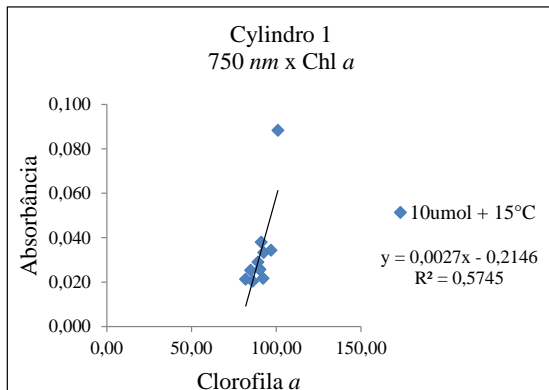


Gráfico 11- Correlação entre clorofila *a* e absorbância de 750 nm da cepa *Cylindro 1* em 20°C

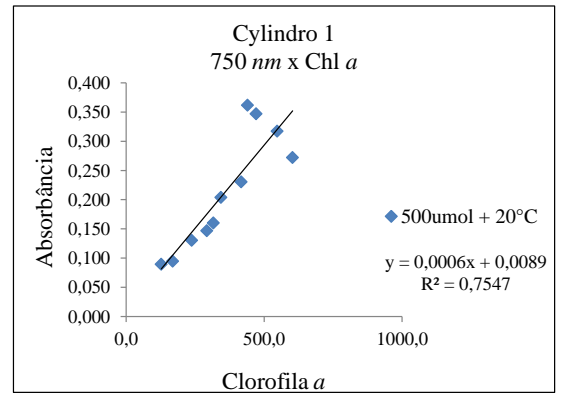
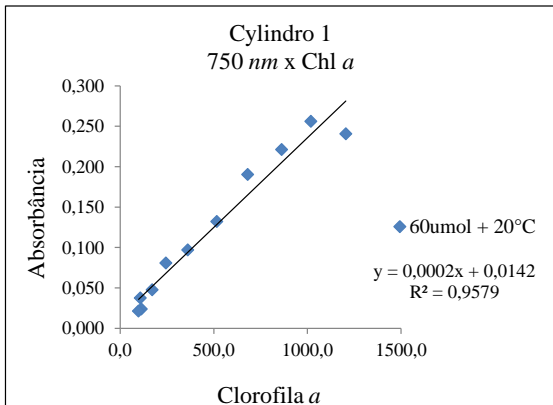
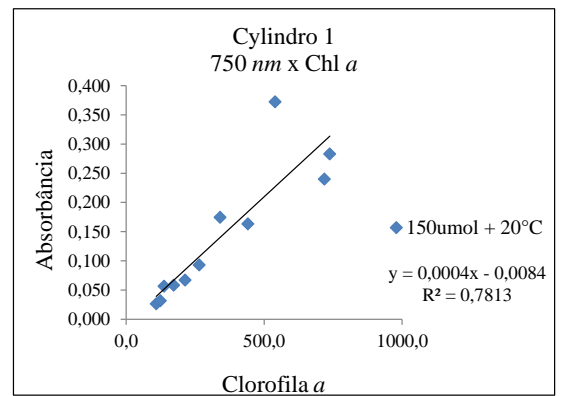
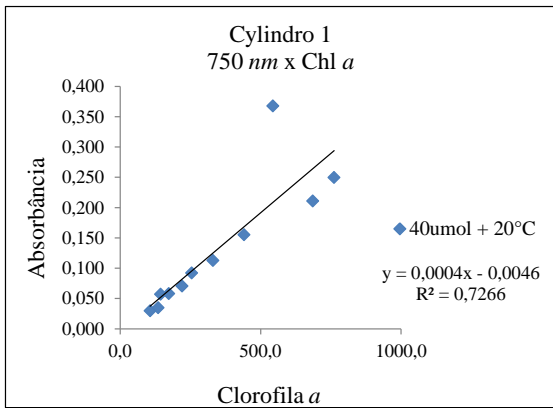
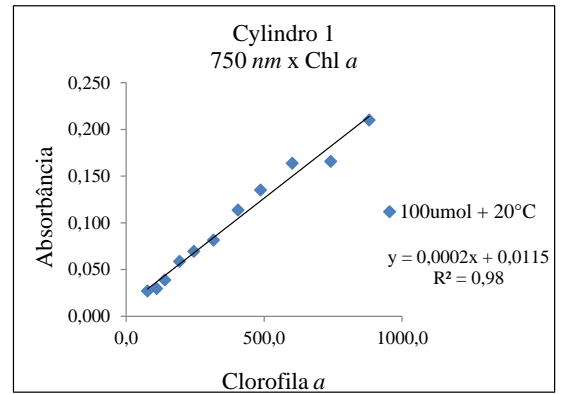
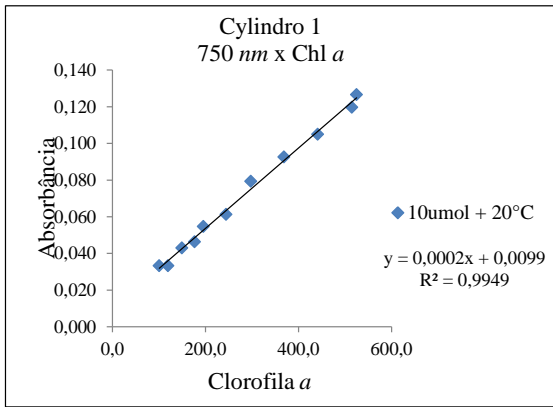


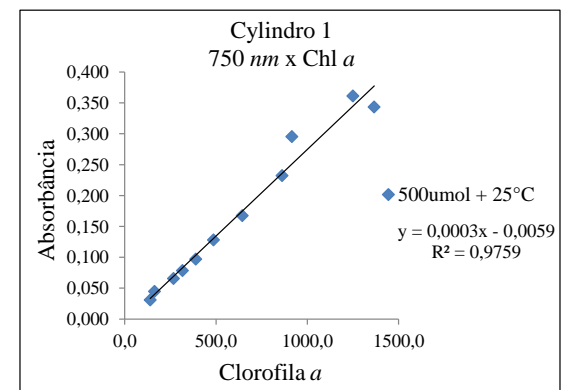
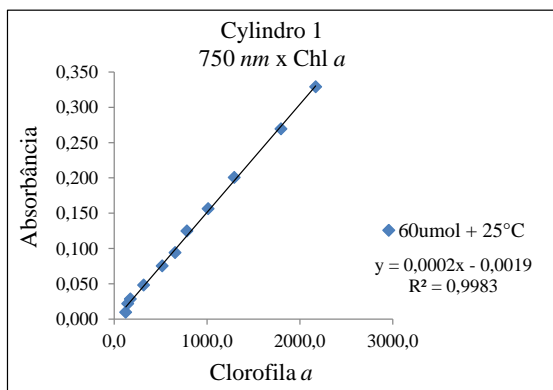
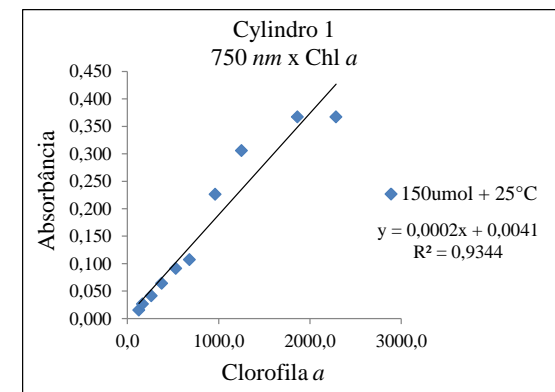
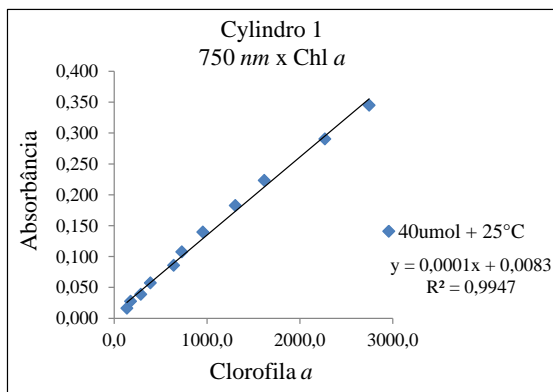
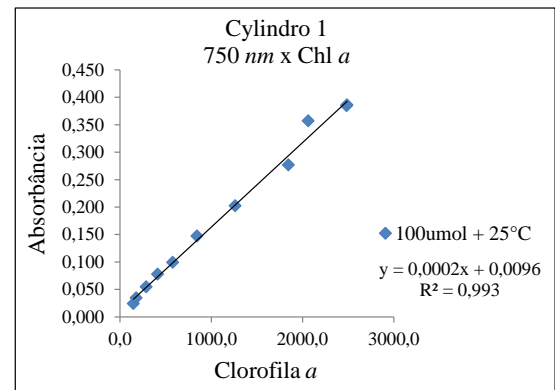
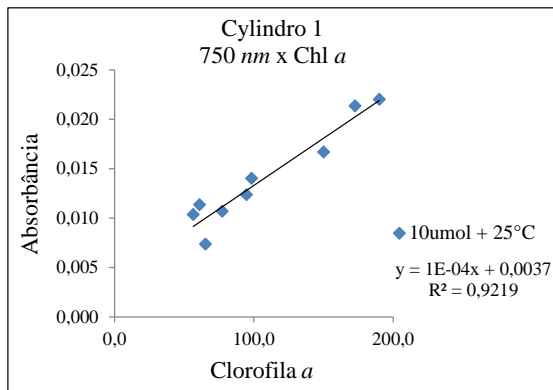
Gráfico 12- Correlação entre clorofila *a* e absorbância de 750 nm da cepa *Cylindro 1* em 25°C

Gráfico 13- Correlação entre clorofila *a* e absorbância de 750 nm da cepa *Cylindro 1* em 30°C

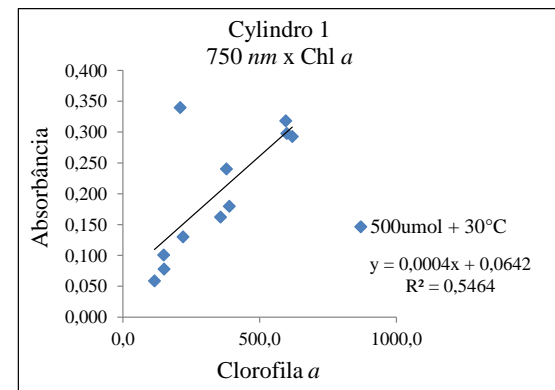
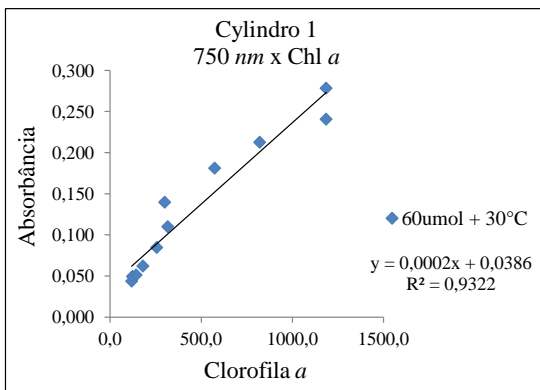
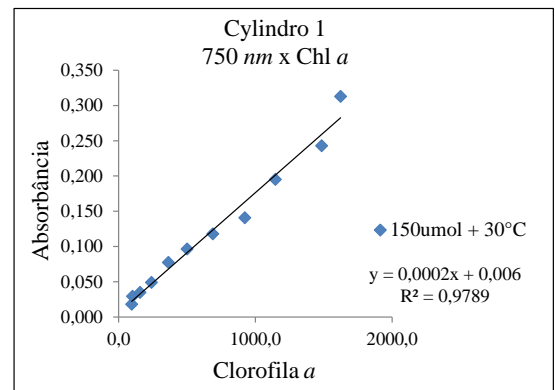
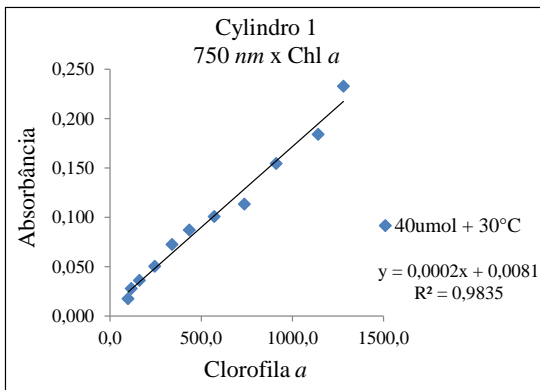
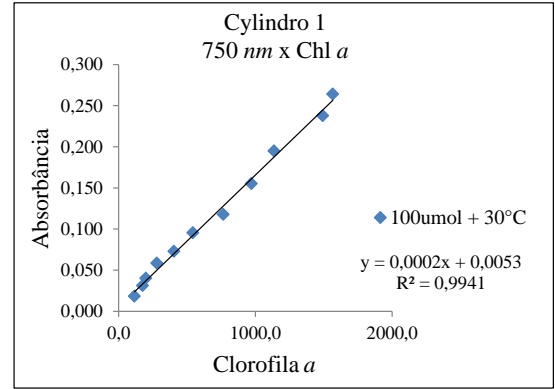
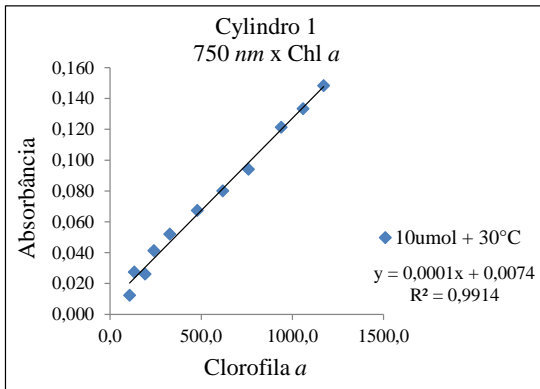


Gráfico 14- Correlação entre clorofila *a* e absorbância de 750 nm da cepa *Cylindro 2* em 15°C

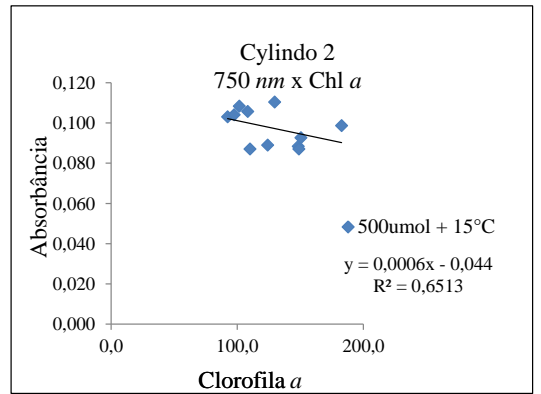
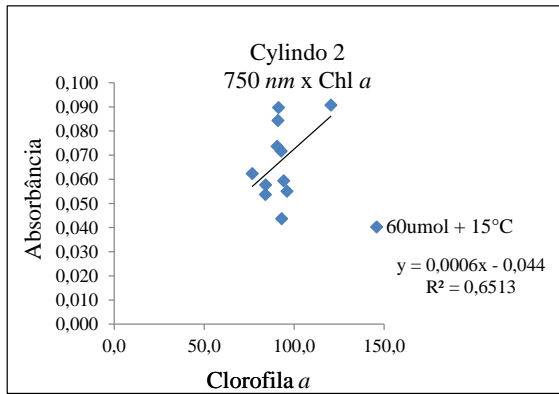
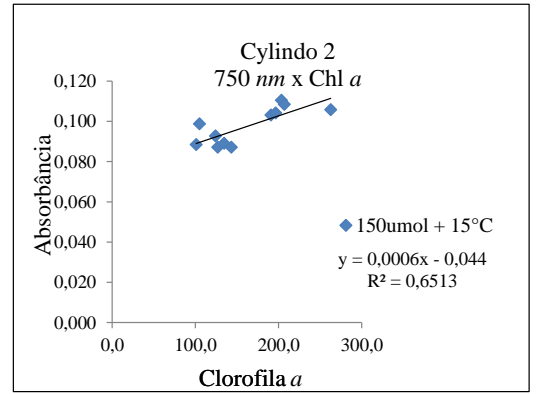
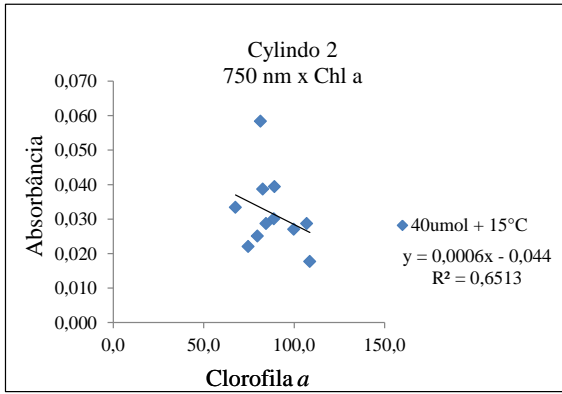
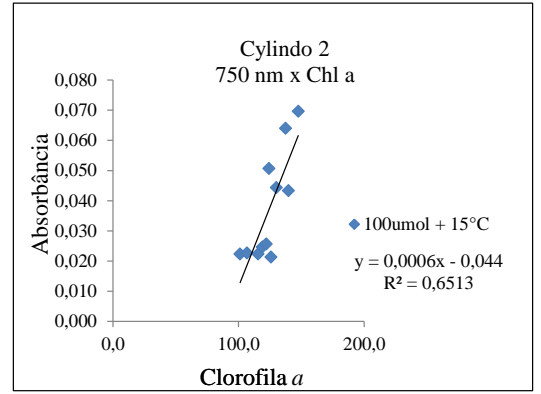
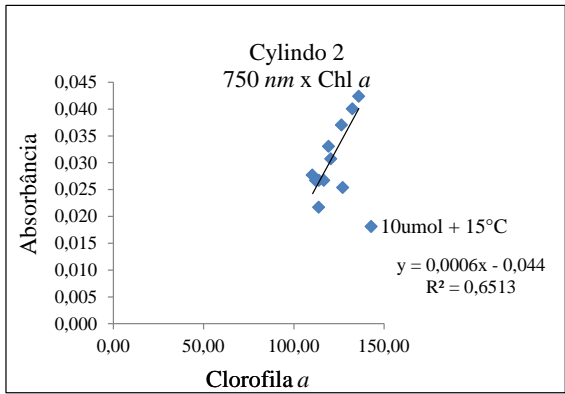


Gráfico 15- Correlação entre clorofila *a* e absorbância de 750 nm da cepa *Cylindro 2* em 20°C

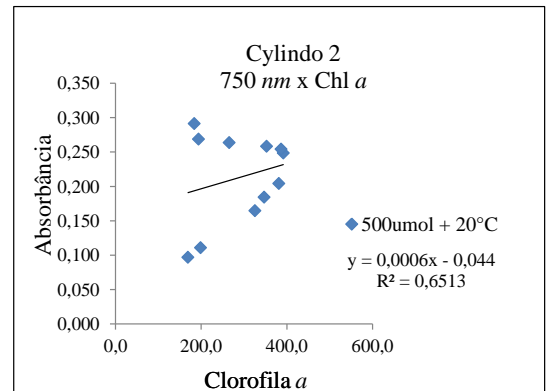
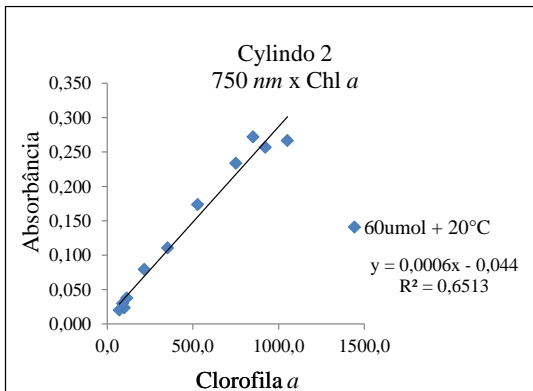
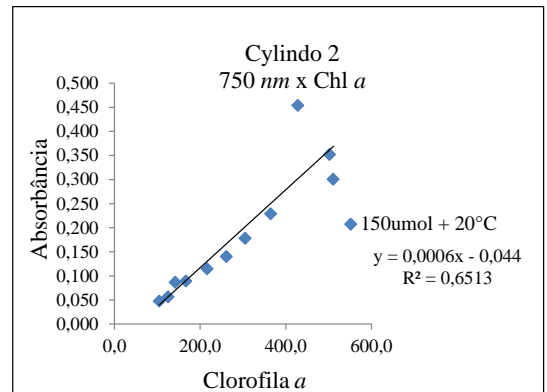
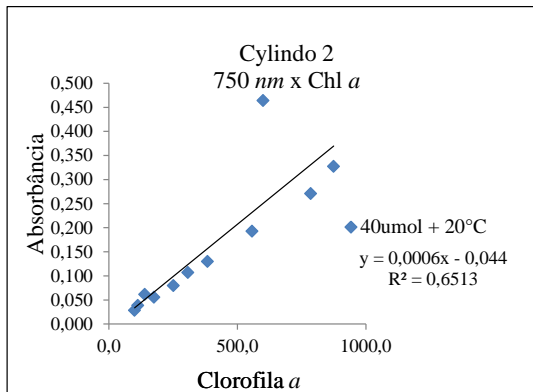
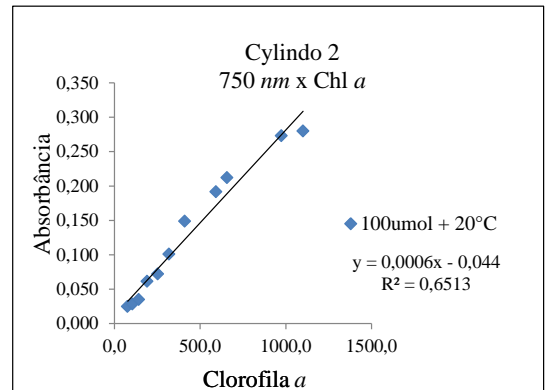
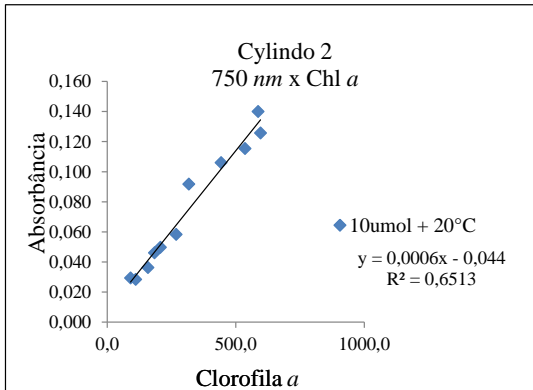


Gráfico 16- Correlação entre clorofila *a* e absorbância de 750 nm da cepa *Cylindro 2* em 25°C

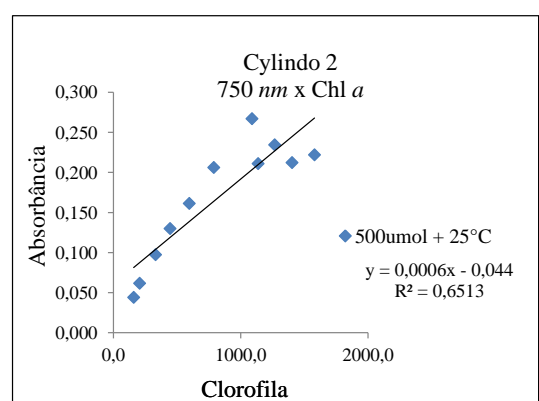
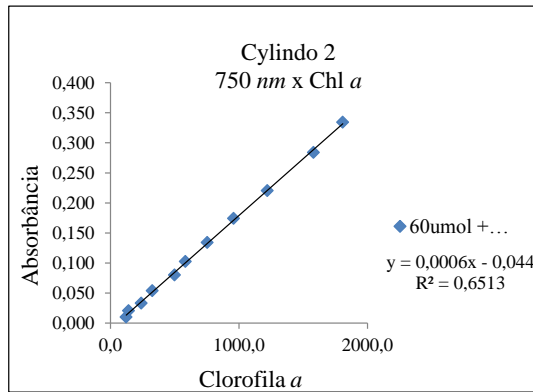
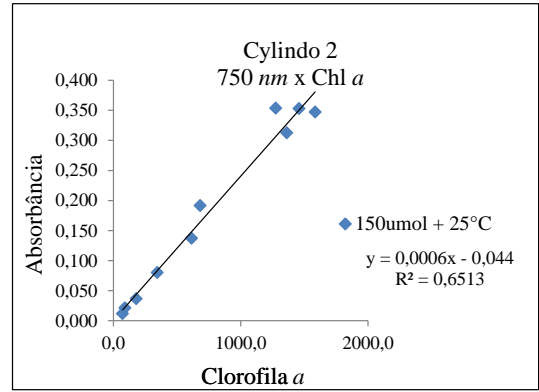
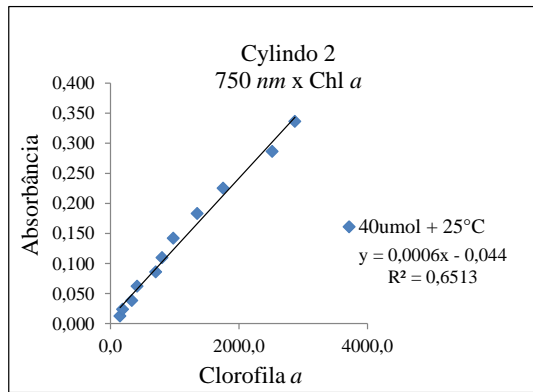
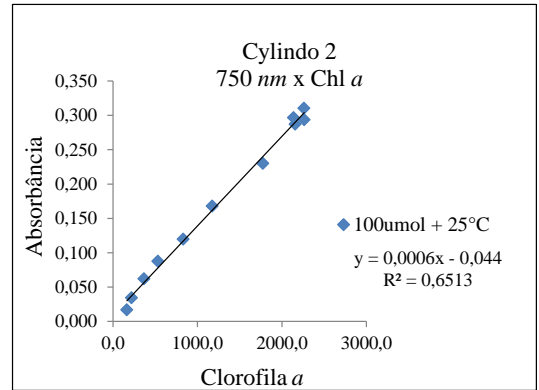
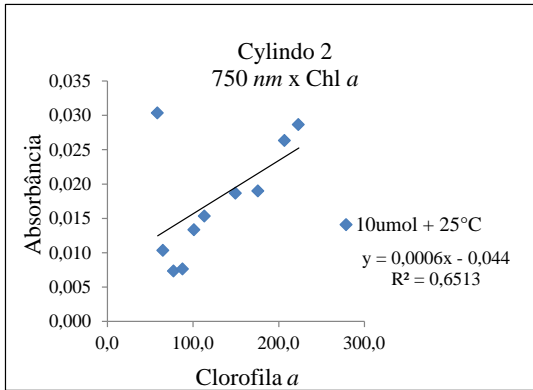


Gráfico 17- Correlação entre clorofila *a* e absorbância de 750 nm da cepa *Cylindro 2* em 30°C

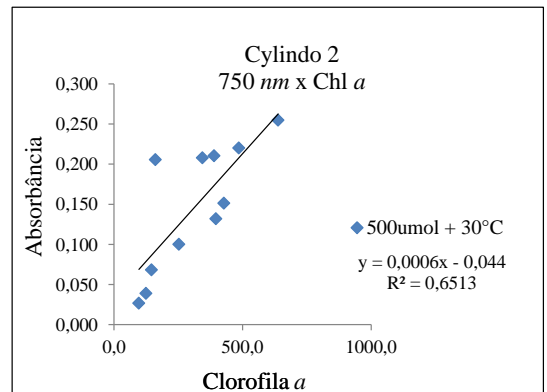
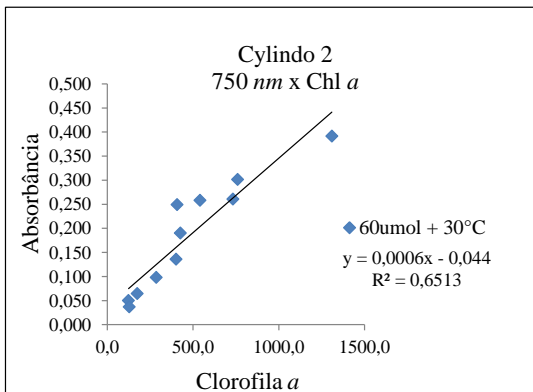
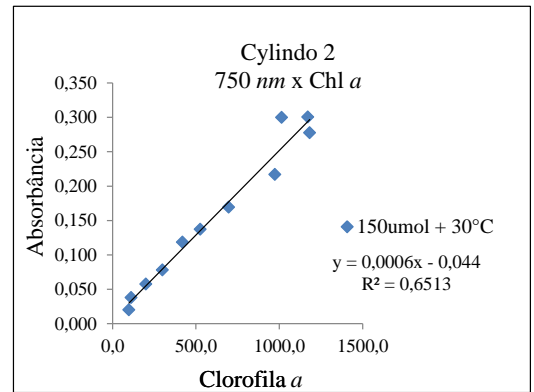
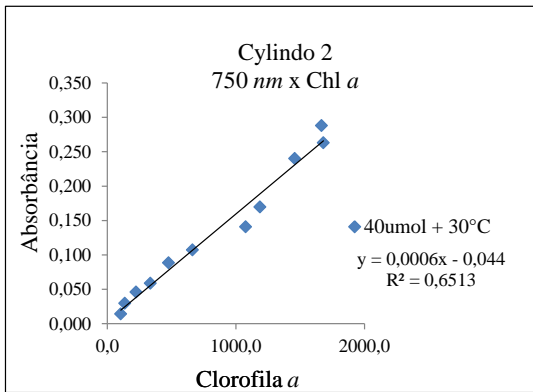
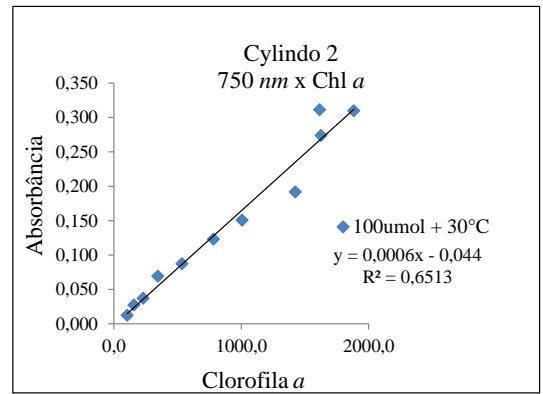
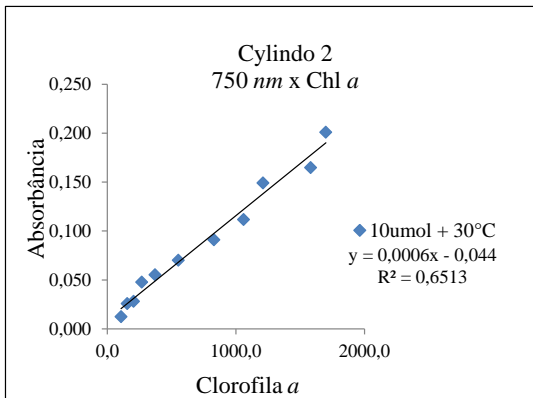


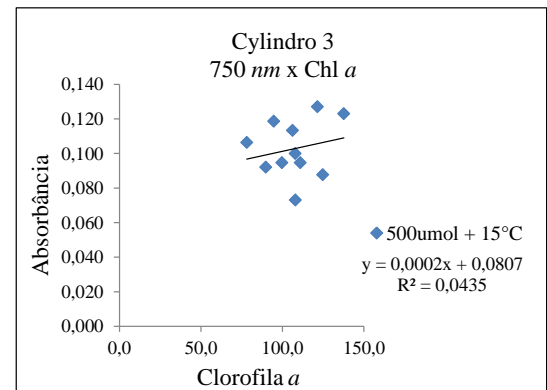
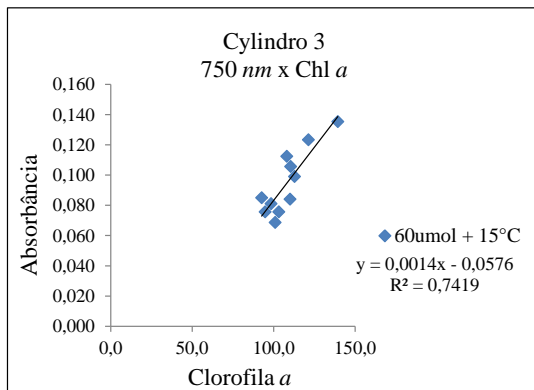
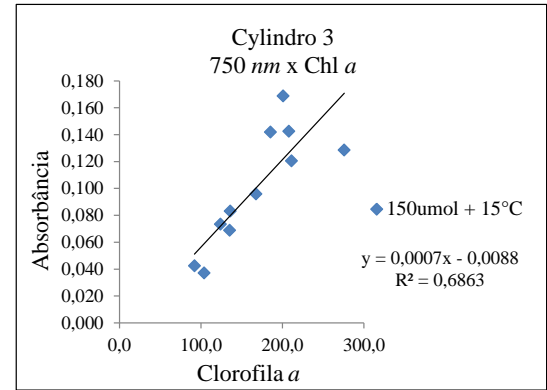
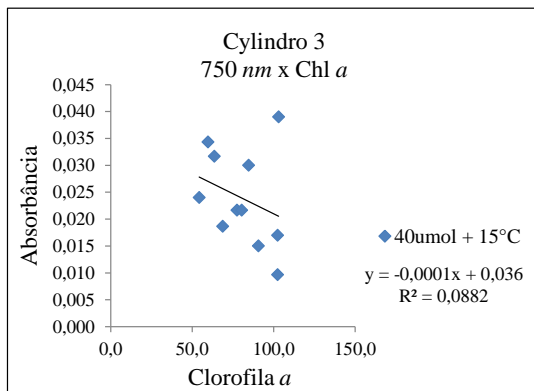
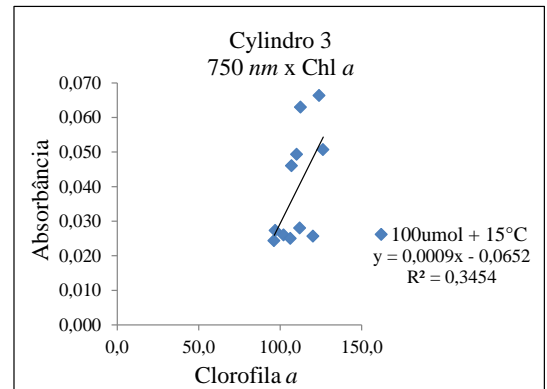
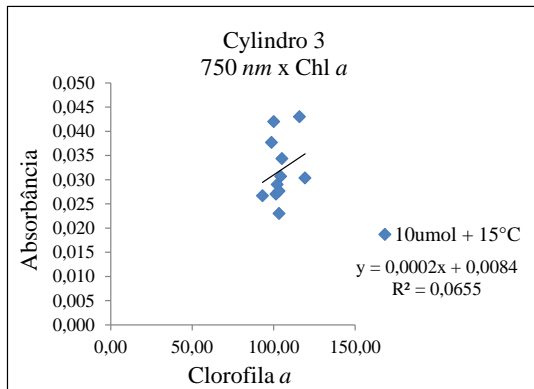
Gráfico 18- Correlação entre clorofila *a* e absorbância de 750 nm da cepa *Cylindro 3* em 15°C

Gráfico 19- Correlação entre clorofila *a* e absorbância de 750 nm da cepa *Cylindro 3* em 20°C

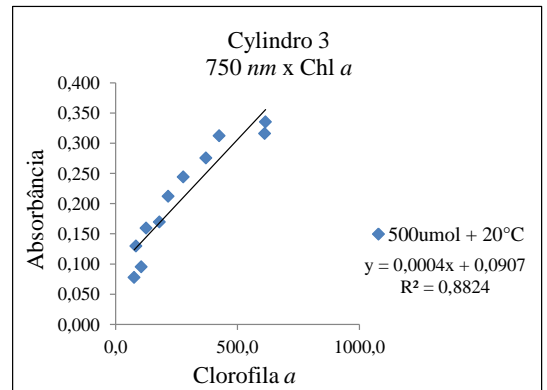
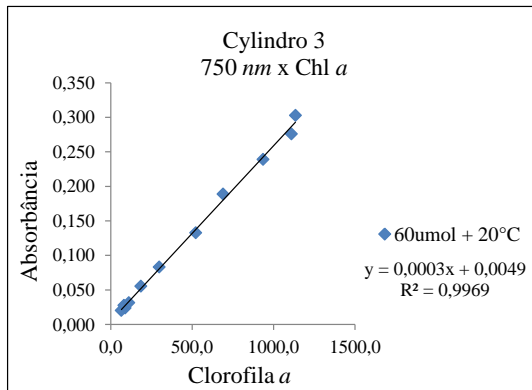
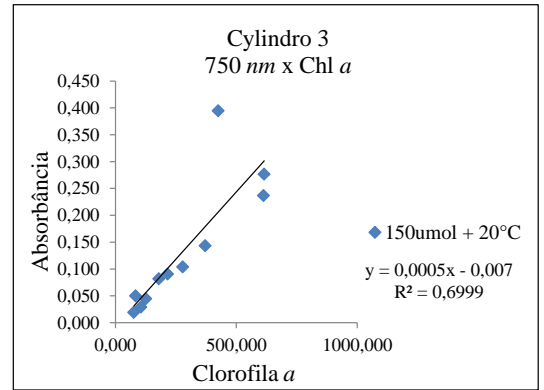
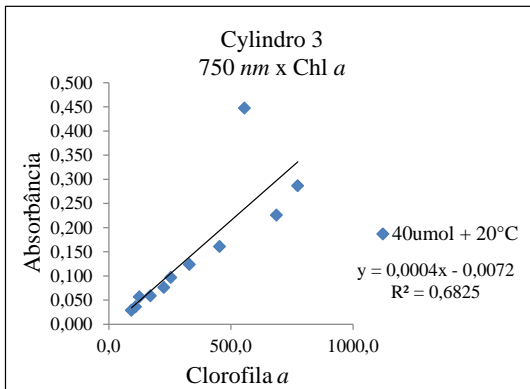
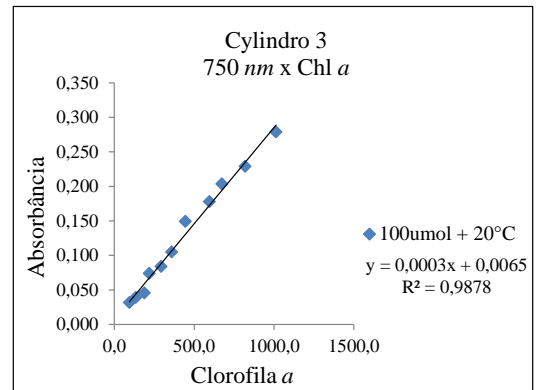
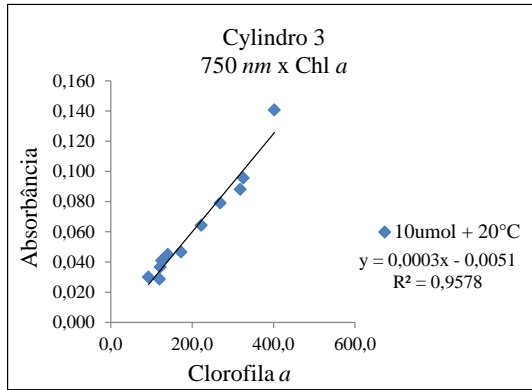


Gráfico 20 - Correlação entre clorofila *a* e absorbância de 750 nm da cepa *Cylindro 3* em 25°C

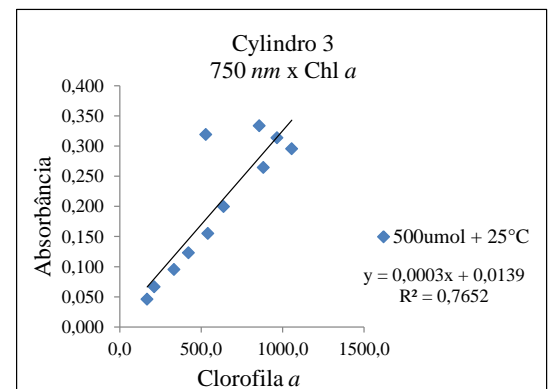
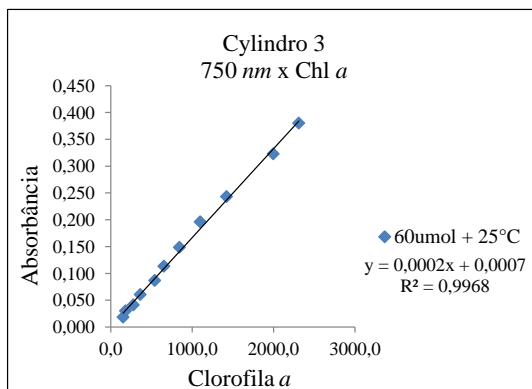
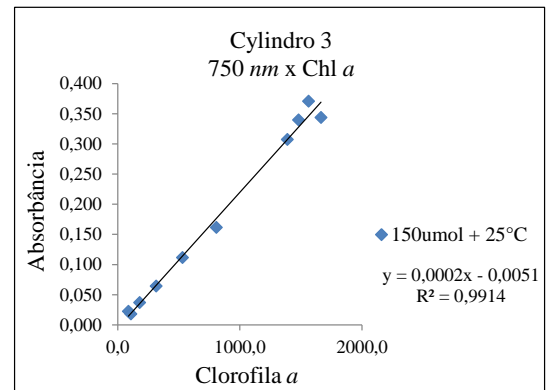
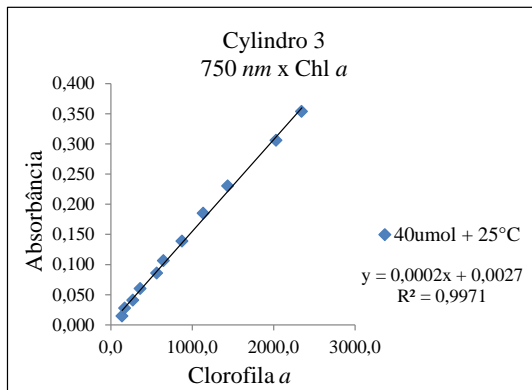
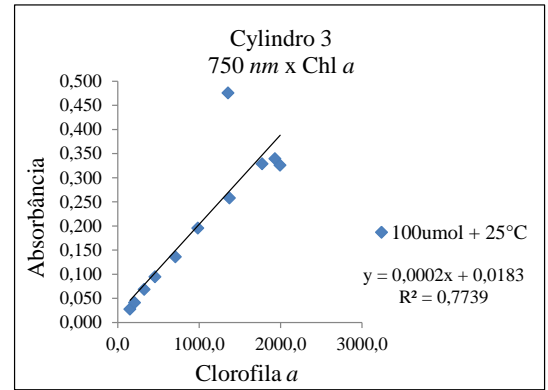
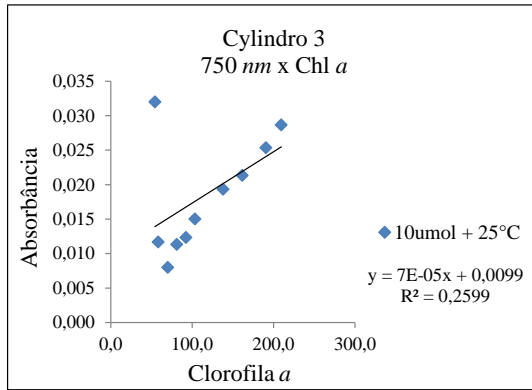
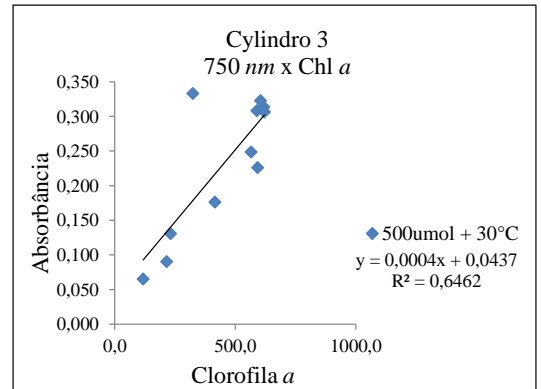
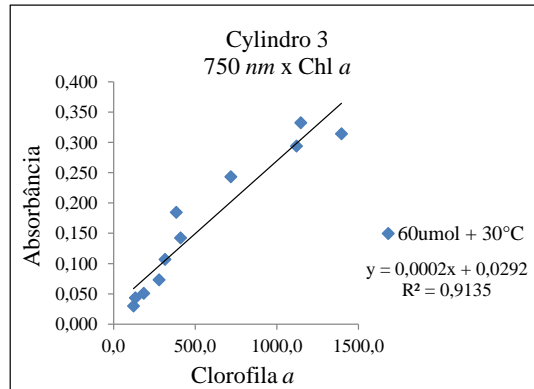
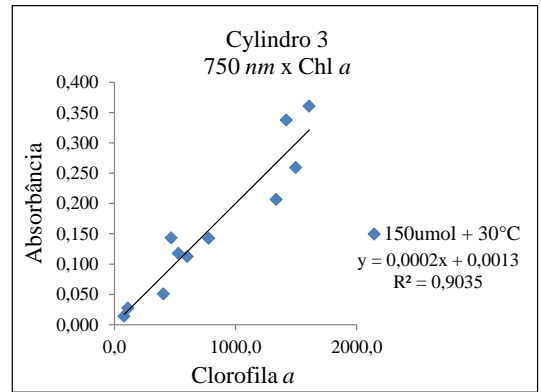
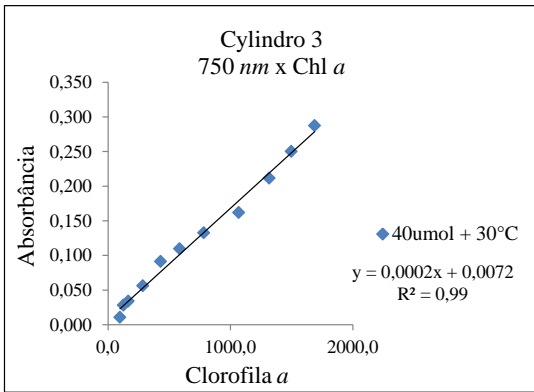
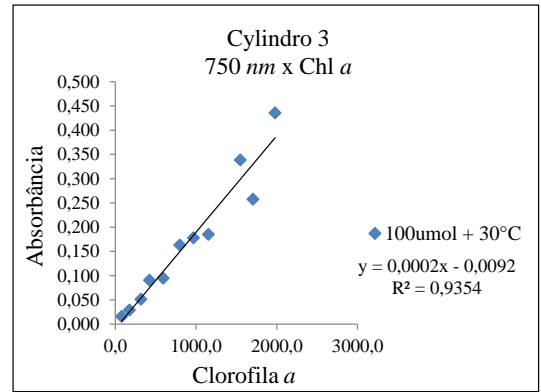
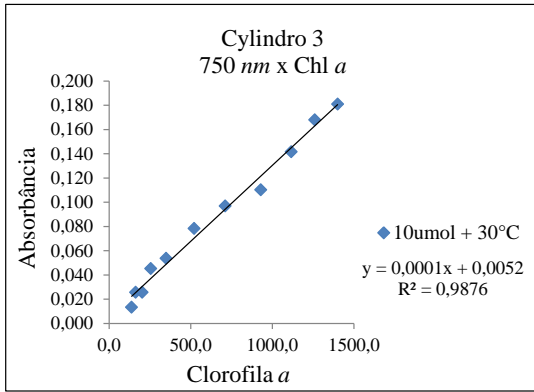
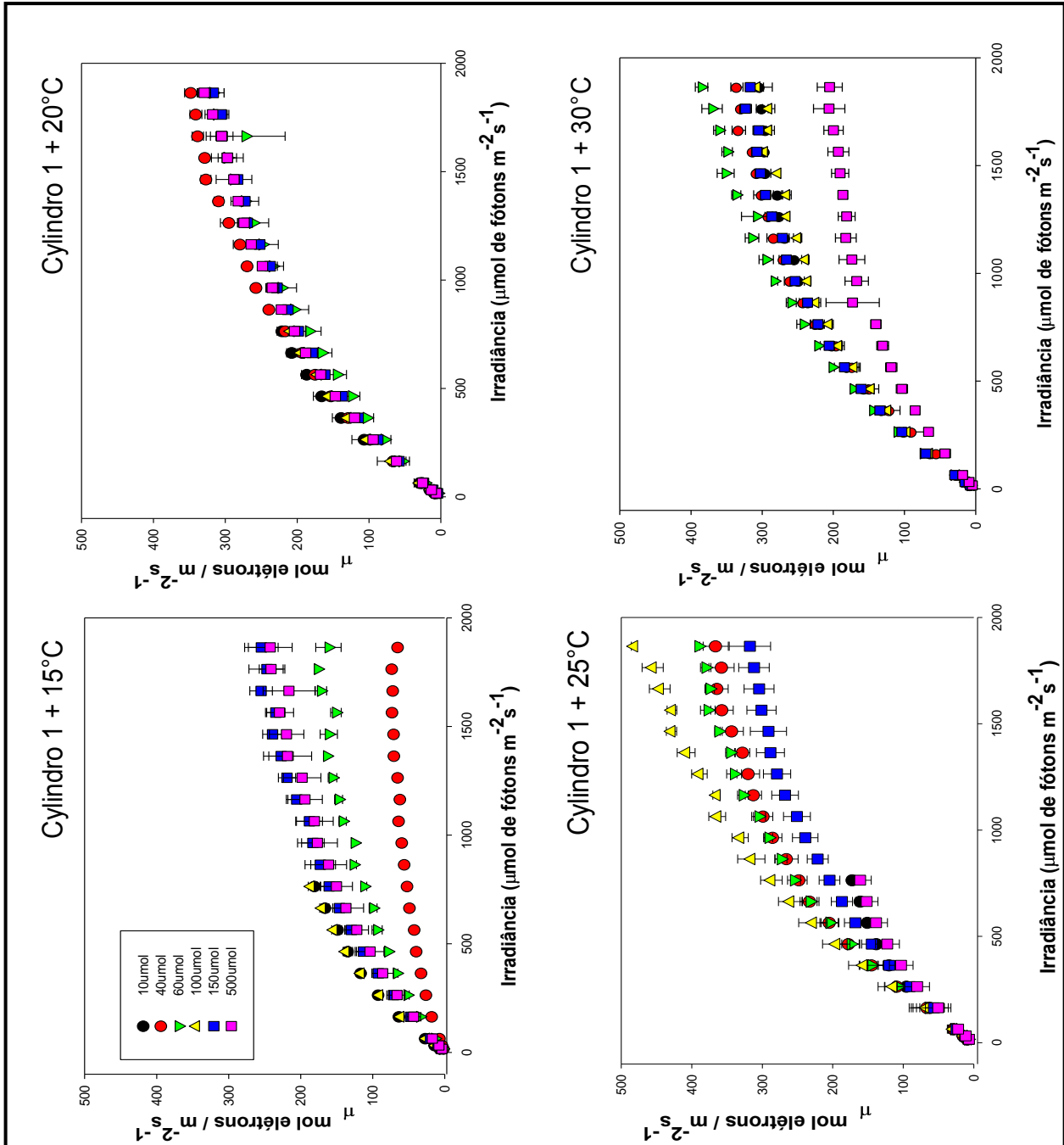


Gráfico 21- Correlação entre clorofila *a* e absorvância de 750 nm da cepa *Cylindro 3* em 30°C



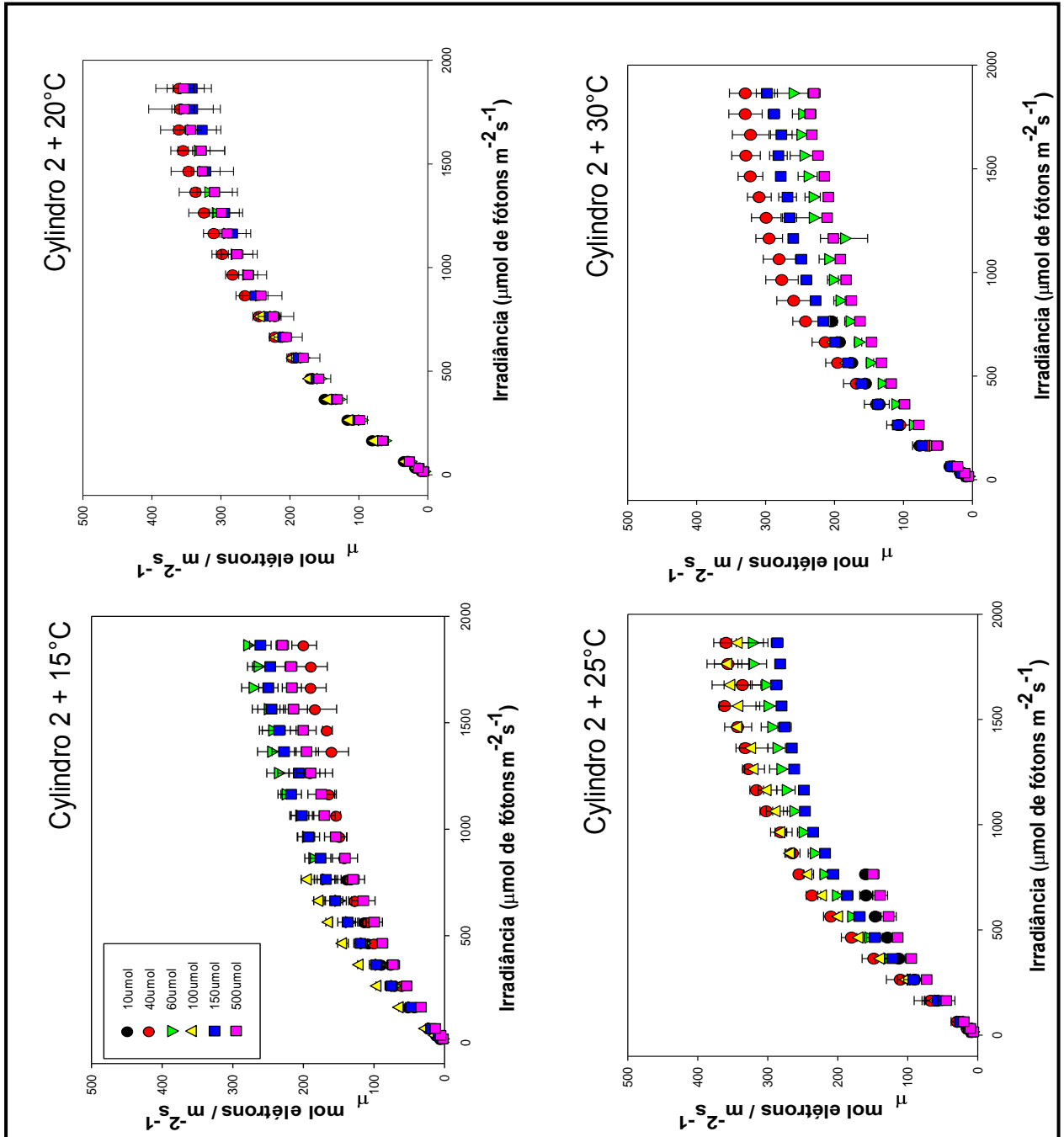
ANEXO C - Curvas rápidas de luz das três cepas estudadas de *Cylindrospermopsis raciborskii* em diferentes combinações de luz e temperatura

Gráfico 22-Curvas rápidas de luz baseadas nos valores médios de ETR da cepa Cylindro 1



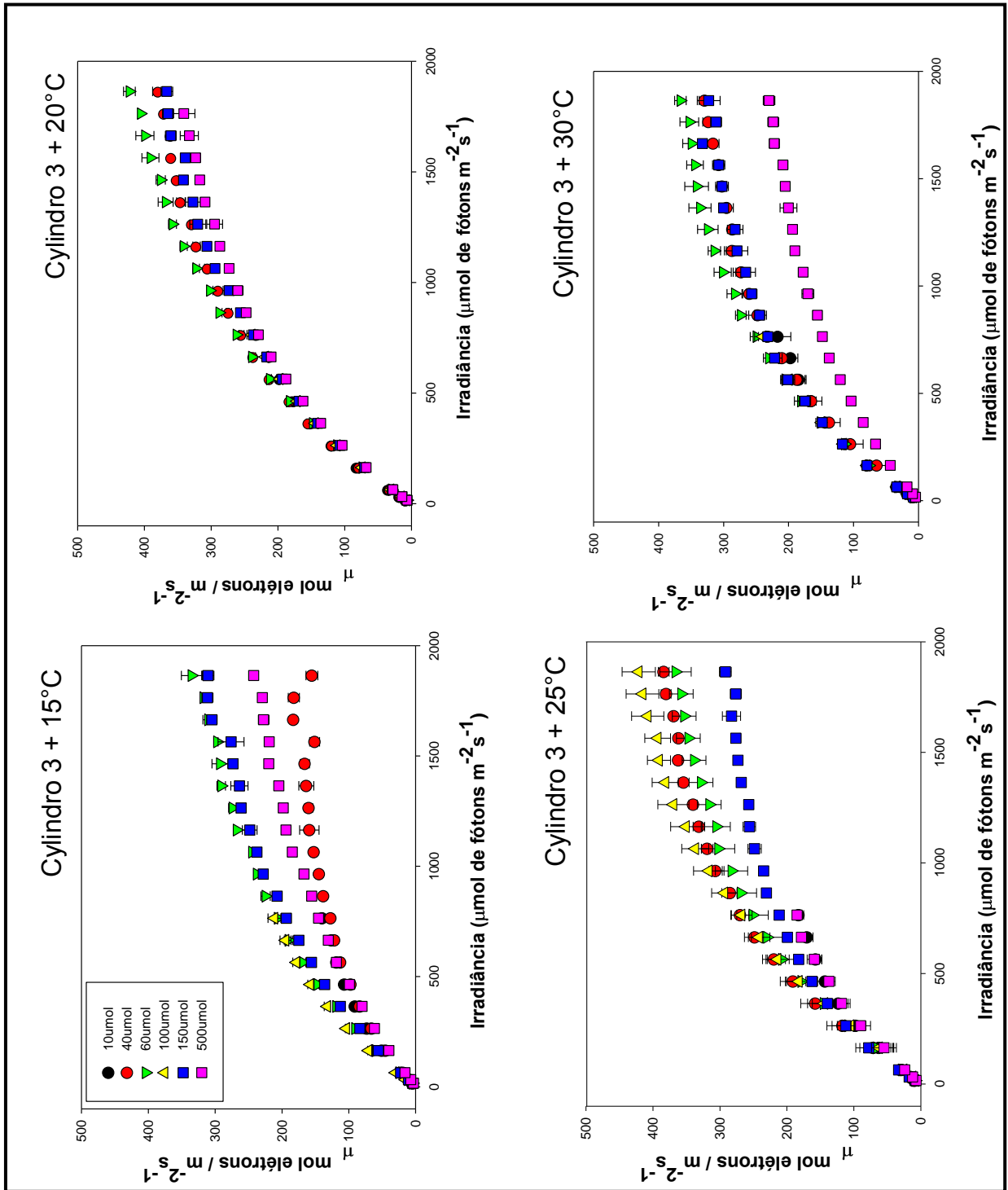
Legenda: Curvas rápidas de luz baseados na média de ETR da cepa Cylindro 1 em diferentes condições de luz e temperaturas.

Gráfico 23-Curvas rápidas de luz baseadas nos valores médios de ETR da cepa *Cylindro 2*



Legenda: Curvas r\u00e1pidas de luz baseados na m\u00e9dia de ETR da cepa *Cylindro 2* em diferentes condi\u00e7\u00f5es de luz e temperaturas.

Gráfico 24- Curvas rápidas de luz baseadas nos valores médios de ETR da cepa *Cylindro 3*



Legenda: Curvas rápidas de luz baseados na média de ETR da cepa *Cylindro 3* em diferentes condições de luz e temperaturas.