



INFLUÊNCIA DE NUTRIENTES E TEMPERATURAS SOBRE O BIOVOLUME E PRODUÇÃO DE MICROCISTINA POR *Microcystis* *aeruginosa*

Ranielle Daiana dos Santos Silva ¹
Juliana dos Santos Severiano ²
José Etham de Lucena Barbosa ³

RESUMO

O aumento de nutrientes antropogênicos e temperaturas elevadas têm favorecido a frequência e intensidade de florações de cianobactérias. No entanto, os efeitos simultâneos destes estressores sobre o biovolume e produção de cianotoxinas por cianobactérias ainda não estão claros. Este estudo teve como objetivo avaliar os efeitos do aumento das concentrações dos nutrientes (nitrogênio e fósforo) e temperaturas sobre o biovolume produção de microcistina pela cianobactéria *Microcystis aeruginosa*. Uma cepa de *M. aeruginosa* foi exposta a concentrações elevadas de nitrogênio, fosfato e uma condição controle (ASM-1 normal), em duas temperaturas, 24°C e 30°C. Os maiores biovolume de *M. aeruginosa* ocorreram em 24°C, especialmente na condição de nitrato. A temperatura mais elevada mostrou reduzir o biovolume da cepa, em contrapartida esta temperatura mostrou influenciar o aumento das concentrações de microcistinas. Conclui-se que o aumento da temperatura pode não favorecer diretamente as florações de *M. aeruginosa*, porém pode estimular a produção de microcistina por esta espécie, assim não necessários planos de manejo eficientes no controle de florações desta cianobactéria em ambientes quentes e eutrofizados.

Palavras-chave: Mudanças climáticas, Florações, Eutrofização, Microcistinas.

INTRODUÇÃO

Alterações nos padrões de precipitação e a elevação da temperatura global são consequências esperadas das mudanças climáticas, as quais associadas ao aumento das autrofização de ecossistemas aquáticos, promoveram o aumento da frequência e intensidade das florações de cianobactérias em todo o mundo (RECKNAGEL *et al.*, 2017; YANG *et al.*, 2016). Isso porque a ação conjunta destes estressores atuam diretamente no metabolismo, favorecendo o aumento das taxas de crescimento, e intensificando a toxicidade das florações das cianobactérias (PAERL *et al.*, 2016; DESCY *et al.*, 2016; GLOBER *et al.*, 2016).

O aumento populacional, aliado ao desenvolvimento agrícola, urbano e industrial, tem promovido o enriquecimento de nutrientes, especialmente nitrogênio e fósforo nos

¹ Doutoranda do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Estadual da Paraíba - PB, ranielledaiana@hotmail.com;

² Professora do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Estadual da Paraíba - PB, jsantosseveriano@gmail.com;

³ Professor do Departamento de Biologia da Universidade Estadual da Paraíba-PB, ethambarbosa@hotmail.com.



ecossistemas aquáticos, desencadeando florações de cianobactérias potencialmente tóxicas (PAERL e PAUL, 2012; CAO *et al.*, 2016). Além dos nutrientes, a temperatura tem sido considerada um forte gatilho desencadeador destas florações, que vêm contribuindo para a dominância das cianobactérias nos ecossistemas (LÜRLING *et al.*, 2013; MANTZOUKI *et al.*, 2016; WALLS *et al.*, 2018). Espera-se que as mudanças climáticas possam promover a elevação das temperaturas, bem como a frequência de eventos hidrológicos extremos como inundações e secas mais severas em regiões semiáridas (IPCC, 2012; HAVENS *et al.*, 2015).

Neste contexto, a ação simultânea da eutrofização e mudanças climáticas resultaram na expansão das florações das cianobactérias tóxicas e sua dominância sobre demais espécies fitoplanctônicas (PAERL e OTTEN, 2016). Isso porque o aumento da temperatura pode promover vantagens competitivas as cianobactérias, como por exemplo, estimular o crescimento, aumentar a taxa fotossintética e a difusão de nutrientes para a superfície celular, diminuir a viscosidade e tensão superficial da água, assim como intensificar e prolongar a estratificação vertical (O'NEIL *et al.*, 2012).

O ocorrência e dominância das cianobactérias em ambientes com condições eutróficas e temperaturas quentes se dá em prol de suas características ecofisiológicas, como a presença de vesículas de gás que permitem a regulação na coluna d'água e facilita a aquisição de nutrientes e luz, alta afinidade e capacidade de estocar fósforo, fixar nitrogênio, presença de acinetos, tolerância a baixas intensidades de luz e produção de substâncias alelopáticas que podem funcionar como mecanismo de defesa durante a competição (PAERL e HUISMAN, 2009; CAREY *et al.*, 2012).

A cianobactéria *Microcystis aeruginosa*, é uma espécie que pode apresentar forma unicelular ou colonial com presença de mucilagem, conhecida por formar florações em todo o mundo (RIOS *et al.*, 2016). *M. Aeruginosa* possui crescimento máximo na temperatura de 28°C (MANTZOUKII *et al.*, 2016), apresenta vesículas de gás que a confere flutuabilidade vertical na coluna d'água, é uma boa competidora por luz, a qual é favorecida em condições de altas concentrações de nutrientes (HARKE *et al.*, 2016). A espécie *M. aeruginosa* é produtora da hepatotoxina microcistina, constituída por heptapeptídeos cíclicos (Leal *et al.*, 2012; WANG *et al.*, 2017; MIOTTO *et al.*, 2017). O evento mais famoso de intoxicação humana por microcistina ocorreu após a exposição intravenosa desta toxina em pacientes de uma



clínica de hemodiálise na cidade de Caruaru, Estado de Pernambuco-Brasil, este acidente resultou na morte de 52 pacientes (Carmichael, 2001).

Microcystis aeruginosa têm apresentado dominância sobre outras cianobactérias e algas verdes (XIÃO *et al.*, 2017). Ou mesmo tem substituído ou co-dominando outras espécies de cianobactérias como a *R. raciborskii* e *Dolichospermum* spp. Estudos experimentais mostraram que *M. aeruginosa* pode dominar a competição dependendo da cepa, condição de luz, nutrientes, temperatura e da competição interespecífica exposta (Marinho *et al.*, 2013; Thomas e Litchemam, 2016; Xião *et al.*, 2017). Xião *et al.*, 2017 mostraram que durante competição com *R. raciborskii*, *M. aeruginosa* dominou em condição de maior intensidade de luz e menor temperatura, enquanto sob exposição a diferentes intensidades de luz e nutrientes, esta espécie mostrou se beneficiar em uma ampla variação de luz e limitação de fosfato (Marinho *et al.*, 2013).

O aumento dos níveis de nutrientes e temperaturas vêm sendo considerados fatores importantes que favorecem as florações de cepas tóxicas, e conseqüentemente, maior biossíntese de toxinas (DAVIS *et al.*, 2009; EL-SHEHAWY *et al.*, 2012). Dessa forma, a interação entre estes fatores sobre as florações de cianobactérias como *M. aeruginosa* pode representar riscos à saúde humana, reduzir a biodiversidade nos ecossistemas, bem como gerar problemas e custos no gerenciamento da qualidade da água e no provisionamento dos serviços ecossistêmicos (CHORUS e BARTRAM, 1999). Neste sentido, é essencial compreender os efeitos combinados do aumento dos níveis de nutrientes e temperaturas sobre as florações da cianobactéria tóxica *M. aeruginosa*, a fim de prever futuras florações e auxiliar na criação de possíveis planos de manejo para mitigar os efeitos destas florações. Portanto, este trabalho teve como objetivo avaliar os efeitos do aumento das concentrações dos nutrientes (nitrogênio e fósforo) e temperaturas sobre o biovolume produção de microcistina de *M. aeruginosa*.

METODOLOGIA

A cepa produtora de microcistina de *Microcystis aeruginosa* (Word Data Center Microorganisms 835) foi obtida da coleção de culturas da Universidade de São Carlos. A cepa foi mantida em meio de cultura ASM-1 (pH 8,0), sob condições controladas (60 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de irradiância e fotoperíodo 12:12 de ciclo claro:escuro).



Delineamento experimental

A cultura foi incubada com crescimento exponencial com um biovolume inicial de $4,0 \times 10^6 \mu\text{M}^3 \text{mL}^{-1}$. Foram realizados experimentos nas temperaturas de 24 °C e 30 °C e nas seguintes condições nutricionais: meio ASM-1 (controle) e meio ASM-1 modificado com altas concentrações de nitrato (7 mmol NaNO_3 Marinho *et al.*, 2013), e fosfato (350 μmol de Na_2PO_3 ; PASSARGE, 2006). Os experimentos ocorreram durante oito dias, amostras para biovolume e conteúdo de microcistina foram coletadas em dias alternados (0, 2, 4, 6 e 8).

As concentrações de nitrato e fosfato representam valores comumente encontrados em ambientes eutróficos e hipertróficos (REYNOLDS, 2006; GOBLER *et al.*, 2016). Entre as temperaturas selecionadas 24°C representa um valor médio atual da água de reservatórios do semiárido brasileiro, e 30°C representam aumentos previstos (+ 6°C) nos valores globais de temperatura (EL-SHEHAWY *et al.*, 2012; YANG *et al.*, 2016).

Coleção de dados

As densidades das células foram determinadas com uso de uma câmara de contagem Brightline Neubauer aprimorada sob um microscópio de luz Zeiss Axioskop 40 (Carl Zeiss, Jena, Alemanha), em seguida, o biovolume foi obtido utilizando as formas geométricas descritas em Hillebrand *et al.* (1999), considerando uma média de 20 indivíduos.

As concentrações totais das cianotoxinas microcistinas LR foram extraídas de amostras de cultura congeladas em tubos de microcentrífugas de 2,0 ml. As amostras foram submetidas a três ciclos de congelamentos e descongelamentos. As análises foram realizadas pelo método *Enzyme-Linked Immuno Sorbent Assay* (ELISA) utilizando kits em placa Abraxis, Inc. (Warminster, Pa). As análises foram realizadas com o auxílio de um leitor de microplacas ASYS A-5301 (ASYS Hitech GmbH, Eugendorf, Áustria). Todos os dados experimentais foram expressos com média \pm DP.

Estatísticas

A normalidade e homogeneidade das variâncias foram avaliados com os testes de Shapiro-Wilk e Bartlett. Foram realizadas ANOVA axb para verificar a influência da



temperatura e dos nutrientes sobre o biovolume e concentração de microcistina durante o tempo de incubação.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os resultados da ANOVA mostraram que as interações entre os dias, nutrientes e temperaturas foram significativas para o biovolume de *M. aeruginosa*. O biovolume celular da cepa aumentou com o tempo de incubação, sendo o maior valor registrado na condição nutricional de nitrato ($12,08 \text{ mm}^3 \text{ L}^{-1}$) e fosfato ($8,55 \text{ mm}^3 \text{ L}^{-1}$), ambos na temperatura de 24°C no oitavo dia de incubação. Em 30°C , a temperatura mostrou influenciar a redução do biovolume de *M. aeruginosa*, sendo os maiores valores de biovolume observados nas condições controle ($5,68 \text{ mm}^3 \text{ L}^{-1}$) e fosfato ($5,35 \text{ mm}^3 \text{ L}^{-1}$), no dia oito. Diferentemente dos resultados obtidos durante a exposição a temperatura de 24°C , o aumento da temperatura reduziu significativamente o biovolume celular da cepa em nitrato.

Tabela 1. Resultados da ANOVA da exposição de *M. aeruginosa* a diferentes temperaturas e nutrientes; ns, não significativo.

Fatores	Biovolume			Microcistina		
	Df	F	<i>p</i>	Df	F	<i>p</i>
Dias	1	350.24	<0.01	1	2.07	ns
Nutrientes	2	7.12	<0.01	2	12.29	<0.01
Dias:Temperatura	1	35.46	<0.01	1	5.72	<0.01
Dias:Nutrientes	2	2.86	<0.01	1	2.94	0.05
Dias:Nutrientes:Temperatura	2	6.813	<0.01	3	4.54	<0.01

Fonte: Própria (2020).

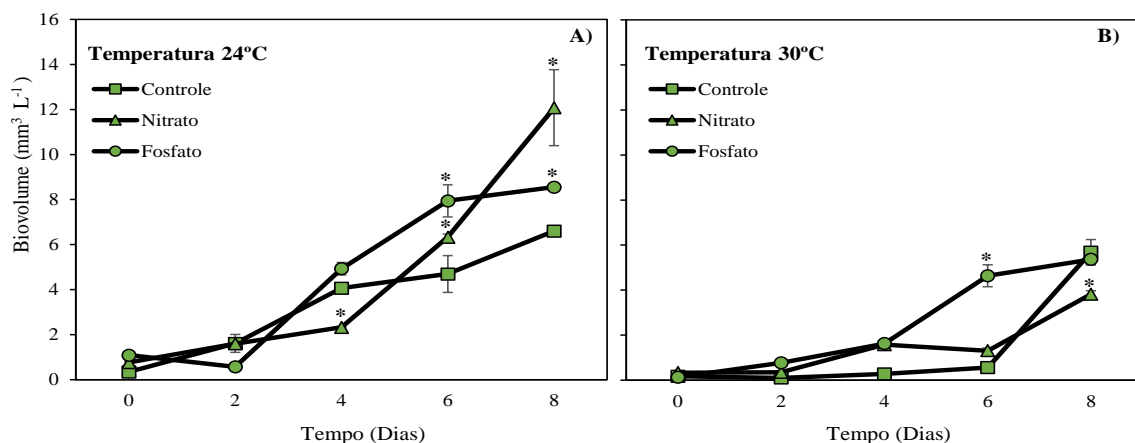


Figura 1: Biovolume (mm³ L⁻¹) celular de *M. aeruginosa* nas condições nutricionais controle, nitrato, fosfato. A) Temperatura 24°C; B) Temperatura 30°C.

Com relação as concentrações de microcistina, observamos que as interações entre os dias, nutrientes e temperaturas influenciaram significativamente as concentrações desta toxina. De forma isolada, apenas o fator dia não mostrou influencia significativa a produção de microcistina por esta cianobactéria. Durante a exposição da cepa a temperatura de 24°C verificamos que as maiores concentrações ocorreram na condição de fosfato (0,06 µ gL⁻¹) no segundo dia de incubação. Em 30°C, o aumento da temperatura mostrou influenciar significativamente as concentrações de microcistina sob todas as condições nutricionais testadas. As maiores concentrações ocorreram no sexto dia de incubação, nas condições de nitrato (0,05 µ gL⁻¹) e fosfato (0,05 µ gL⁻¹).

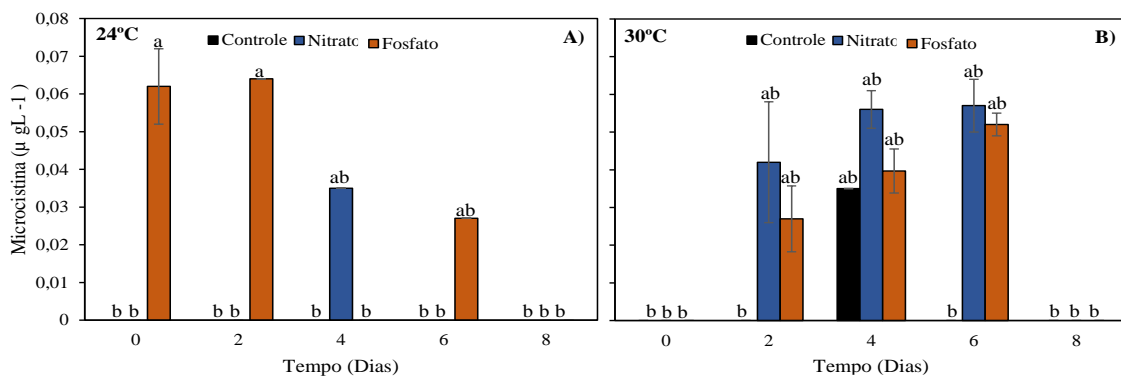


Figura 2: Concentrações de microcistina (µ gL⁻¹). A) Temperatura 24°C; B) Temperatura 30°C.



O presente estudo mostrou que o aumento das concentrações dos nutrientes fosfato e nitrato promoveram maior biovolume da cianobactéria *M. aeruginosa* durante a exposição a temperatura de 24°C. Em contrapartida, na exposição a maior temperatura (30°C) foi verificada a significativa redução do biovolume celular da cepa e aumento das concentrações de microcistinas. Semelhantes aos nossos resultados, estudos têm mostrado que o aumento dos estressores temperatura e nutrientes têm favorecido o aumento da biomassa das cianobactérias, alterando as taxas de crescimento (positiva) entre espécies, e intensificado a produção de toxinas (PAERL e PAUL 2012; THOMAS e LITCHEMAM 2016).

Os baixos valores de biovolume encontrados em 30°C pode estar associado ao fato do crescimento de *M. aeruginosa* ser inibido em temperaturas mais elevadas. Mantzoukii *et al.*, 2016 verificaram que a taxa de crescimento desta espécie foi relacionada positivamente com temperaturas máximas de até 28°C, o que sugere, portanto, que esta espécie não pode se beneficiar em temperaturas mais elevadas (LÜRLING *et al.*, 2013). Entretanto, estudos indicam que as florações de *M. aeruginosa* possam ser beneficiadas por efeitos indiretos do aquecimento global, devido a suas características ecofisiológicas como a capacidade de flutuação e formação de colônias, facilitando o acesso a luz, bem como a sua capacidade em produzir metabólitos secundário tóxicos que conferem defesas fisiológicas e redução da herbivoria (PAERL e HUISMAN, 2009; LEI *et al.*, 2015). No entanto, ressaltamos que a baixa tolerância de *M. aeruginosa* a temperaturas mais elevadas pode facilitar a substituição ou alternância de dominância desta espécie em ecossistemas com águas mais quentes.

Os possíveis efeitos sinérgicos das alterações climáticas e do enriquecimento de nutrientes nos corpos aquáticos sobre a expansão e toxicidade das cianobactérias vêm sendo amplamente discutido, e semelhante aos resultados encontrados neste estudo, sugerem que estas condições promoverão a expansão e toxicidade das cianobactérias em ecossistemas aquáticos (PAERL e PAUL, 2012; O'NEIL *et al.*, 2012; CAREY *et al.*, 2012). Neste trabalho verificamos que a maior síntese de microcistina produzida por *M. aeruginosa* ocorreu em temperatura mais elevada, este resultado corrobora com a hipótese de que elevadas temperaturas podem conferir vantagens competitivas a espécies produtoras de toxinas nos ecossistemas aquáticos (GANTAR, 2008; DUNKER *et al.*, 2013; BITTENCOURT-OLIVEIRA *et al.*, 2016).



Sabe-se que temperaturas elevadas promovem maior toxicidade das cianobactérias, estimulando a biossíntese das toxinas, no entanto, ainda não está claro se o efeito sinérgico do aumento da temperatura e nutrientes nas florações tóxicas ocasionam o aumento simultâneo da toxicidade das florações (EL-SHEHAWY *et al.*, 2012). No presente trabalho verificamos que as interações entre os nutrientes, temperaturas e tratamentos foram significativas para a variação nas concentrações de microcistinas. Observamos que as maiores concentrações de microcistinas ocorreram nos experimentos com a temperatura de 30°C e nitrato. Chia *et al.*, 2016 verificaram maior crescimento de *M. aeruginosa* sobre condições de nitrato, isto pode estar associado ao fato deste nutriente ser um elemento chave para o metabolismo dos organismos fotossintetizantes, o qual pode estimular maior síntese de toxinas ricas em nitrogênio, como a microcistina (VAN DE WALL *et al.*, 2014). Além disso, têm sido observado que elevados níveis de nitrogênio favoreceram cepas tóxicas produtoras de microcistinas, promovendo maior produção de toxinas em cianobactérias não fixadoras de nitrogênio (DAVIS *et al.*, 2009; GLOBER *et al.*, 2016).

Estudos têm mostrado que a temperatura não tem sido estreitamente relacionada com o crescimento populacional e produção de toxinas em *Microcystis* (PINEDA-MENDOZA *et al.*, 2016), por outro lado, experimentos com *M. aeruginosa* mostraram que temperaturas elevadas e concentrações de fosfato promoveram maior teor de microcistinas (DAVIS *et al.*, 2009). Nossos resultados reforçam que os efeitos do aumento das concentrações de nutrientes associados a efeitos das mudanças climáticas como altas temperaturas podem influenciar fortemente as florações tóxicas da cianobactéria *M. aeruginosa*, isto é importante tendo em vista que esta espécie é amplamente distribuída e forma grandes florações em ecossistemas aquáticos em todo o mundo. Neste sentido, torna-se necessário adotar medidas de manejo no controle de aportes de nutrientes nitrogenados e fosfatados, a fim de controlar as possíveis futuras florações desta cianobactéria potencialmente tóxica para manter a qualidade da água dos ecossistemas.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados do presente estudo revelaram que o efeito sinérgico dos nutrientes e temperaturas podem alterar o biovolume celular e a produção de microcistina por *M. aeruginosa*. Altos níveis de nitrato e fosfato mostraram aumentar o biovolume celular da cepa, enquanto a elevação da temperatura mostrou reduzir os valores de biovolume e favoreceu o aumento das



concentrações de microcistinas. Estes resultados sugerem que o aumento das temperaturas nos ecossistemas podem levar a substituição ou alternância de dominância de *M. aeruginosa* com outras espécies mais tolerantes a temperaturas mais elevadas. Além disso, o aumento das concentrações de microcistinas em temperaturas elevadas indica que são necessários planos de manejos eficientes para o controle das florações desta cianobactéria principalmente em ambientes eutrofizados, ricos em nitrogênio e fósforo.

REFERÊNCIAS

- CAO, X.; WANG, J.; LIAO, J.; SUN, J.; HUANG, Y. The threshold response of phytoplankton community to nutrient gradient in a shallow eutrophic Chinese lake. **Ecological Indicators**, 61,258-267. 2016.
- CAREY, C. C.; IBELINGS, B. W.; HOFFMANN, E. P.; HAMILTON, D. P.; BROOKES, J. D. Eco-physiological adaptations that favour freshwater cyanobacteria in a changing climate. **Water Research**, 46, 1394-1407. 2012.
- CHIA, M. A.; JANKOWIAK, J. G.; KRAMER, B. J.; GOLESKI, J. A.; HUANG, I. S.; ZIMBA, P. V.; BITTENCOURT-OLIVEIRA, M. C.; GOBLER, C. J. Succession and toxicity of *Microcystis* and *Anabaena (Dolichospermum)* blooms are controlled by nutrient-dependent allelopathic interactions. **Harmful algae**, 74, 67-77. 2018.
- DAVIS, T. W.; BERRY, D. L.; BOYER, G. L.; GOBLER, C. J. The effects of temperature and nutrients on the growth and dynamics of toxic and non-toxic strains of *Microcystis* during cyanobacteria blooms. **Harmful algae**, 8 (5), 715-725. 2009.
- DESCY, J. P.; LEPRIEUR, F.; PIRLOT, S.; LEPORCQ, B.; VAN WICHELEN, J.; PERETYATKIN, A.; TEISSIER, S.; CODD, G. A.; TRIEST, L.; VYVERMAN, W.; WILMOTTE, A. Identifying the factors determining blooms of cyanobacteria in a set of shallow lakes. **Ecological Informatics**, 34, 129-138. 2016.
- DUNKER, S.; JAKOB, T.; WILHELM, C. Contrasting effects of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* on the growth and physiology of two green algae, *Oocystis marsonii* and *Scenedesmus obliquus*, revealed by flow cytometry. **Freshwater Biology**, v.58, p.1587-1587. 2013.
- EL-SHEHAWY, R.; GOROKHOVA, E.; FERNANDEZ-PINAS, F.; DEL CAMPO, F.



- F. Global warming and hepatotoxin production by cyanobacteria: what can we learn from experiments? **Water Research**, 46 (5), 1420-1429. 2012.
- GANTAR, M.; BERRY, J. P.; THOMAS, S.; WANG, M.; PEREZ, R.; REIN, K. S. Allelopathic activity among cyanobacteria and microalgae isolated from Florida freshwater habitats. **FEMS microbiology ecology**, 64 (1), 55-64. 2008.
- GLOBER, C. J.; BURKHOLDER, J. M.; DAVIS, T. W.; HARKE, M. J.; JOHNGEN, T.; STOW, C. A.; WAAL, D. B. V. The dual role of nitrogen supply in controlling the growth and toxicity of cyanobacterial blooms. **Harmful Algae**, 54, 87-97. 2016.
- HILLEBRAND, H.; DÜRSELEN, C.; KIRSCTEL, D.; POLLIGHER, U.; ZOHARY, T. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. **Journal of Phycology**, 35, 403-424. 1999.
- LEI, L.; LI, C.; PENG, L.; HAN, B. P. Competition between toxic and non-toxic *Microcystis aeruginosa* and its ecological implication. **Ecotoxicology**, 24 (7-8), 1411- 1418. 2015.
- LEÃO, Pedro N.; VASCONCELOS, M. T. S. D.; VASCONCELOS, V. M. Allelopathic activity of cyanobacteria on green microalgae at low cell densities. **European Journal of Phycology**, 44 (3), 347-355. 2009.
- LÜRLING, M.; ESHETU, F.; FAASSEN, E. J.; KOSTEN, S.; HUSZAR, V. L. Comparison of cyanobacterial and green algal growth rates at different temperatures. **Freshwater Biology**, 58 (3), 552-559. 2013.
- MARINHO, M. M.; SOUZA, M. B. G.; LÜRLING, M. Light and phosphate competição between *Cylindrospermopsis raciborskii* and *Microcystis aeruginosa* is strain dependent. **Microbiology of Aquatic systems**. 2013.
- MANTZOUKI, E.; VISSER, P. M.; BORMANS, M.; IBELINGS, B. W. Understanding the key ecological traits of cyanobacteria as a basis for their management and control in changing lakes. **Aquatic Ecology**, 50 (3), 333-350. 2016.
- MIOTTO, M C.; COSTA, L D F.; BRENTANO, D M, NADER, C.; DOS SANTOS SOUZA, L.; GRESSLER, P. D.; RÖRIG, L. R. Caracterização ecofisiológica e perfil de toxinas de duas linhagens de *Cylindrospermopsis raciborskii* isoladas de uma lagoa subtropical no sul do Brasil. **Hydrobiologia**, 802 (1), 97-113. 2017.
- O'NEIL, J. M.; DAVIS, T. W.; BURFORD, M. A; GLOBER, C. J. The rise of harmful cyanobacteria blooms: The potential roles of eutrophication and climate change. **Harmful Algae**, 14, 313-334. 2012.
- PAERL, H. W.; HUISMAN, J. Climate change: a catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms. **Environmental Microbiology**, 27-37. 2009.
- PAERL, H. W.; PAUL, V. J. Climate change: Links to global expansion of harmful cyanobacteria. **Water research**, 46, 1349-1363. 2012.
- PAERL, H.W.; GARDNER, W. S.; HAVENS, K. E.; JOYNER, A. R.; MCCARTHY,



M. J.; NEWELL, S. E.; QIN, B.; SCOTT, J. T. Mitigating cyanobacterial harmful algal blooms in aquatic ecosystems impacted by climate change and anthropogenic nutrients.

Harmful Algae, 54, 213-222. 2016.

PASSARGE, J.; HOL, S.; ESCHER, M.; HUISMAN, J. Competition for nutrients and light: stable coexistence, alternative stable states, or competitive exclusion? **Ecological**

Monographs, 76 (1), 57-72. 2006.

PINEDA-MENDOZA, R. M.; ZÚÑIGA, G.; MARTÍNEZ-JERÓNIMO, F. Microcystin production in *Microcystis aeruginosa*: strain type effect, environmental factors, nutrient concentrations and N: P ratio on mcyA gene expression. **Ecologia acuática**, 50 (1), 103- 119. 2016.

RECKNAGEL, F.; ORR, P.T.; CAO, H. Inductive reasoning and forecasting of population dynamics of *Cylindrospermopsis raciborskii* in three sub-tropical reservoirs by evolutionary computation. **Harmful Algae**, 31, 26–34. 2014.

REYNOLDS, C. S. **The ecology of phytoplankton**. Cambridge University Press. 2006.

RIOS, J. F.; LEAL, C. R.; JANAINA, R.; RETZ, C. L.. Phenotypic plasticity and negative allelopathy in *Microcystis* strains. **Annals of microbiology**, 66 (3), 1265-1276. 2016.

THOMAS, M. K.; LITCHMAN, E. Effects of temperature and nitrogen availability on the growth of invasive and native cyanobacteria. **Hydrobiologia**, 763 (1), 357-369. 2016.

VAN DE WAAL, D. B.; SMITH, V. H.; DECLERCK, S. A.; STAM, E. C.; ELSER, J. J. Stoichiometric regulation of phytoplankton toxins. **Ecology letters**, 17 (6), 736-742. 2014.

WALLS, J. T.; WYATT, K. H.; DOLL, J. C.; RUBENSTEIN, E. M.; ROBER, A. R. Hot and toxic: Temperature regulates microcystin release from cyanobacteria. **Science of the Total Environment**, 610-611, 786-795. 2018.

XIAO, M.; WILLIS, A.; BURFORD, M. Differences in cyanobacterial strain responses to light and temperature reflect species plasticity. **Harmful algae**, 62, 84-93. 2017.

YANG, B.; JIANG, Y.J.; HE, W.; LIU, W.X.; KONG, X. Z.; JØRGENSEN, S. E.; XU, F. L. The tempo-spatial variations of phytoplankton diversities and their correlation with trophic state levels in a large eutrophic Chinese lake. **Ecological Indicators**, 66, 153-162. 2016.