

Acta Limnol. Brasli.	Vol. II	431-446	1988
----------------------	---------	---------	------

## O EFEITO DA ESTRUTURA DE COMUNIDADES PLANCTÔNICAS EM EXPERIMENTOS DE ENRIQUECIMENTO ARTIFICIAL

HENRIQUES, R.P.B.\* e IBAÑEZ, M.S.R.\*

### RESUMO

Experimentos de enriquecimento artificial, para estudos de limitação de nutrientes em ecossistemas aquáticos, tornaram-se populares entre os limnologistas. O uso de Índices integradores das características das comunidades, diferença de dimensão entre espécies de algas competidoras e exclusão do zooplâncton, podem ocasionar interpretações enganosas dos resultados. A limitação de nutrientes em comunidades fitoplanctônicas, pode ser determinada pelo incremento na biomassa total no respectivo tratamento, mas mantendo a mesma diversidade e equitabilidade do controle. O emprego de experimentos de enriquecimento, pode fornecer informações valiosas sobre os ecossistemas aquáticos, mas o delineamento experimental precisa ser feito cuidadosamente. O desconhecimento da estrutura da comunidade planctônica impõem sérias limitações aos experimentos de enriquecimento.

---

\* Departamento de Biologia da UFM

**ABSTRACT - CRITICAL CONSIDERATIONS ABOUT THE EFFECT OF THE COMMUNITY STRUCTURE IN THE ARTIFICIAL ENRICHMENT EXPERIMENT.**

Artificial enrichment experiment for studies of the nutrient limitation in aquatic ecosystems became popular among the limnologist. The use of summations index of community characteristics, size difference between competitive algal species and zooplankton exclusion, can lead to erroneous interpretations of results. The nutrients limitation for phytoplankton communities can be determined in bottle enriched with nutrients. If occur increase in biomass with the same diversity and equitability of control. The use of enrichment experiments can give valuable informations about the aquatic ecosystems, but the experimental design need be made carefully. The unknowledgement of plankton community structure is a serious limitation to enrichment experiment.

## **INTRODUÇÃO**

A produtividade aquática pode ser, em certas condições, limitada pela concentração de nutrientes dissolvidos na água. A concentração de nutrientes na água é importante, principalmente para o crescimento das algas que compõem o fitoplâncton. Sendo o fitoplâncton um conjunto misto de espécies de algas, a produção total é o somatório da produção de cada espécie individualmente.

Os principais elementos indicados como importantes na reprodução e crescimento das algas, são principalmente: carbono, nitrogênio, fósforo; e em menores concentrações: S, K, Ca, Mg, Si, Cu, Zn, B, Al, Ti, Sn, V, Cr, Mo, W, Mn, Br, Fe, Co, Ni e Li (LUND, 1965; McCOMBIE, 1953). A metodologia mais utilizada para estudar a limitação de nutrientes em ecossistemas aquáticos, tem sido os experimentos de enriquecimento artificial. Nestes experimentos, geralmente dois ou

mais nutrientes são adicionados, em combinação ou não, às amostras de água em estudo; em seguida compara-se a resposta entre controle e tratamentos. Podemos classificar em três categorias estes estudos: (a) culturas de enriquecimento contínuo em laboratórios (BARLOW, et al., 1973); (b) culturas *in situ* de volumes de água pequenos (IBÁÑEZ, et al., 1984) e grandes (SCHELSKE e STOERMER, 1971); e (c) experimentos em lagos inteiros (SCHNDLER, 1971). A resposta do sistema ao enriquecimento é medida pela fixação de  $^{14}\text{C}$ , biomassa seca total, número total de células ou grupos de células e concentração de clorofila. Estas medidas são feitas em populações naturais mistas ou unialgais. Uma ampla discussão dos aspectos experimentais, desta metodologia é feita por HENRY et al., (1983).

A importância das características estruturais das comunidades planctônicas não tem merecido a atenção necessária na interpretação dos resultados de experimentos de enriquecimento. Métodos de análise baseados em características integradoras das comunidades fitoplanctônicas são insensíveis às respostas ao nível de espécies ou grupo de espécies. Por outro lado, interações competitivas entre espécies fitoplanctônicas, mediadas por concentração de nutrientes (PATRICK, et al., 1969; PATRICK, et al., 1975; TILMAN, 1977; TILMAN e KILHAM, 1976; TILMAN, 1976) ou predação seletiva (ARMSTRONG, 1979; LYNCH e SHAPIRO, 1981; PINTO COELHO, 1983), quando não consideradas, podem levar a interpretações errôneas sobre o resultado do experimento.

Neste trabalho, são discutidos os principais fatores da estrutura das comunidades planctônicas que podem interferir no delineamento e interpretação dos resultados em experimentos de enriquecimento. Propomos também a distinção metodológica entre: espécies-limitadas e comunidades-limitadas em nutrientes. Algumas sugestões são apresentadas para aumentar a precisão do método.

## ESTRUTURA DA COMUNIDADE FITOPLANCTÔNICA

Nas comunidades fitoplanctônicas, o conceito de nicho derivou dos experimentos de laboratórios, mostrando os limites de tolerância de espécies de algas aos nutrientes (CHU, 1943; McCOMBIE, 1953). Posteriormente, foram aperfeiçoados para explicar a coexistência de espécies no fitoplâncton (GRENNEY et al., 1973; HUTCHINSON, 1961; PETERSEN, 1975). O conceito de nicho nas algas fitoplanctônicas, definido principalmente pelas suas características nutricionais, está de acordo com as observações de que, variações na composição e abundância do fitoplâncton acompanham mudanças na concentração de nutrientes (HUTCHINSON, 1973; PORTER, 1977). É, portanto, altamente previsível que a mudança na concentração de nutrientes, nos experimentos de enriquecimento, vão ocasionar variações na composição e abundância do fitoplâncton. O que não é facilmente previsível é o padrão de resposta ao nível de espécies ou grupos de espécies, em função da adição de nutrientes. Grandes variações são observadas no comportamento de diferentes espécies de algas, em função da adição de nutrientes. Algumas espécies aumentam, outras diminuem em um terceiro grupo se mantêm sem variar significativamente a abundância. Este amplo espectro de variação no comportamento das algas fitoplanctônicas tem sido ressaltado (JORDAN e BENDER, 1973; STOERMER et al., 1978).

Ao se aumentar a concentração de um nutriente artificialmente no meio fitoplanctônico, observa-se um incremento na abundância de uma ou poucas espécies. Das espécies restantes, uma parte pode diminuir de abundância e desaparecer, outras podem ainda ficar sem variações apreciáveis. Considerando que não existam outros fatores influenciando, podemos fazer pelo menos três suposições sobre o experimento: (a) O nutriente adicionado estava em concentração limitante para as espécies que aumentaram; (b) O aumento da concentração do nutriente, tornou outro nutriente limitante para as espécies que não apresentaram crescimento (e.g. nos Grandes

Lagos (USA)) o s il cio se torna limitante para diatom ceas quando a concentra o de f sforo aumenta (SCHELKSE e STOERMER, 1971); (c) O aumento da concentra o de nutrientes, teve efeito inibit rio ou t xico sobre o grupo de esp cies que diminuiram de abund ncia. Este  ltimo caso pode ser distinguido do caso (b) pois se admite que haja uma diminui o da taxa metab lica, com conseq ente decl nio na taxa de crescimento da alga na concentra o t xica (BLACKMAN, 1905).

  importante ressaltar que, a maioria dos fatores limitantes para as esp cies do fitopl ncton provocam mudan as principalmente na taxa de crescimento (NAKANISHI e MONSI, 1976) e n o necessariamente na abund ncia final. Embora n o haja informa o do tempo de renova o da biomassa algal para corpos de  gua em regi o tropical, o valor de 4 dias para uma renova o total, encontrado para lagos temperados no ver o (TILZER, 1984), n o deve ser muito diferente, provavelmente, dos valores para a regi o tr pica, devido   maior intensidade da radia o solar nos tr picos. Admitindo o valor de 4 dias para ocorrer renova o de todo o fitopl ncton, em um experimento de enriquecimento de 5 dias, a abund ncia final n o vai refletir as condi oes iniciais do experimento. O uso de taxas de crescimento espec ficas, calculadas usando o modelo de crescimento exponencial como fez STOERMER et al., (1978), nos parece adequado. Assim, imaginemos o caso de uma esp cie de alga que aumentou de concentra o inicial  $N_0$  para a concentra o  $N$  depois de 24 horas, sua taxa de crescimento ser  dada pela express o:

$$r = (\log N_0 - \log N) / t$$

sendo  $t = 24$  horas. O uso de medidas de taxas de crescimento em intervalos pequenos de tempo (1 ou 2 dias), tem a vantagem adicional de detectar o efeito da diminui o da concentra o dos nutrientes no crescimento do fitopl ncton.

## DIMENSÃO DE ALGAS COMPETIDORAS E PREDACÃO SELETIVA

Existem suficientes evidências mostrando que as espécies fitoplanctônicas competem por nutrientes. Os estudos pioneiros neste sentido foram desenvolvidos por PATRICK et al., (1969) e PATRICK et al., (1975), utilizando espécies de diatomáceas. Uma ampla revisão de estudos recentes é apresentada por TILMAN, (1982). Os resultados destes estudos indicam, que o aumento da concentração de nutrientes, como ocorre nos experimentos de enriquecimento artificial, provocam alterações nas interações competitivas entre espécies (REIBESSELL, 1974). Dependendo das dimensões das espécies e da metodologia empregada, interpretações errôneas podem ocorrer. Suponha o caso de uma espécie A que tem vantagem competitiva sobre a espécie B, em meio com até 5  $\mu\text{g/l}$  de fósforo. O aumento da concentração de fósforo para 10  $\mu\text{g/l}$ , incrementará a população da espécie B, pelo deslocamento competitivo da espécie A. Admitindo ainda, que as duas espécies apresentem diferenças significativas nas dimensões, com a espécie A maior que B (relação semelhante à encontrada entre algas cianofíceas e algas verdes). Pode ocorrer diminuição significativa na biomassa ou clorofila total, levando à interpretação de que o fósforo não era limitante no sistema e o aumento da concentração teve efeito tóxico nas algas. Resultados semelhantes ao descrito acima foram encontrados por IBÁÑEZ (1987), que encontrou valores de concentração de clorofila, inferiores ao controle, em meios com tratamentos de nitrogênio e fósforo, embora, o número total de células tivesse aumentado (o aumento do número total de células em relação ao controle foi de 3 vezes). No entanto, a maior parte da concentração de clorofila total era dada por uma cianofícea, 17 vezes maior que a espécie de alga que aumentou com a aplicação dos nutrientes.

Nem sempre a competição entre espécies fitoplanctônicas é mediada pela disponibilidade de nutrientes. O papel da predação atuando para prevenir a competição já foi res-

saltado (CONNEL, 1975; LYNCH e SHAPIRO, 1981; PINTO COELHO, 1983; PORTER, 1973; PORTER, 1977). É muito provável que ocorra exclusão do zooplâncton nos recipientes utilizados para o experimento. Tratando-se de animais com motilidade e considerando que a coleta de água para o experimento é normalmente realizada com recipientes pequenos (menores que 5 litros), é pouco provável que o zooplâncton seja representado adequadamente. Podemos, portanto, esperar profundas modificações na composição e abundância de espécies fitoplanctônicas, apenas com a exclusão do zooplâncton (HENRY et al., 1983 e PINTO COELHO, 1983). Embora, alguns pesquisadores recomendem a exclusão do zooplâncton nos experimentos de enriquecimento (GERHART, e LIKENS, 1975), os resultados obtidos servem apenas para se entender aspectos da limitação de nutrientes para o fitoplâncton, livre da pressão de predação. São, portanto, de valor limitado para se entender a resposta do fitoplâncton ao enriquecimento em condições naturais, como ocorre freqüentemente no processo de eutrofização.

Um exemplo do tipo de problemas que pode ocorrer com a exclusão do zooplâncton em experimentos de enriquecimento, pode ser descrito utilizando o trabalho de IBAÑEZ (1987) no Lago Paranoá em Brasília. Em recipientes de dois litros de capacidade, foram adicionados nitrogênio e fósforo, em tratamentos simples e combinados, nas concentrações máximas normalmente encontradas no lago ( $100 - 143 \mu\text{g/l PO}_4$ ;  $1000 \mu\text{g/l NH}_4$ ). Os resultados, após 4 dias de incubação, mostraram uma diminuição de cinco vezes na abundância da espécie de cianofíceas *Raphidiopsis brookii* dominante no lago (c. 90% do número total de células) nos frascos controles. Por outro lado, as algas verdes (principalmente *Chlorella* sp.) aumentaram aproximadamente na mesma ordem de grandeza. Nos frascos que sofreram os tratamentos com nitrogênio e fósforo, o padrão já descrito nos frascos controles, tornou-se, mais acentuado. Resultando no desaparecimento da cianofíceas e aumento de 2.000 vezes na concentração de algas verdes. Estes resultados sugerem que as concentrações de nitrogênio e

fósforo nos tratamentos, foram tóxicas para a cianofícea e fortemente limitantes para as algas verdes. A comparação destes resultados com estudos anteriores no lago Paranoá, mostraram que em condições naturais a abundância da alga cianofícea não foi inferior a 15.000 ind./ml em pontos onde a concentração de nutrientes eram semelhantes aos tratamentos do experimento de Ibañez (GIANI, 1984). Com relação ao comportamento das algas verdes em condições naturais, não foram observados números similares aos obtidos nos tratamentos, mesmo onde a concentração de nutrientes foram maiores. Outros estudos no Lago Paranoá mostraram uma diminuição da espécie cianofícea e aumento de algas (principalmente *Chlorella* sp.) em tanques sem zooplâncton (PINTO COELHO, 1983). Isto indica que o zooplâncton pode estar atuando seletivamente sobre as algas verdes e assim permitindo o aumento da espécie de cianofícea, devido provavelmente a sua impalatabilidade. O domínio do lago por algas verdes pode ser esperado, uma vez que os altos valores na taxa N:P (aproximadamente 20:1) no lago favorece o desenvolvimento das algas verdes (TILMAN, 1982). Portanto, sem uma análise dos resultados deste experimento, à luz de um conhecimento prévio da estrutura e dinâmica do plâncton, chegaríamos à conclusão paradoxal de considerar um lago eutrófico como o Paranoá limitado por nitrogênio e fósforo.

#### LIMITAÇÃO DE NUTRIENTES E PRODUÇÃO PRIMÁRIA

Variações sazonais na produção primária nos ecossistemas aquáticos são acompanhadas de mudanças na composição e abundância das espécies fitoplanctônicas (LUND, 1965). Estas mudanças ocorrem em respostas a variação nos fatores limitantes, principalmente nutrientes (HUTCHINSON, 1973). Nos ecossistemas aquáticos existem suficientes evidências mostrando que as espécies fitoplanctônicas são limitadas por nutrientes, o que sugere que a competição deve ser intensa



(TILMAN, 1980).

No "Paradoxo do Plancton" HUTCHINSON (1961), mostra que a coexistência em um meio isotrópico como a água pode ocorrer pela, predação seletiva e variação temporal e espacial nos fatores ambientais. Recentemente, TILMAN (1980, 1982) mostrou que o fitoplâncton a coexistência é permitida pela concentração relativa entre nutrientes. Seus resultados podem ser melhor compreendidos através do estudo realizado com *Asterionella formosa* e *Cyclotella meneghiana* (TILMAN, 1976). Experimentalmente *A. formosa* era limitada por silicato quando a taxa Si/P era menor que 97, mas era limitada por fósforo em taxa Si/P maior que 97. Correspondentemente ocorria o mesmo com *C. meneghiana* para a taxa limite de 5,6. Em uma série de experimentos de competição, Tilman determinou que *A. formosa* excluía *C. meneghiana* em taxas maiores que 97, o contrário ocorria em taxas menores que 5,6. As duas espécies coexistiam nas taxas intermediárias entre 5,6 e 97. Resumidamente, quando as espécies foram limitadas por diferentes nutrientes (*A. formosa* por silicato e *C. meneghiana* por fósforo) elas coexistiam; mas quando limitadas pelo mesmo nutriente a espécie menos limitada era competitivamente dominante. Estes resultados foram corroborados em um levantamento de 78 lagos, onde a abundância relativa de ambas espécies estava correlacionada com a taxa Si/P (TILMAN e KILHAM, 1976). Nesta análise é admitido que existam apenas dois elementos limitantes (Si, P) na comunidade. Podemos imaginar a generalização desses resultados para as combinações dos 21 elementos consumidos pelas algas. TILMAN (1980) demonstra que quando ocorre enriquecimento por nutrientes, de modo que continuem limitantes para o mesmo conjunto de espécies, ocorre aumento na biomassa sem alterações na diversidade e abundância relativa das espécies. Por outro lado, se o enriquecimento for apenas com um dos nutrientes limitantes, ocorrerá um aumento das espécies limitadas pelo nutriente. O processo levará ao aumento da dominância e diminuição da diversidade. Assim estaremos determinando a limitação de nutrientes

para uma ou poucas espécies e não para a comunidade como um todo. Normalmente, resultados de experimentos de enriquecimento são aplicados para o fitoplâncton como um todo (GERHART e LIKENS, 1975; THOMAS, 1969). Isto ocorre principalmente, pela análise de respostas baseadas em características integradoras da comunidade fitoplanctônica ( $^{14}\text{C}$ , biomassa, número total de células e concentração de clorofila). A reinterpretação dos resultados de alguns destes trabalhos mostra que a resposta ao enriquecimento é decorrente do desenvolvimento de poucas espécies de algas, para as quais, a concentração do nutriente adicionado era limitante.

Sendo a produção primária resultado do somatório da produção individual de cada espécie, a limitação de nutrientes para a produção da comunidade fitoplanctônica pode ser definida, como a proporção de nutrientes a ser acrescentada, para ocorrer incrementos semelhantes na taxa de crescimento ( $r$ ) das diferentes espécies. Convém distinguir entre a limitação de nutrientes para uma ou poucas espécies, da limitação de nutrientes para a comunidade. Portanto, a limitação por nutrientes para a comunidade fitoplanctônica pode ser determinada por qualquer uma das características já mencionadas, desde que a distribuição de abundância e diversidade de espécies seja a mesma entre controle e tratamentos, considerando-se que não existam outros fatores influenciando (ex. predação). Deve-se admitir, no entanto, que pequenas diferenças podem ocorrer entre tratamento e controle, por limitações metodológicas e efeitos de amostragem. A comparação, nestes casos, deve ser feita utilizando-se testes estatísticos, como o Qui-Quadrado, para independência na proporção de abundância entre controle e tratamento. Diferenças na diversidade entre controle e tratamentos também podem ser testados estatisticamente (BROWER e ZAR, 1984).

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

É inegável a importância dos experimentos de enriquecimento artificial no estudo dos ecossistemas aquáticos. No entanto, o delineamento experimental precisa ser cuidadosamente planejado, considerando a influência da estrutura da comunidade planctônica. O emprego deste tipo de metodologia na avaliação do impacto sobre ecossistemas aquáticos (ex. efeito de efluentes urbanos ou industriais), requer poucos cuidados e modificações neste tipo de experimento. Por outro lado, o uso de experimentos de enriquecimento para avaliar a limitação por nutrientes para a produção primária necessita de cuidados bem maiores. É para esta última aplicação, a maior parte das sugestões apresentadas neste trabalho. As sugestões ao uso do método de enriquecimento artificial podem ser divididas em conceituais e experimentais. No primeiro caso podemos enumerar:

- 1) Distinguir entre limitação de nutrientes para espécies de limitação de nutrientes para comunidades.
- 2) Considerar como limitada em nutrientes a comunidade que sofrer incremento na produtividade ( $^{14}\text{C}$ , biomassa, número total de células, concentração de clorofila), desde que seja mantida a mesma distribuição na abundância de espécies e diversidade em comparação com o controle.

As sugestões experimentais são as seguintes:

- 1) Aumentar consideravelmente o tamanho dos recipientes que sofrerão tratamentos nos experimentos. Isto minimizaria os efeitos de representação inadequada das proporções de espécies fito e zooplanctônicas, devido à maior probabilidade do acaso ocorrer em pequenas amostras.
- 2) Medir a taxa de crescimento exponencial ( $r$ ) em intervalos pequenos de tempo (1 a 2 dias), no lugar da abundância final.

- 3) Considerar o papel da predação pelo zooplâncton no desenho experimental.

#### REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARMSTRONG, R.A. Prey species replacement along a gradient of nutrient enrichment: a graphical approach. *Ecology*, 60: 76-84, 1979.
- BARLOW, J.P.; SCHAFFNER, W.R.; DeNOYELLES JR., F.; PETERSON, B.J. Continuous flow nutrient bioassays with natural phytoplankton populations. In: GLASS, G., ed. *Bioassay techniques and environmental chemistry*. s.l.p. Ann Arbor, 1973. p. 299-319.
- BLACKMAN, F.F. Optima and limiting factors. *Ann. Bot.*, 19: 281-95, 1905.
- BROWER, J.E. & ZAR, J.H. *Field & laboratory methods for general ecology*. 2 ed. Dubuke, Wm. C. Brown Publishes, 1984.
- CHU, S.P. The influence of the mineral composition of the medium on the growth of planktonic algae. Part II. The influence of the concentration of inorganic nitrogen and phosphate phosphorus. *J. Ecol.*, 31: 8-148, 1943.
- CONNE, J.H. Some mechanisms producing structure in natural communities. In: CODY, M.L. & DIAMOND, J.M., eds. *Ecology and evolution of communities*. Belknap, Cambridge, Harvard University Press, 1975. 460-90.
- GERHART, D.Z. & LIKENS, G.E. Enrichment experiments for determining nutrient limitation: four methods compared. *Limnol. Oceanogr.*, 20: 649-53, 1975.
- GIANI, A. Distribuição horizontal do fitoplâncton e zoo-

- plâncton no lago Paranoá, Brasília, DF, Brasil. Brasília, UnB, 1984. (Dissertação)
- GRENNY, W.J.; BELLA, D.A.; CURL JR., H.C. A theoretical approach to interspecific competition in phytoplankton communities. *Am. Nat.*, 107: 405-25, 1973.
- HENRY, R.; TUNDISI, J.G.; CURI, P.R. Fertilidade potencial em ecossistemas aquáticos: estimativa através de experimentos de eutrofização artificial. *Ci. e Cult.*, 36: 789-804, 1983.
- HUTCHINSON, G.E. The paradox of the plankton. *Am. Nat.*, 95: 137-45, 1961.
- \_\_\_\_\_. Eutrophication. *Am. Scient.*, 61: 269-79, 1973.
- IBAÑEZ, M.S.R.; NAKANISHI, M.; TEZUKA, Y. The effect of nutrient enrichment on the natural phytoplankton community of lake Biwa maintained in glass bottles. *Jap. J. Limnol.*, 45: 231-9, 1984.
- IBAÑEZ, M.S.R. Response to artificial enrichment with ammonia and phosphate of phytoplankton from Lake Paranoá (Brasília, D.F.). *Rev. Bras. Biol.* (nó prelo)
- JORDAN, R.A. & BENDER, M.E. Stimulation of phytoplankton growth by mixtures of phosphate, nitrate and organic chelators. *Water Res.*, 7: 189-95, 1973.
- LYNCH, M. & SHAPIRO, J. Predation, enrichment, and phytoplankton community structure. *Limnol. Oceanogr.*, 26: 86-102, 1981.
- LUND, J.W.G. The ecology of freshwater phytoplankton. *Biol. Rev.*, 40: 231-93, 1965.
- MCCOMBIE, A.M. Factors influencing the growth of phytoplankton. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 10: 253-82, 1953.

- NAKANISHI, M. & MONSI, M. Factors that control the species composition of freshwater phytoplankton, with special attention to nutrient concentration. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 61: 439-70, 1976.
- O'BRIEN, W.J. Limiting factors in phytoplankton algae; their meaning and measurement. *Science*, 178: 616-67, 1972.
- PATRICK, R.; CRUM, B.; COLES, J. Temperature and manganese as determining factors in the presence of diatom or blue-green algal floras in streams. *Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)* 64: 427-78, 1969.
- PATRICK, R. Stream communities. In: CODY, M.L. & DIAMOND, J.M., eds. *Ecology and evolution of communities*. Belknap, Cambridge, Harvard University Press, 1975. p. 445-59.
- PETERSEN, R. The paradox of the plankton: an equilibrium hypothesis. *Am. Nat.*, 109: 35-49, 1975.
- PINTO COELHO, R.M. *Efeitos do zooplâncton na composição qualitativa e quantitativa do fitoplâncton no lago Paranoá, Brasília, DF. Brasil.* Brasília, UnB, 1983. (Dissertação)
- PORTER, K.G. Selective grazing and differential digestion of algae by zooplankton. *Nature*, 244: 179-80, 1973.
- \_\_\_\_\_. The plant-animal interface in freshwater ecosystems. *Am. Scient.*, 65: 159-70, 1977.
- REIBESSELL, J.F. Paradox of enrichment in competitive systems. *Ecology*, 55: 183-7, 1974.
- SCHELSKE, C.L. & STOERMER, E.F. Eutrophication, silica and predicted changes in algal quality in Lake Michigan. *Science*, 173: 423-4, 1971.
- SCHINDLER, D.W. Carbon, nitrogen, and phosphorus and the

- eutrophication of freshwater lakes. *J. Phycol.*, 7: 321-9, 1971.
- STOERMER, F.E.; KADEWSKI, B.G.; SCHELSKE, C.L. Population responses of Lake Michigan phytoplankton to nitrogen and phosphorus enrichment. *Hidrobiologia*, 57: 249-65, 1978.
- THOMAS, W.H. Phytoplankton nutrient enrichment experiments off Baja California and in the Eastern Equatorial Pacific Ocean. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 26: 1133-45, 1969.
- TILMAN, D. Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach. *Ecology*, 58: 338-48, 1977.
- \_\_\_\_\_. Resources: a graphical-mechanistic approach to competition and predation. *Am. Nat.*, 118: 363-93, 1980.
- \_\_\_\_\_. *Resource competition and community structure*. Princeton, Princeton University Press, 1982.
- TILMAN, D. & KILHAM, S. Phosphate and silicate growth and uptake kinetics of diatoms. *Asterionella formosa* and *Cyclotella meneghiana* in batch and semicontinuous culture. *J. Phycol.*, 12: 375-83, 1976.
- TILMAN, D. Ecological competition between algae: experimental confirmation of resource-based competition teohey. *Science*, 192: 463-5, 1976.
- TILZER, M.M. Estimation of phytoplankton loss rates from daily photosynthetic and observed biomass changes in Lake Constance. *J. Plank. Res.*, 6: 309-24, 1984.

#### AGRADECIMENTOS

A Ivan Schiavini da Silva, Ricardo Barbieri e Vera Huszar pela leitura crítica da primeira versão do manus-

crito. A Ricardo M. Pinto-Coelho e Alessandra Giani pelas va  
liasas sugestões para melhorar este trabalho.

**ENDEREÇO DOS AUTORES**

**HENRIQUES, R.P.B. e IBÁÑEZ, M.S.R.**  
Universidade Federal do Maranhão  
Departamento de Biologia  
Largo dos Amores, 21  
65000 São Luís - MA