

# Nutrientes

IOB-127 Fitoplâncton e Produção Primária

Profa. Sônia M. F. Giancesella

# Fatores que afetam a PP: nutrientes

- Que são nutrientes?
- Julius von Liebig → Lei dos Mínimos (agricultura):
- “A produção primária é limitada pelo nutriente que é totalmente absorvido primeiro”
- Nutrientes → fatores limitantes para a produtividade primária;

# Nutrientes:

- Quem são?
- Elementos nutrientes essenciais para o crescimento do fitoplâncton:
  - C, H, O, N, P, Mg, Cu, Mn, Zn, Mo, K, S, Ca, Fe, Co, Mo, Se, Ni, Cd, Cu, e mais alguns.
- Os principais: N e P
- Fe (cerca de 40% do oceano)
- Si → diatomáceas e silicoflagelados;

Como foram identificadas as necessidades?  
Características químicas oceanográficas  
associadas à produtividade

Bioensaios algais->Meios de Cultura:  
Além destas substâncias inorgânicas,  
algumas vitaminas são necessárias :

Vitamina B12, tiamina e biotina

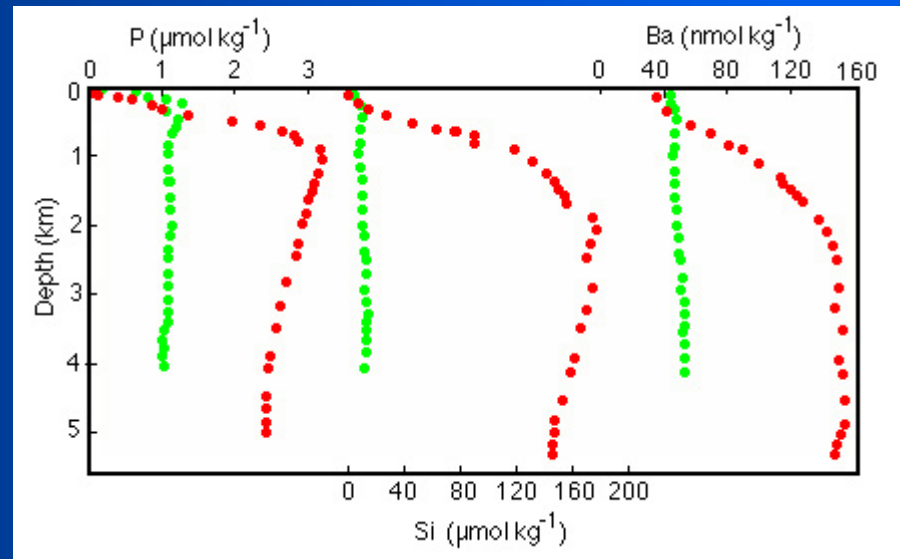
# Nutrientes:

Porque N, P, Fe e Si são os principais?

- C, H, O, Na, K, S, Ca, Mg, etc → necessários em grande Q mas grande disponibilidade
- Zn, Co, Mo, Mn, Se, Ni, Cd, Cu, e mais alguns → necessários em mínimas Qs, sempre disponíveis.
- N, P, Fe e Si podem se tornar limitantes
- Macronutrientes: N, P e Si
- Micronutriente : Fe

# Nutrientes:

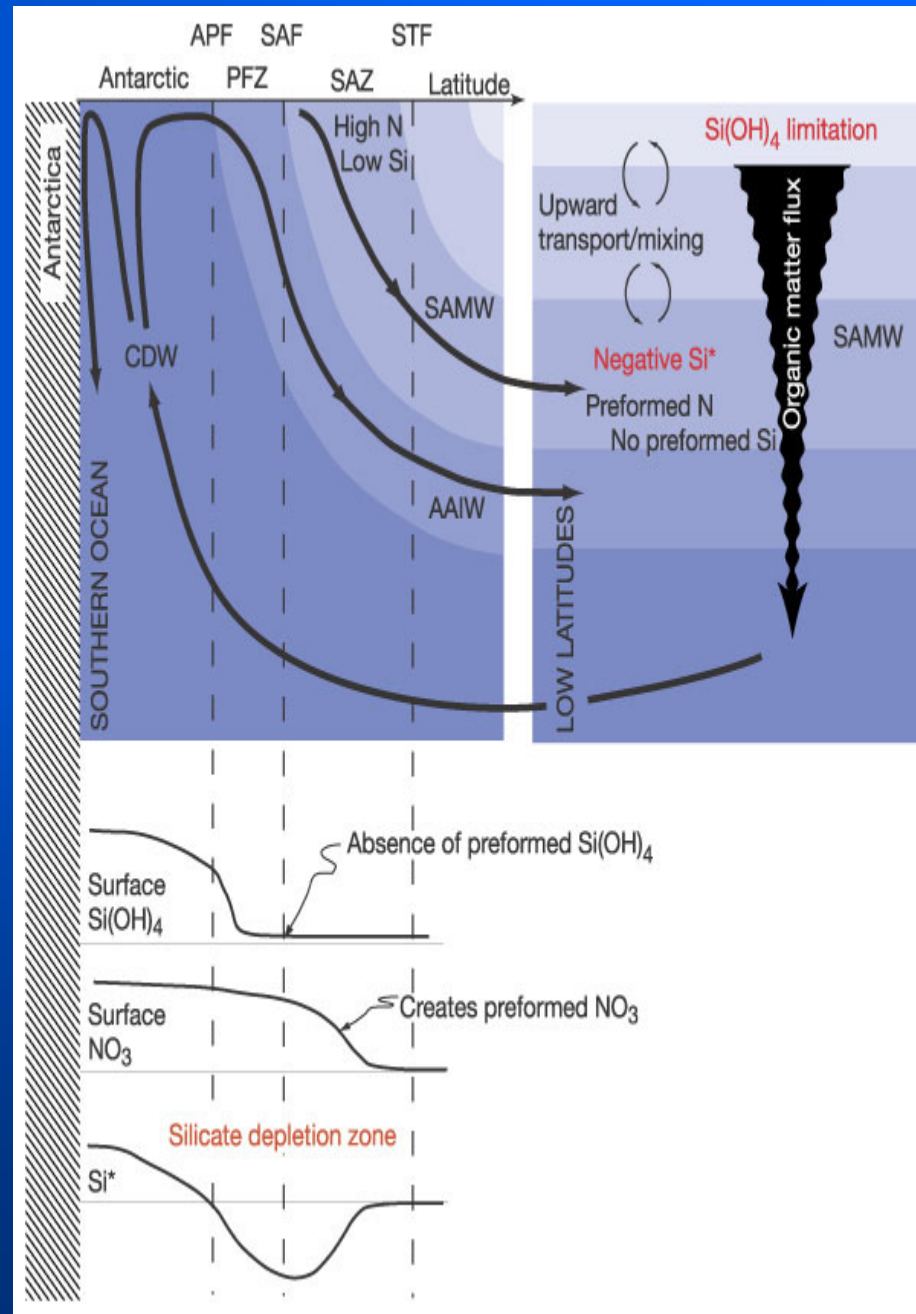
Distribuição -> Afetam e são afetados pela atividade biológica



Superfície: absorção biológica.

Concentração de P, Si (vermelho) e Ba (verde):  
conceito de elementos não conservativos

- A bomba biológica retira nutrientes para fora das águas superficiais e exporta-os para regiões abaixo da termoclina e águas profundas.
- Se não houver um caminho de retorno dos nutrientes a partir das águas profundas, a bomba biológica se extinguiria pela depleção completa de nutrientes das águas superficiais e a PP desapareceria.
- Sarmiento et al, 2004 → traçaram caminho de retorno



# Perfis Verticais

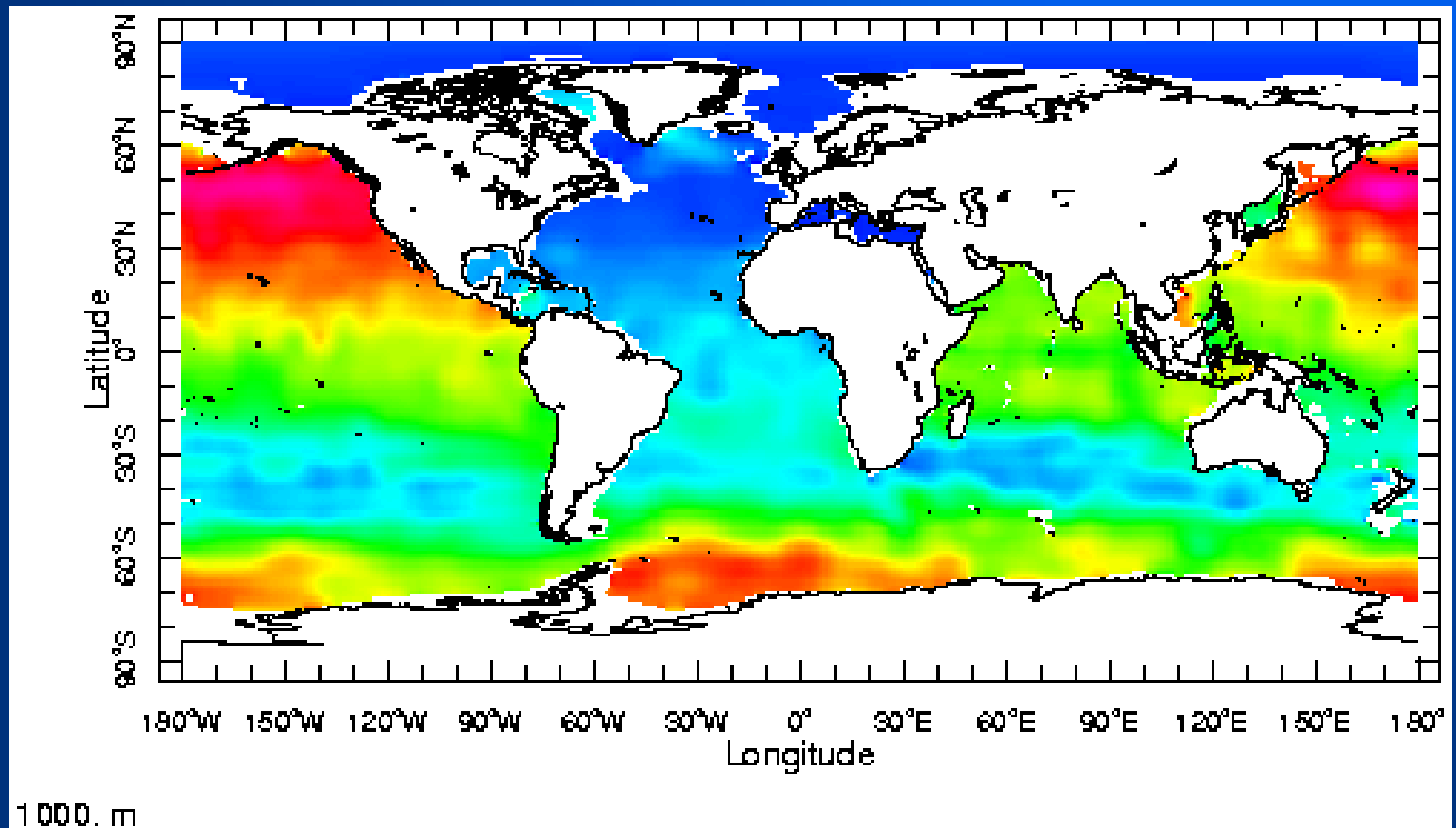
- Afunda como MOP e sofre re-mineralização na coluna d'água à medida que a MOP é consumida pelas bactérias.
- Concentração mais elevada nas águas abaixo da Zeu
- Partes duras são regeneradas mais fundo na coluna d'água do que partes moles (partes orgânicas)
- → desbalanço vertical nas razões de nutrientes.



- Distribuição inter-oceano →
- À medida que MOP afunda no oceano e é re-mineralizado e ao longo do cinturão de convecção entre os Oceanos Atlântico, Índico e Pacífico.



- Pacífico contém concentrações mais altas nas águas profundas do que o Oceano Atlântico.

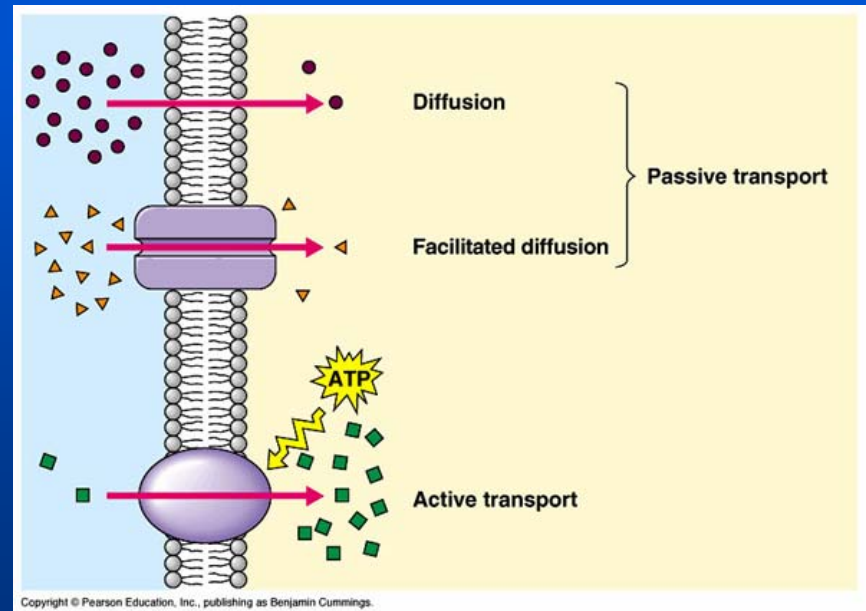


Além disso:

Cada espécie de microalga responde diferente em respeito às concentrações de nutrientes limitantes:

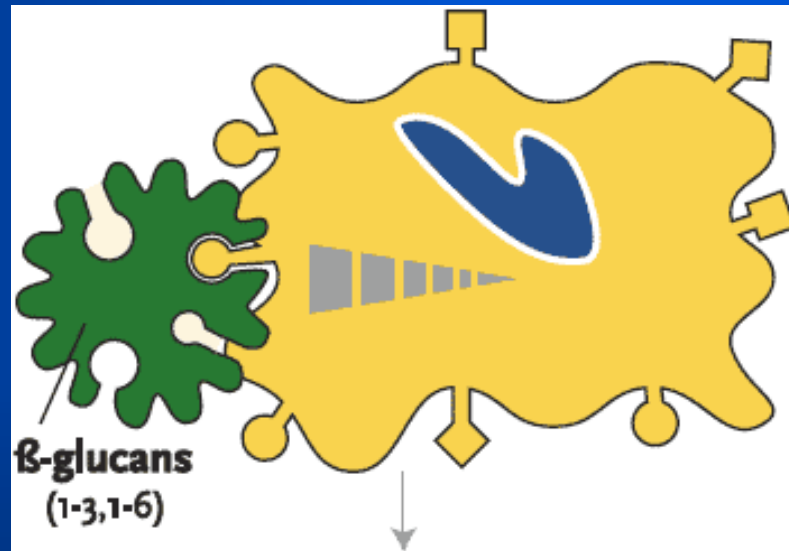
→ cada uma tem uma taxa de crescimento máxima sob determinada concentração.

- Classificados como **MACRO** ou **MICRO**.
- Por que?
- dependendo das necessidades relativas.
- Como são adquiridos?
- Em geral→  
reações de transporte  
de membrana específicas.

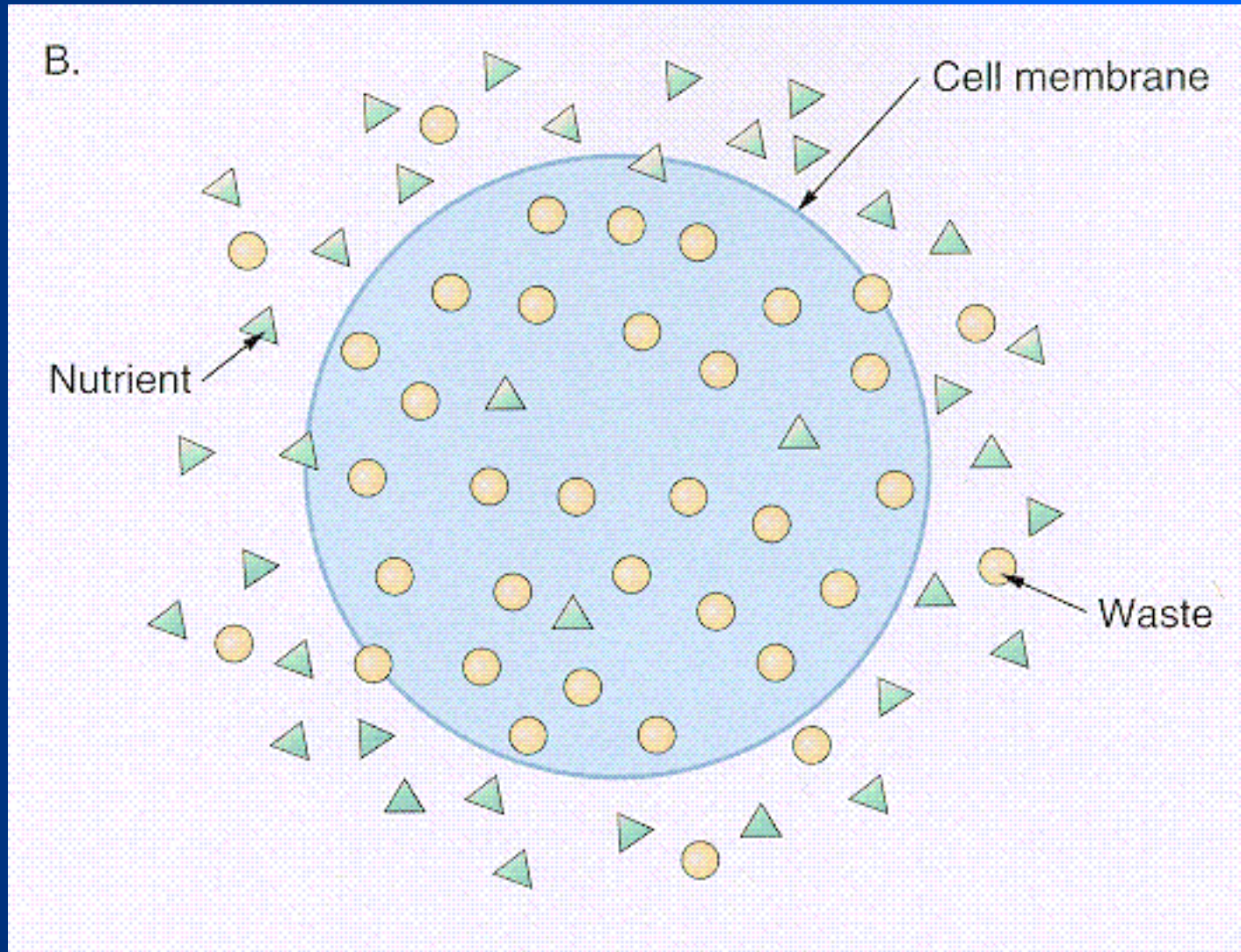


- Exceção: mixotróficos

adquirem parte de seus nutrientes das partículas que ingerem.



Alguns poucos nutrientes (p. ex. amônia,  $N_2$ ,  $O_2$ ,  $CO_2$ )  
absorção por difusão



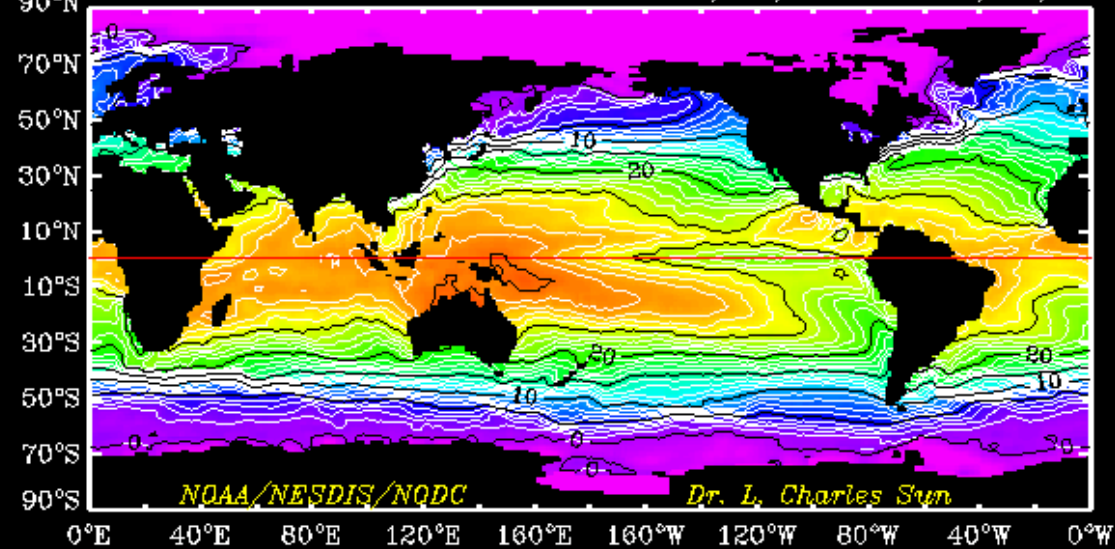
- Importância ecológica dos nutrientes:
- Historicamente conhecido: variação espacial da produção pesqueira
- Início Sec. XX → primeiras expedições medindo nutrientes:  $\text{PO}_4$  (método de Atkins, 1929). Depois também  $\text{NO}_3$ .

# Assim:

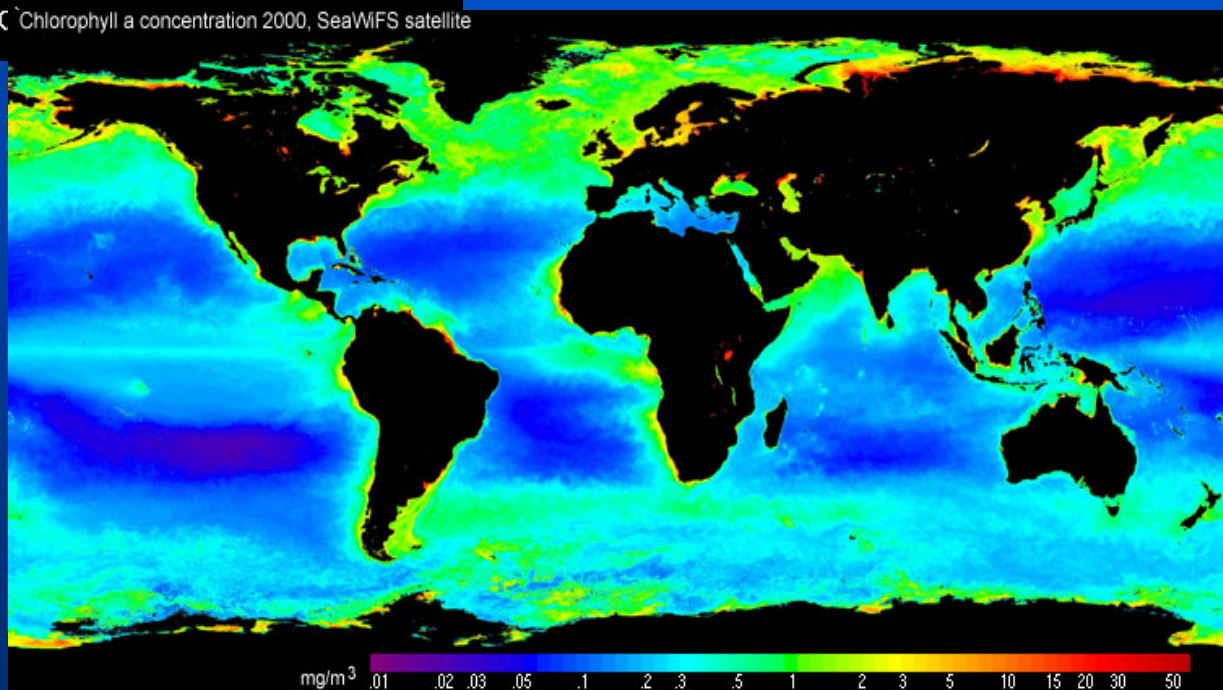
- *Regiões oligotróficas:*
  - baixa [nutrientes] essenciais e baixa produtividade pesqueira
- *Águas eutróficas:*
  - Alta [nutrientes], alta densidade de fitoplâncton, alta produção pesqueira
- *Águas mesotróficas:*
  - entre os dois extremos



MONTHLY-AVERAGED SST VALID 2000/01/01 - 2000/01/31



TEMPERATURE(°C) Chlorophyll a concentration 2000, SeaWiFS satellite



# Concentrações e espécies químicas

- Formas químicas dos nutrientes no oceano:
  - Dissolvido e particulado
  - Orgânico e inorgânico

Nitrogênio:

- importante constituinte estrutural: proteínas

# Nutrient Concentrations

TABLE I. Major Nitrogen Species in the Sea<sup>a</sup>

| Species                                  | Surface<br>oceanic<br>(0-100 m) | Deep<br>oceanic<br>(>100 m) | Coastal  | Estuarine |
|------------------------------------------|---------------------------------|-----------------------------|----------|-----------|
| Nitrogen gas (N <sub>2</sub> )           | 800                             | 1150                        | 700-1100 | 700-1100  |
| Nitrate (NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> )  | 0.2                             | 35                          | 0-30     | 0-350     |
| Nitrate (NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> )  | 0.1                             | <0.1                        | 0-2      | 0-30      |
| Ammonium (NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> ) | <0.5                            | <0.1                        | 0-25     | 0-600     |
| Dissolved organic N                      | 5                               | 3                           | 3-10     | 5-150     |
| Particulate<br>organic N                 | 0.4                             | <0.1                        | 0.1-2    | 1-100     |

<sup>a</sup>Approximate average values are given for oceanic waters and appropriate ranges are given for coastal and estuarine waters. All values are listed in microgram-atoms nitrogen per liter ( $\mu\text{g}\cdot\text{atom N liter}^{-1}$ ).

Formas preferenciais de absorção: NH<sub>4</sub>, NO<sub>3</sub>, NO<sub>2</sub>

Cianobactérias:N<sub>2</sub>

EX: formas orgânicas de Nitrogênio no oceano

Aminoácidos livres

Aminoácidos combinados

Creatina

Uréia

Vitaminas

Adenosina monofosfato

DNA

Não são formas preferenciais para assimilação pelo fito

Importantes para bactérias → ciclagem do N

# EX: formas orgânicas de Nitrogênio no oceano

## Dissolved Organic and Inorganic Nitrogen

TABLE III. Dissolved Organic Nitrogen Values for Oceanic Waters<sup>a</sup>

| <i>Compound</i>                  | <i>(Range: <math>\mu\text{g} \cdot \text{atom N liter}^{-1}</math>)</i> |
|----------------------------------|-------------------------------------------------------------------------|
| Total dissolved organic nitrogen | 3-7                                                                     |
| Free amino acids                 | 0.05-0.5                                                                |
| Combined amino acids             | 0.15-1.5                                                                |
| Creatine                         | 0.05-0.2                                                                |
| Urea                             | 0.1-1.0                                                                 |
| Vitamins                         | <0.01                                                                   |
| Adenosine monophosphate          | <0.01                                                                   |
| DNA                              | 0.1-0.3                                                                 |

<sup>a</sup>Reported values are given as ranges, sources are given in the text.

## Fósforo:

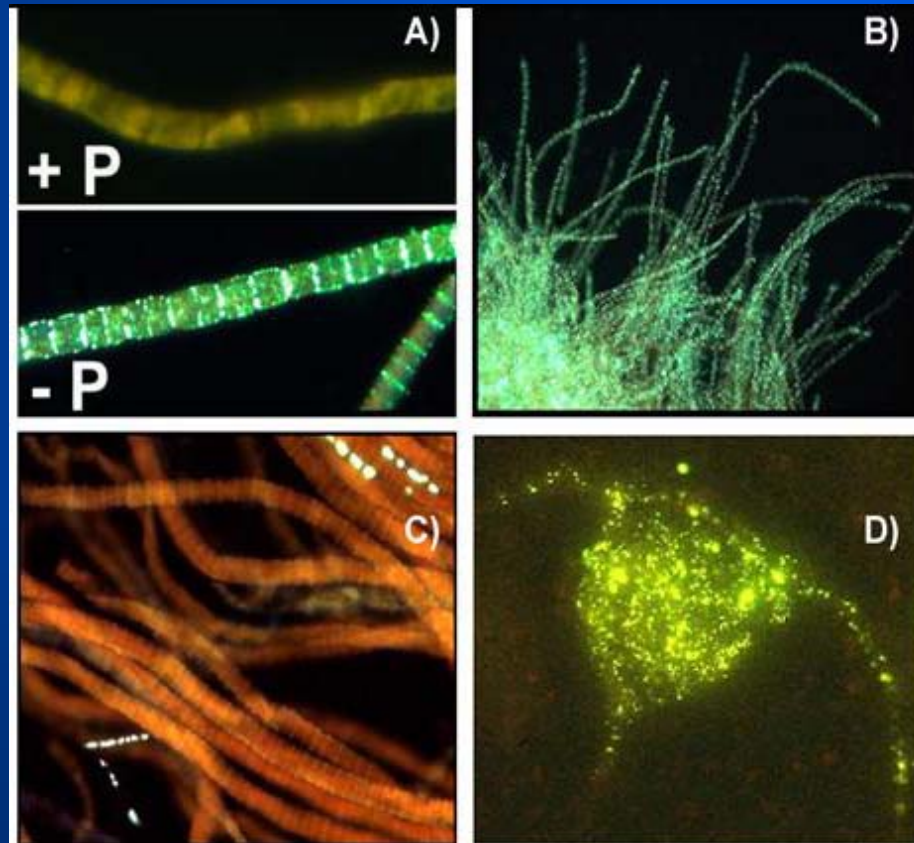
- Importante nas reações que requerem energia no interior das células dos organismos vivos
- Principais formas:
  - Ortofosfato dissolvido ( $\text{PO}_4$ )
  - Fósforo orgânico dissolvido  
forma preferencial  $\rightarrow$  ortofosfato
- Orgânico dissolvido e particulado também importantes em função da rápida reciclagem

## Fosfato orgânico no oceano

- Importante: plâncton (incluindo zooplâncton) excreta diariamente o equivalente ao seu conteúdo total de P (ciclagem diária na camada de mistura).
- P excretado: forma orgânica dissolvida e inorgânica dissolvida, quase 1/2 a 1/2.
- P: turn-over rápido graças à atividade da fosfatase alcalina no fitoplâncton.
- Fosfatase alcalina: transforma fósforo orgânico em ortofosfato permitindo sua assimilação.

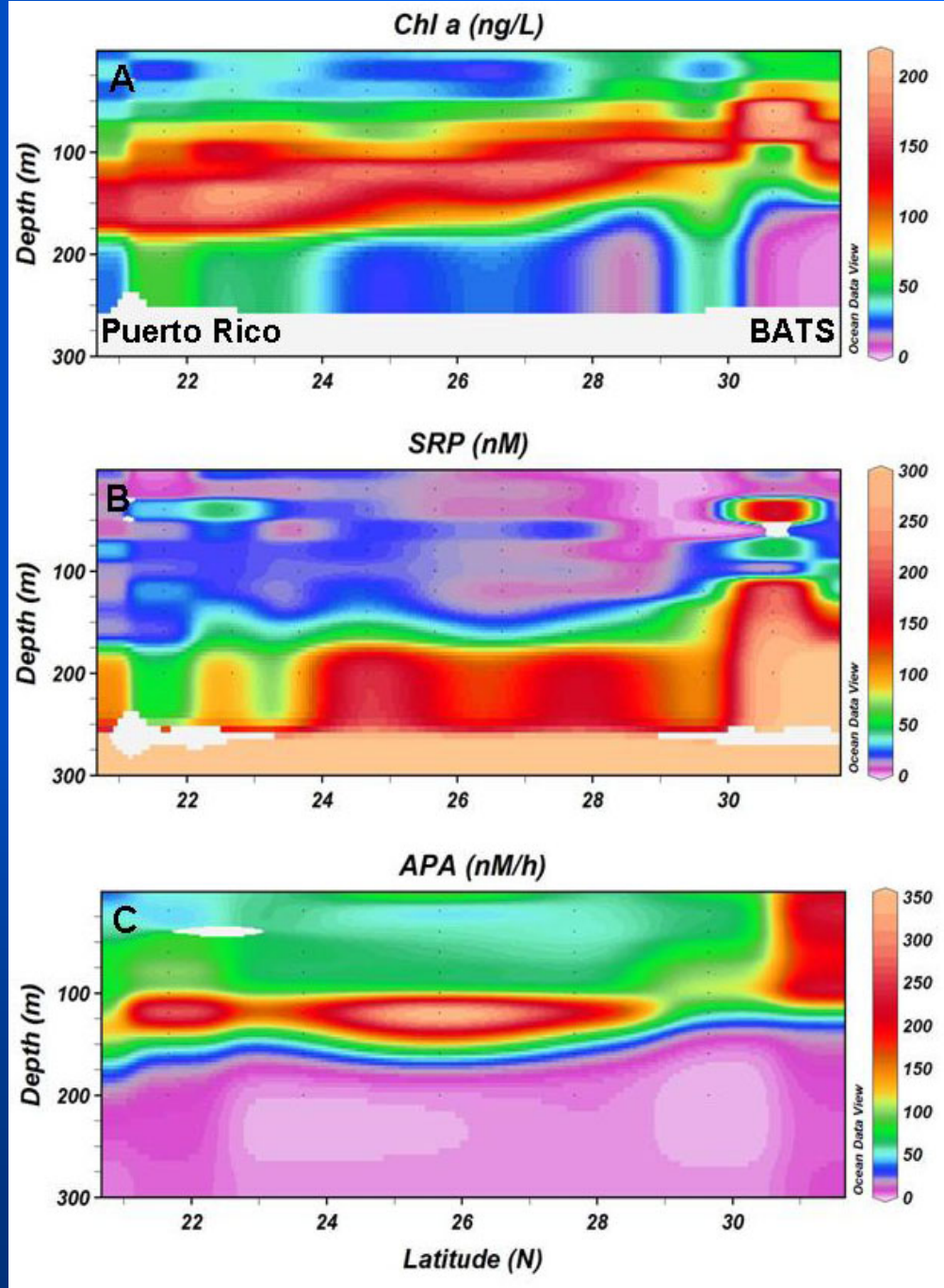


- Fósforo orgânico pode ser assimilado em situações de baixas concentrações de fósforo inorgânico dissolvido.
- Atividade da fosfatase alcalina mostrada com indicadores fluorescentes



Perfis com Cl-*a*,  
fósforo solúvel  
reativo e atividade  
de fosfatase alcalina

[www.bbsr.edu/Labs/pel/Research\\_DOP.html](http://www.bbsr.edu/Labs/pel/Research%20Pages/Research_DOP.html)



## Chemical Partitioning of P

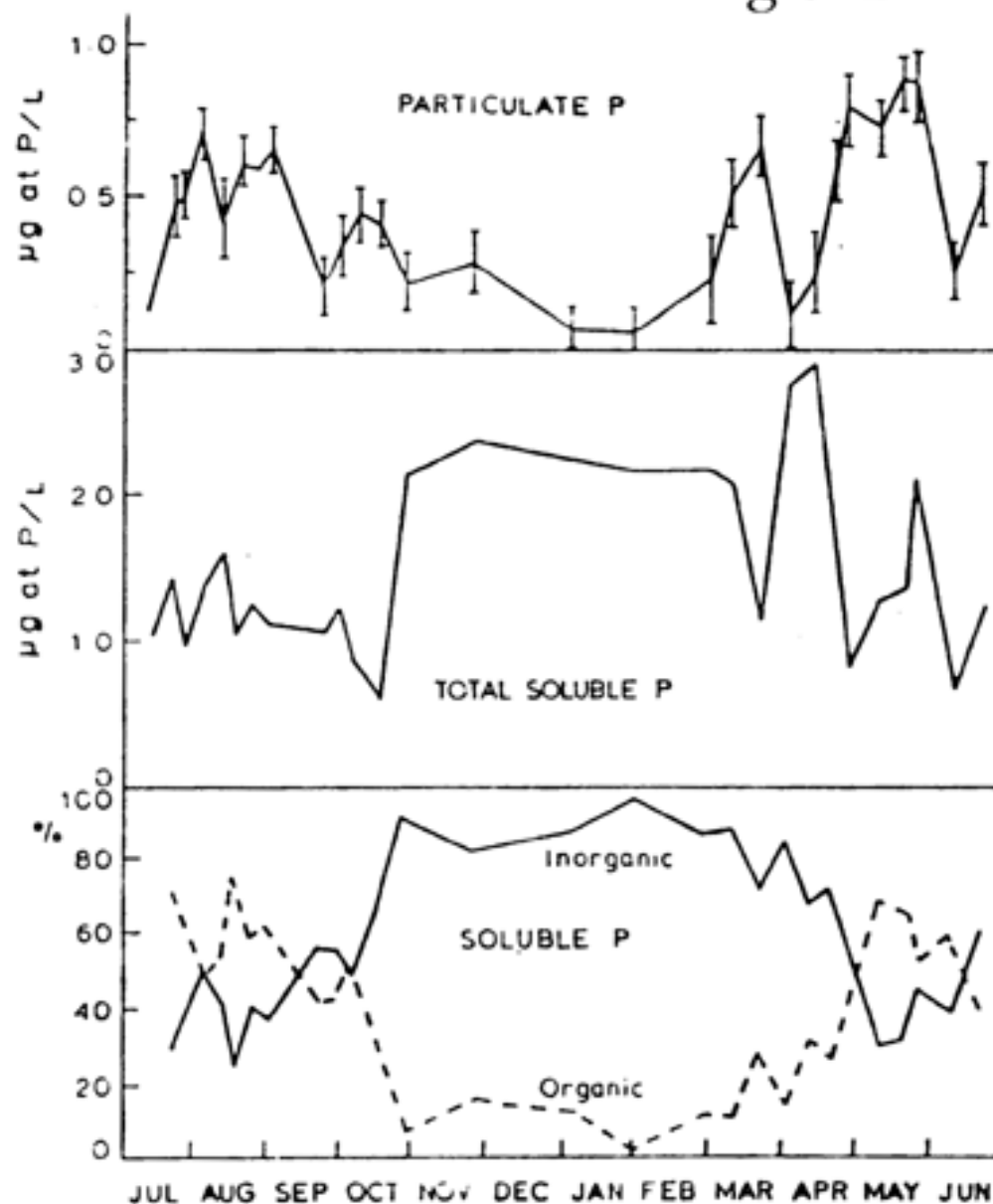


FIG. 21. Annual variations in the presence of three forms of phosphorus in a coastal environment, Departure Bay, British Columbia (redrawn from Strickland and Austin, 1960).

# Espécies químicas mais utilizadas pelo fito

- Principais formas inorgânicas dissolvidas:

- N:  $\text{NO}_3^{--}$ ,  $\text{NO}_2^-$ ,  $\text{NH}_4^-$

- P:  $\text{PO}_4^{---}$

- Si :  $\text{SiO}_2(\text{OH})_2^{--}$

$\text{SiO}(\text{OH})_3^-$

$\text{Si}(\text{OH})_4$

- Metais traço:

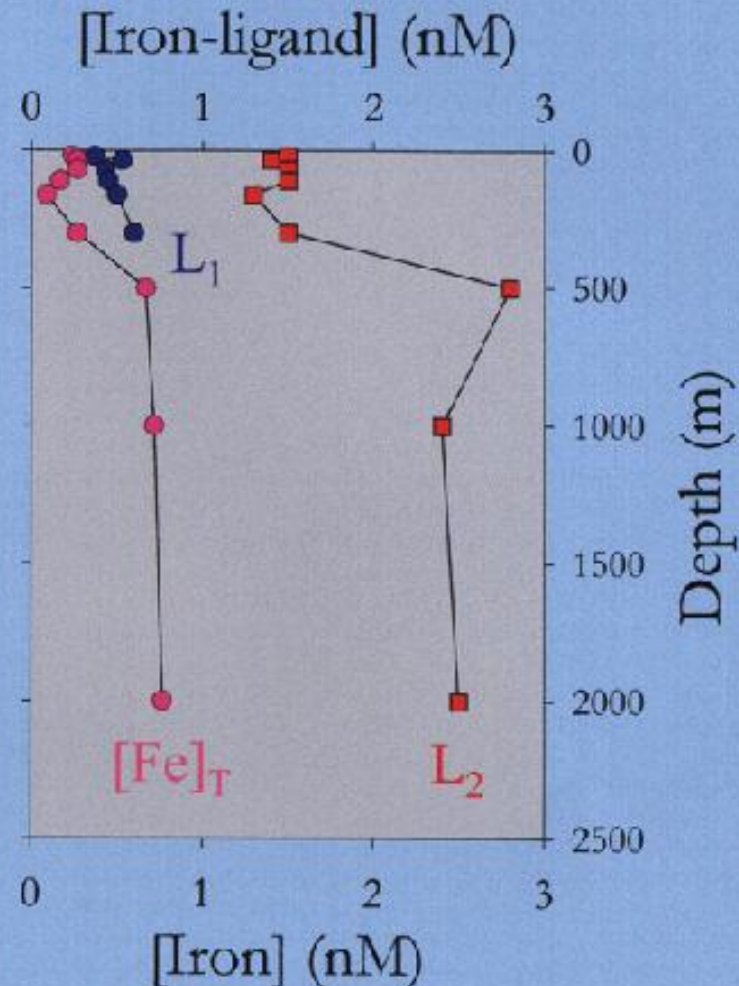
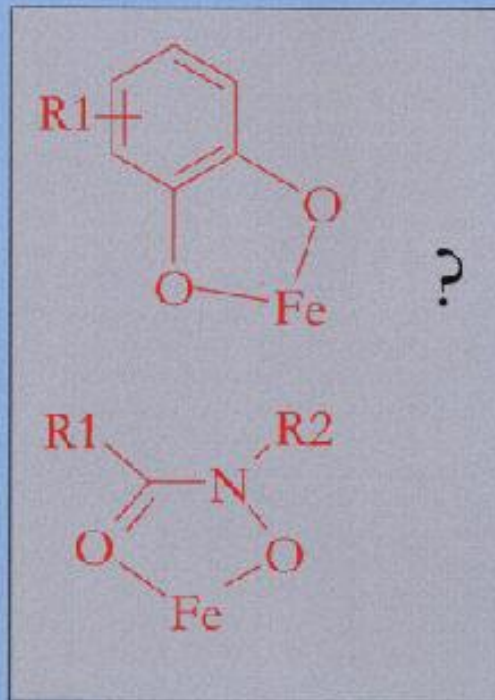
- quase exclusivamente ligados à MOD (ligantes ou quelantes);

- tanto tóxicos quanto essenciais p/ o crescimento.



# Fe quelado à MO, Distribuição vertical de quelantes e quelantes+Fe

## Oceanic [Fe(III)-chelator]



Origem da limitação por Fe:

Organismos primitivamente em ambiente anaeróbico, com disponibilidade de Fe → desenvolvimento de vias metabólicas com uso do Fe.

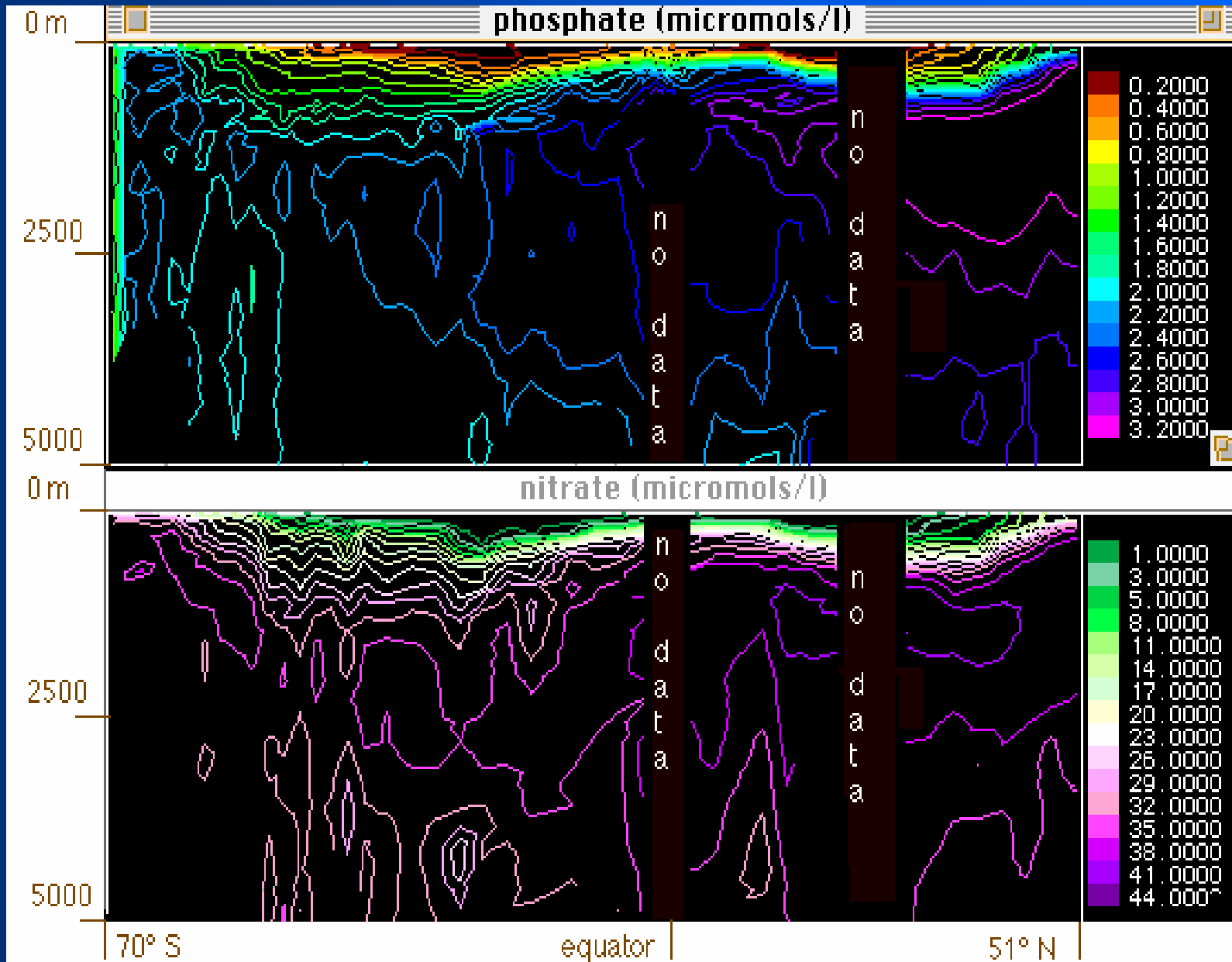
Após fotossíntese aeróbica → oxidação do Fe disponível (red beds) e limitação por Fe

# Concentrações e espécies químicas

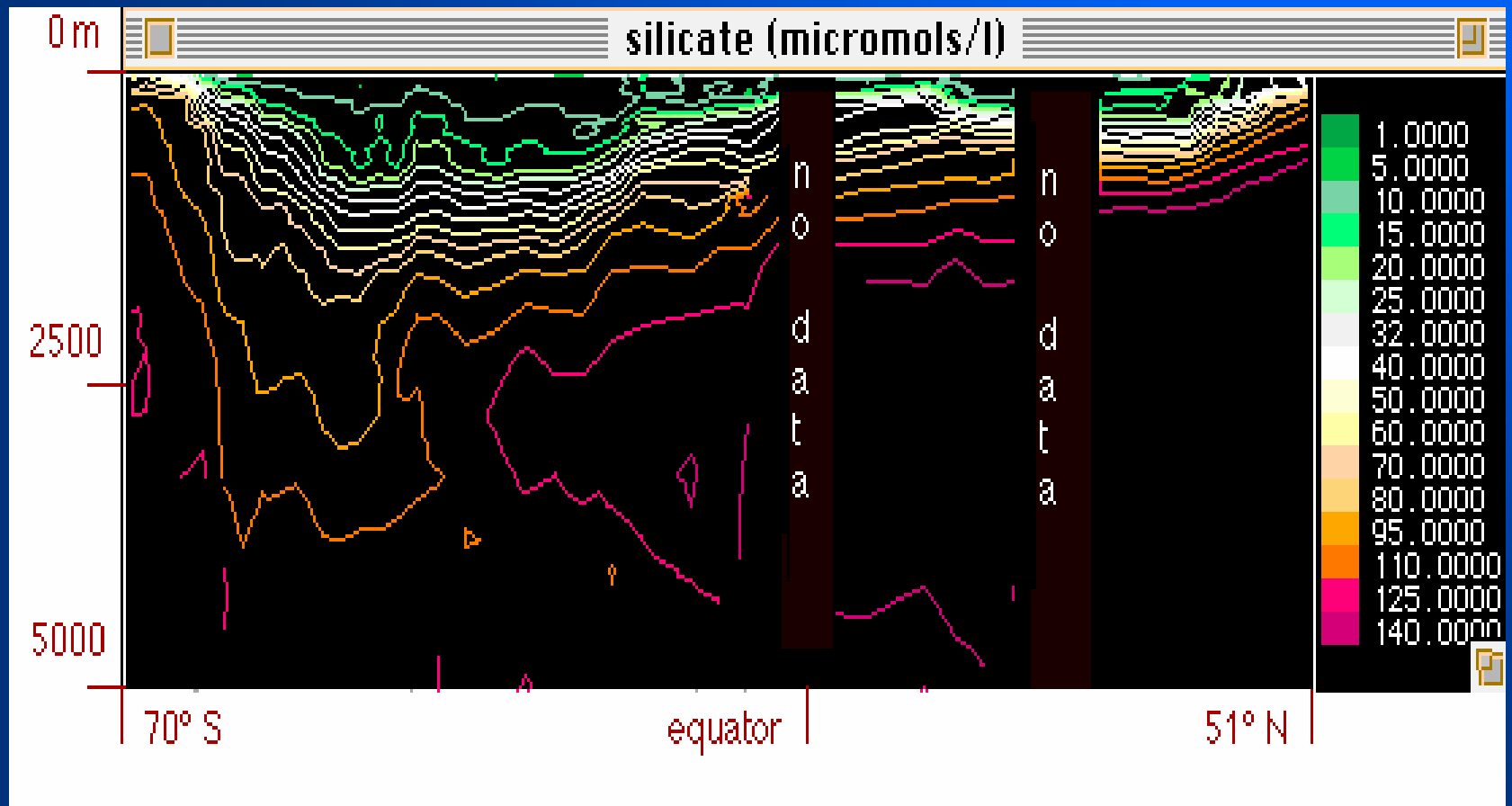
- [Macronutrientes] = micromolar
- [Micronutrientes] = nanomolar
- [elementos traço] = picomolar
- Águas costeiras e águas profundas → + ricas em nutrientes
- Águas de superfície nos giros do oceano → + pobres.

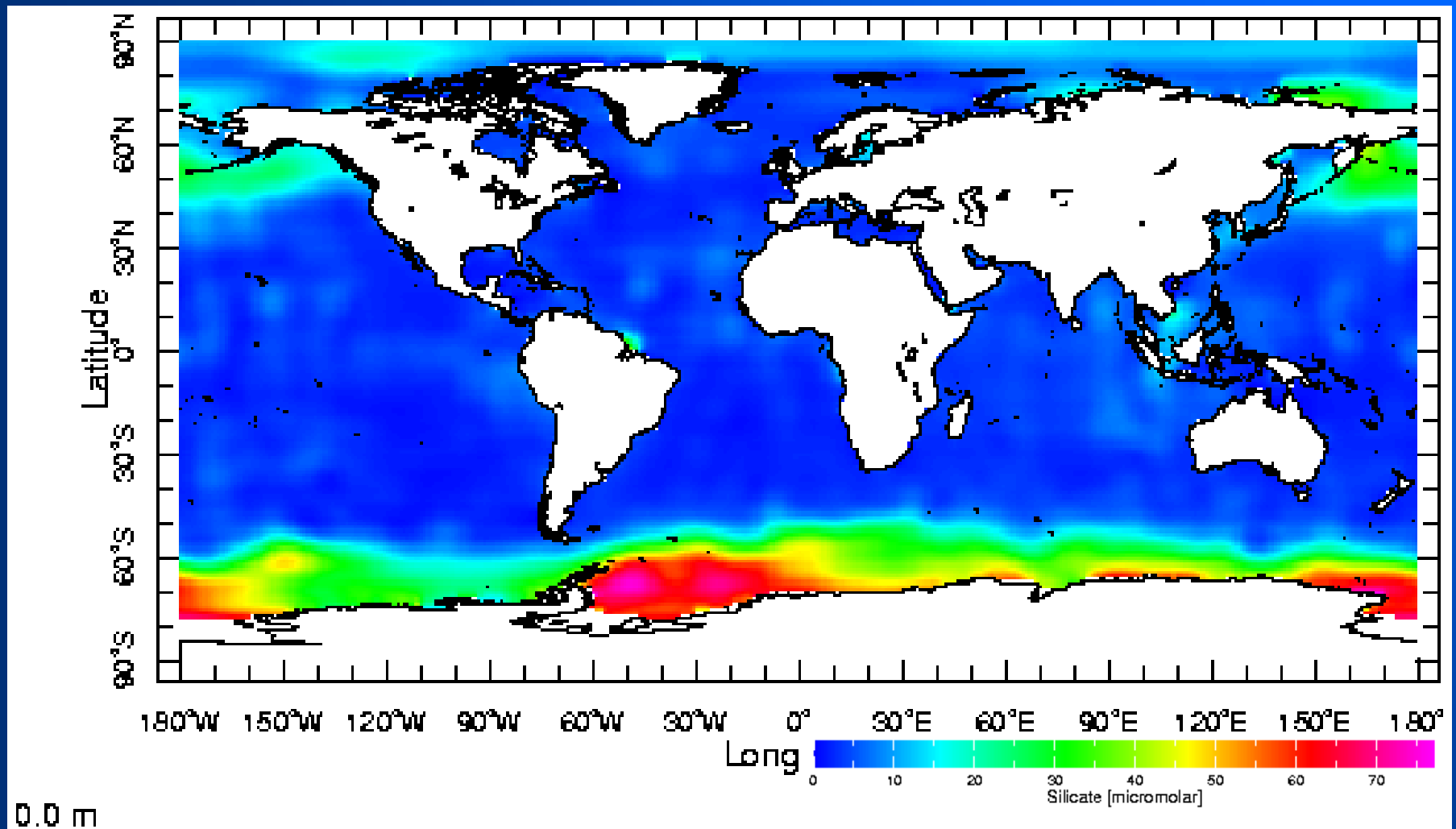


# Fosfato e Nitrato no Pacífico

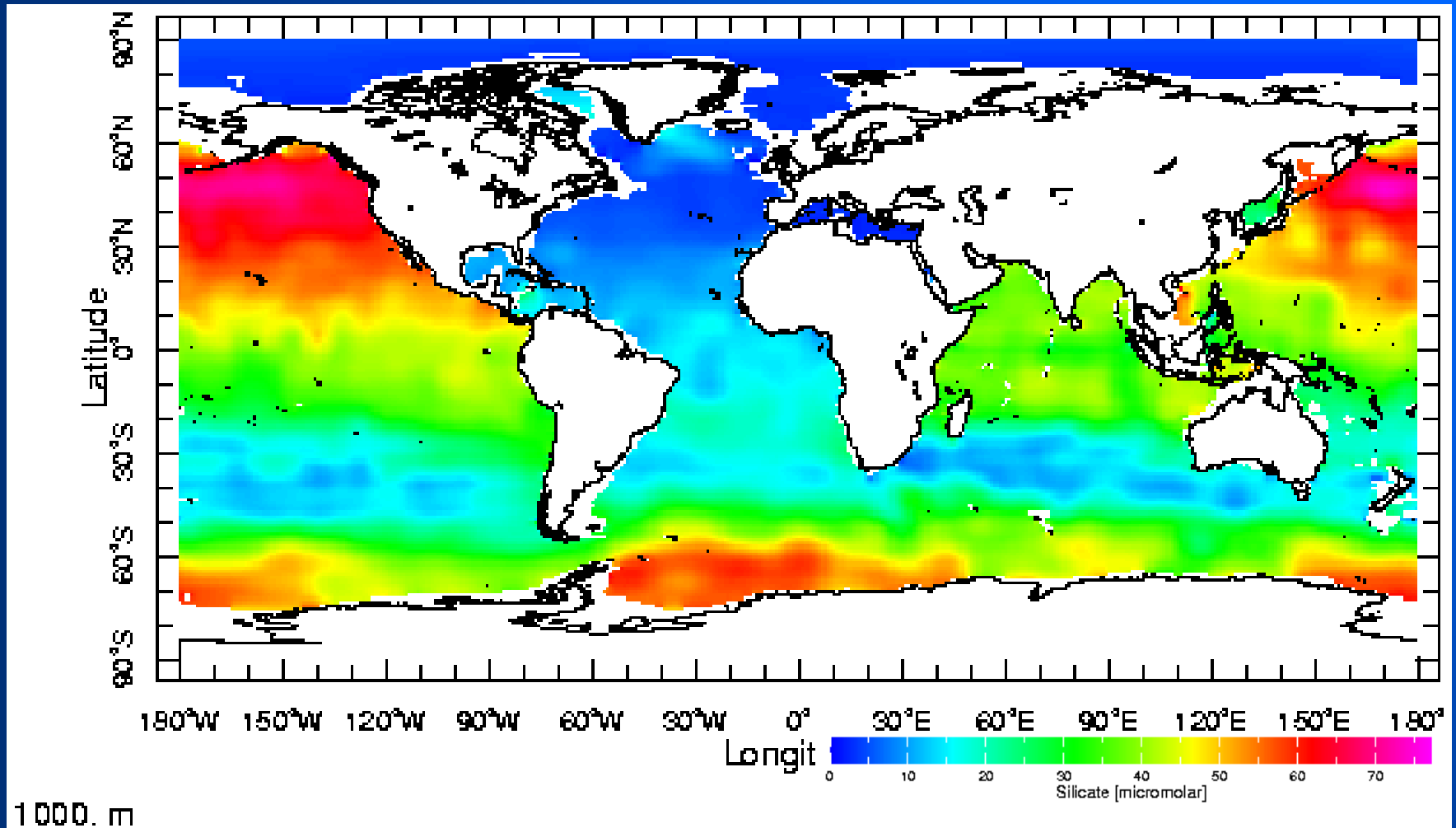


# Silicato no Pacífico



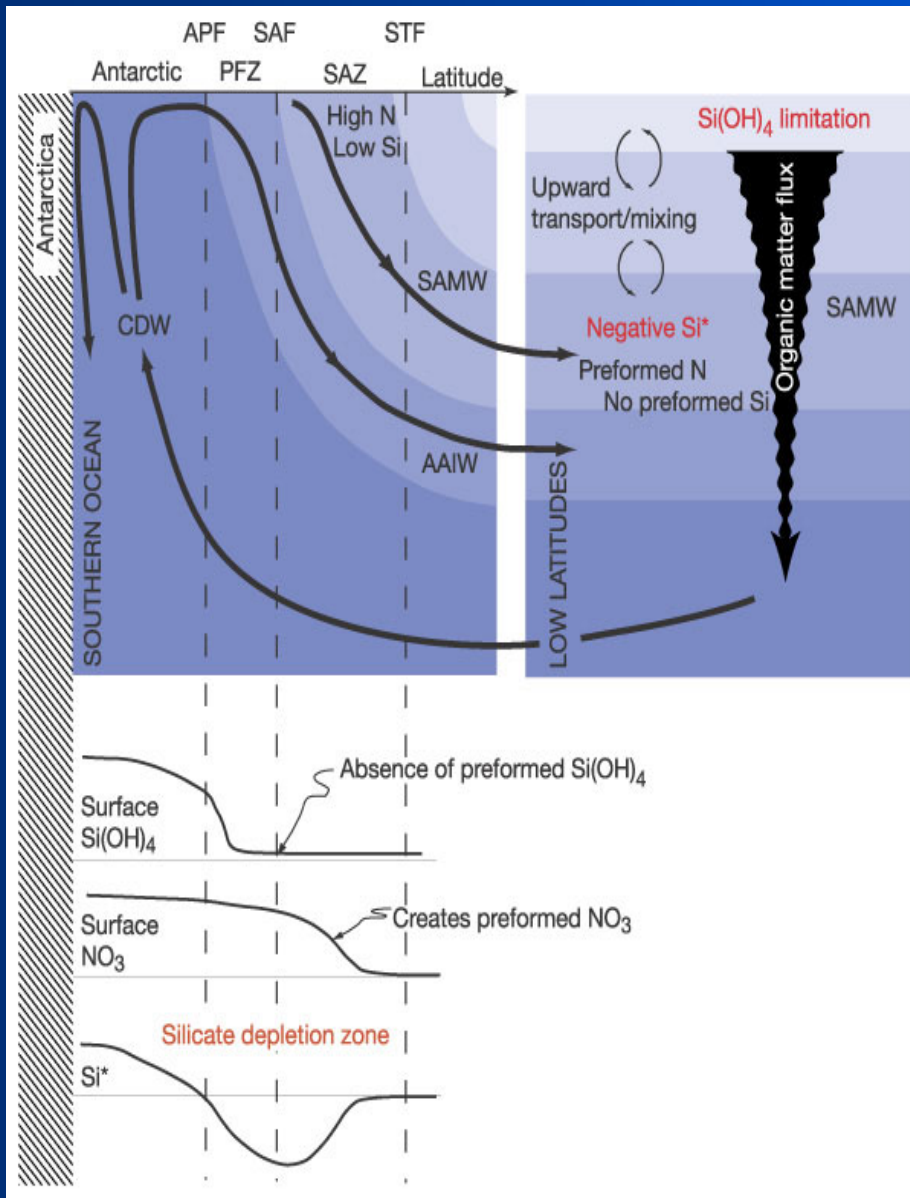


- Águas de superfície são insaturadas em relação à  $DSi$ , exceto na Corrente Circumpolar Antártica



## *LEVITUS94: World Ocean Atlas 1994*

- DSi é regenerada com o aumento da profundidade, e os valores de DSi aumentam ao longo do cinturão de convecção do Atlântico para o Índico e Pacífico.



Águas lowSi\* (sendo  $Si^* = [Si(OH)_4] - [NO_3]$ ) do oceano Austral formam a Subantarctic Mode Water (SAMW), e alimentam as termoclinas permanentes globais e a produção biológica das baixas latitudes. Top, caminho das águas através do APF (Antarctic Polar Front); Em baixo: detalhe dos processo de superfície.

Upper Circumpolar Deep Water (CDW); (APF); Polar Front Zone (PFZ), Antarctic Intermediate Water (AAIW) the Subantarctic Front (SAF); Subantarctic Zone (SAZ); Subtropical Front (STF)

# Concentração de metais traços

**Table 1**  
Distribution of Dissolved Trace Metals in Surface Marine

| Metal      | Environment                  | Salinity (0/00) | Concentration (nmol L <sup>-1</sup> ) | Reference <sup>a</sup> |
|------------|------------------------------|-----------------|---------------------------------------|------------------------|
| Iron       | Pacific Ocean                | 35              | 0.05–0.5                              | (1–4)                  |
|            | Coastal North Carolina       | 36              | 4–23                                  | (5)                    |
|            | Newport River Estuary, NC    | 20–33           | 60–250                                | (5)                    |
| Manganese  | San Francisco Bay            | 12              | 6000                                  | (1)                    |
|            | Pacific Ocean                | 34–36           | 0.3–4                                 | (2–4,6)                |
|            | Antarctic Ocean              |                 | 0.08                                  | (7)                    |
|            | Sargasso Sea                 | 36              | 2–5                                   | (8)                    |
|            | Coastal Massachusetts        | 30              | 21                                    | (8)                    |
|            | Newport River Estuary, NC    | 24–31           | 16–400                                | (5)                    |
| Zinc       | North Pacific Ocean          | 32–35.6         | 0.06–0.24                             | (4,9)                  |
|            | Sargasso Sea                 | 36              | 0.06 ± 0.02                           | (8)                    |
|            | Coastal Massachusetts        | 30              | 2.4                                   | (8)                    |
|            | Beaulieu Estuary             | 5–28            | 60–600 <sup>b</sup>                   | (10)                   |
| Copper     | North Pacific Ocean          | 32–35.6         | 0.4–1.4                               | (4,9)                  |
|            | Sargasso Sea                 | 36              | 1.2                                   | (8)                    |
|            | Coastal Massachusetts        | 30              | 4.1                                   | (8)                    |
|            | Narragansett Bay             | 26–32           | 3.7–260 <sup>b</sup>                  | (11)                   |
| Molybdenum | Central Pacific and Atlantic |                 | 107                                   | (12)                   |
| Cobalt     | Northeast Pacific            | 33–34.5         | 0.004–0.05                            | (3,4)                  |
|            | Outside San Francisco Bay    | 33–28           | 0.25–1.5                              | (13)                   |

<sup>a</sup>(1) Gordon et al. 1982; (2) Landing and Bruland 1987; (3) Martin and Gordon 1988; (4) Martin et al. 1989; (5) Evans 1977; (6) Klinkhammer and Bender 1980; (7) martin et al. 1990; (8) Bruland and Franks 1983; (9) Bruland 1980 (10) Holliday and Liss 1976; (11) Mills and Quinn 1984; (12) Collier 1985; (13) Knauer et al. 1982.

<sup>b</sup>Extremely high concentrations probably result from pollution.

# Duas regras importantes que governam o consumo de nutrientes:

1. Nutrientes são requeridos pelos organismos em razões constantes.

requisito de N e P pela comunidade do fito: 16 mol N:1 mol P

reflete as concentrações existentes no oceano.

Razão Redfield 106C:16N:1P

Mesma existente na biomassa do plâncton

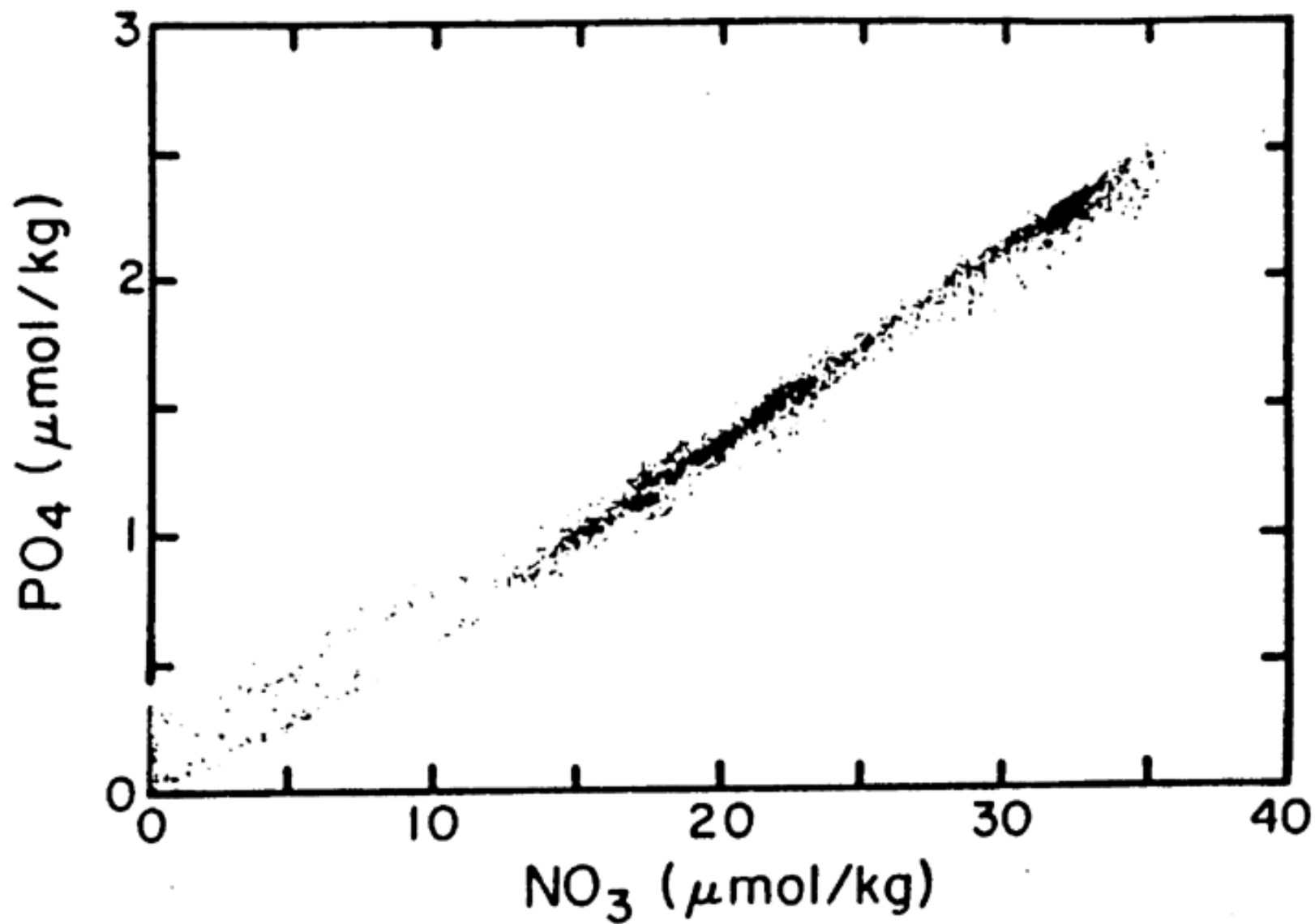
2- Cada organismo do fitoplâncton tem uma necessidade elementar única, de modo que a composição total das espécies da comunidade determina o consumo de alguns nutrientes.

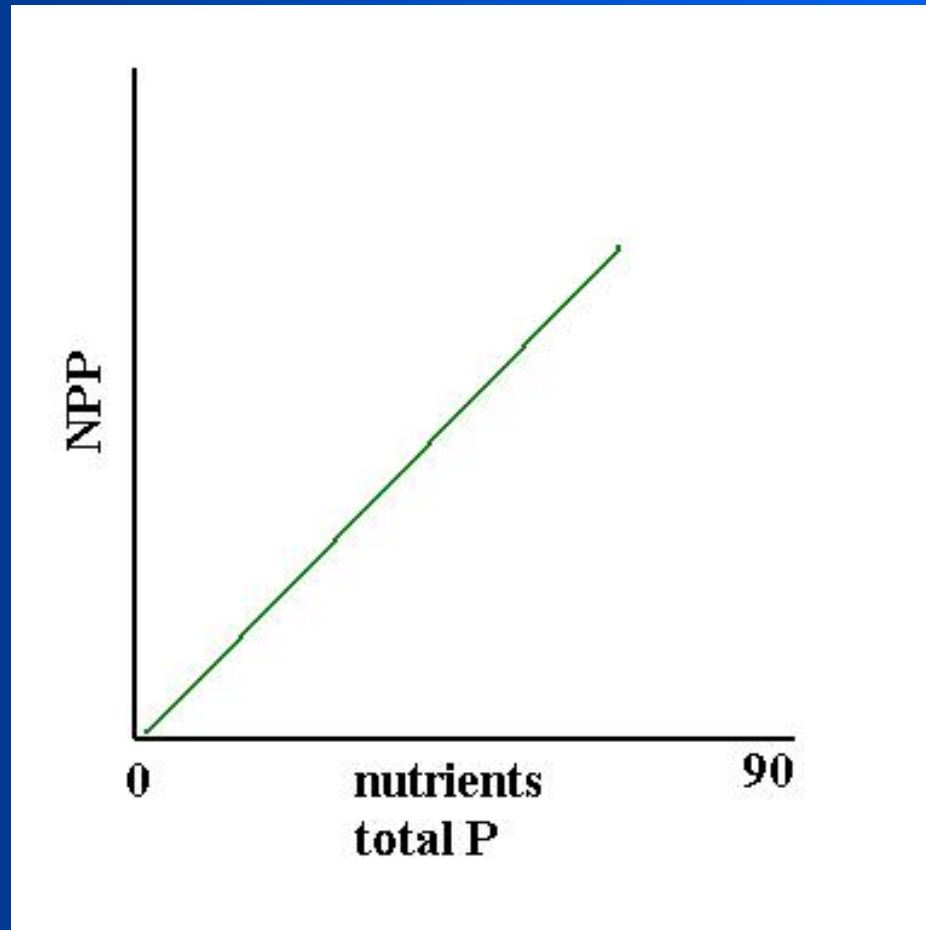


Proportions of carbon, nitrogen, and phosphorus in various samples of plankton.

| Sample                                                                           | Parts by Weight |          |            |
|----------------------------------------------------------------------------------|-----------------|----------|------------|
|                                                                                  | Carbon          | Nitrogen | Phosphorus |
| Mixed copepods from Buzzards Bay ..                                              | 100             | 21       | 1.98       |
| <i>Centropages typicus</i> , Gulf of Maine ..                                    | 100             | 25.6     | 1.06       |
| <i>Calanus finmarchicus</i> , Gulf of Maine ..                                   | 100             | 13.4     | 2.04       |
| <i>Calanus finmarchicus</i> , Gulf of Maine ..                                   | 100             | 15.8     | 2.26       |
| Diatoms--Bay of Fundy, almost entirely<br><i>Thalassiosira nordenskiöldi</i> .   | 100             | 18.2     | 1.36       |
| Diatoms--Off Nova Scotia coast--17<br>species of somewhat the same<br>abundance. | 100             | 15.6     | 2.26       |
| Peridinians--Meyer (1914) .. ..                                                  | 100             | 13.2     | 2.2        |
| Chiefly peridinians--average of samples<br>No. 1, 2, 3, 4, of Brandt (1898).     | 100             | 8.1      | —          |
| Chiefly diatoms--average of samples<br>No. 6 and 7, Brandt (1898).               | 100             | 12.4     | —          |
| Chiefly copepods--average of samples<br>No. 8 and 9, Brandt (1898).              | 100             | 15.3     | —          |
| Mixed plankton--sample no. 10,<br>Brandt (1898).                                 | 100             | 11.3     | —          |
| Average all samples .. ..                                                        | 100             | 15.4     | 1.88       |
| Estimated from analyses of sea water ..                                          | 100             | 16.7     | 1.85       |

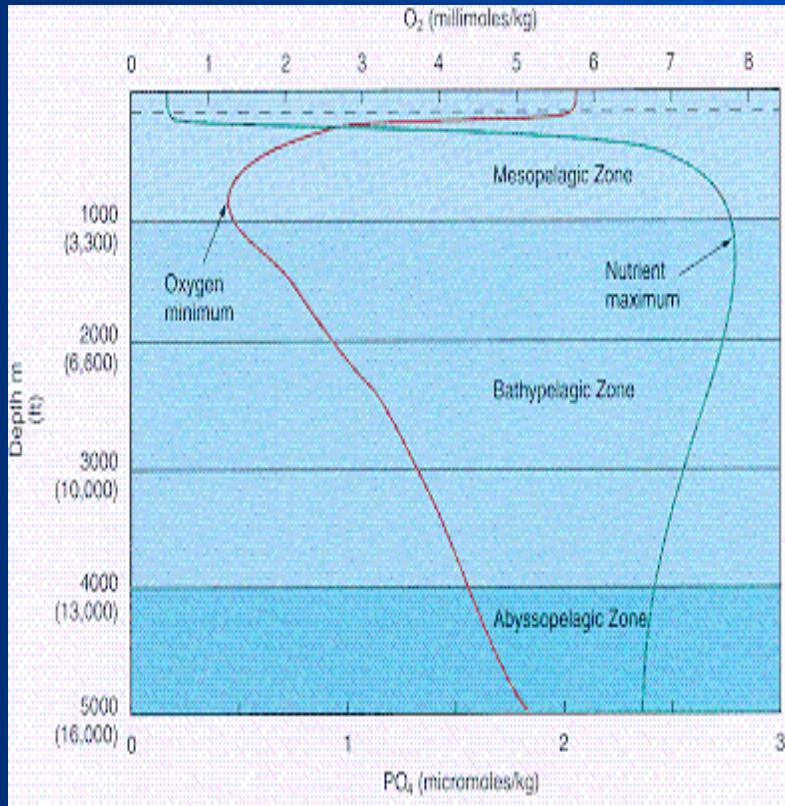
# Nitrate and Phosphate in Atlantic Ocean





- Produtividade (ou standing stock de clorofila *a*) versus P total (nutrientes)

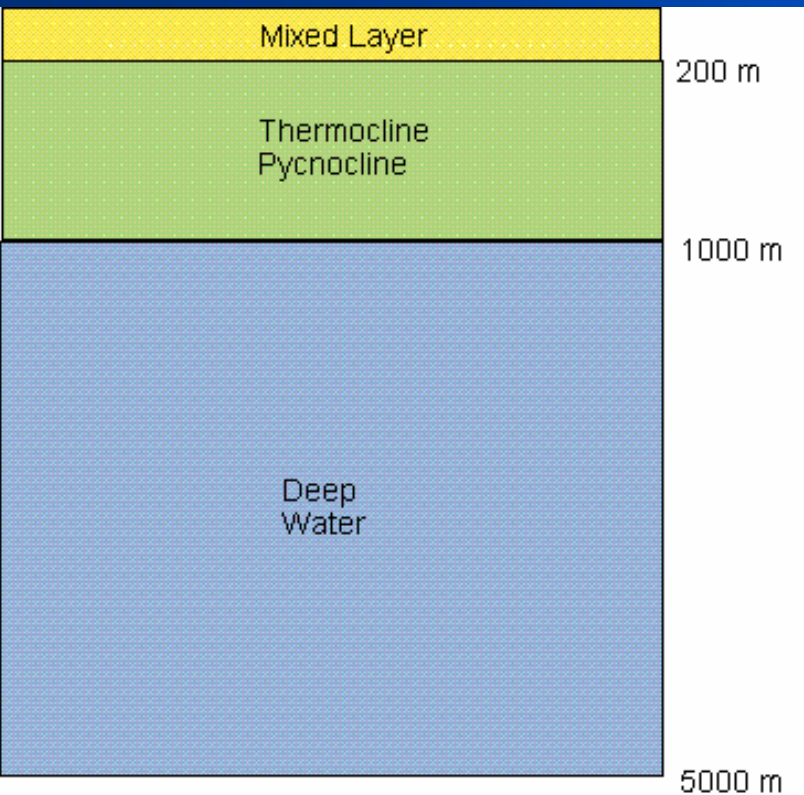
# Como a distribuição de nutrientes se compara com a do O<sub>2</sub>?



$UAO:C:N:P=212:106:16:1$

$UAO = \text{Utilização aparente de } O_2 = [\text{sat}] - [\text{observ}]$

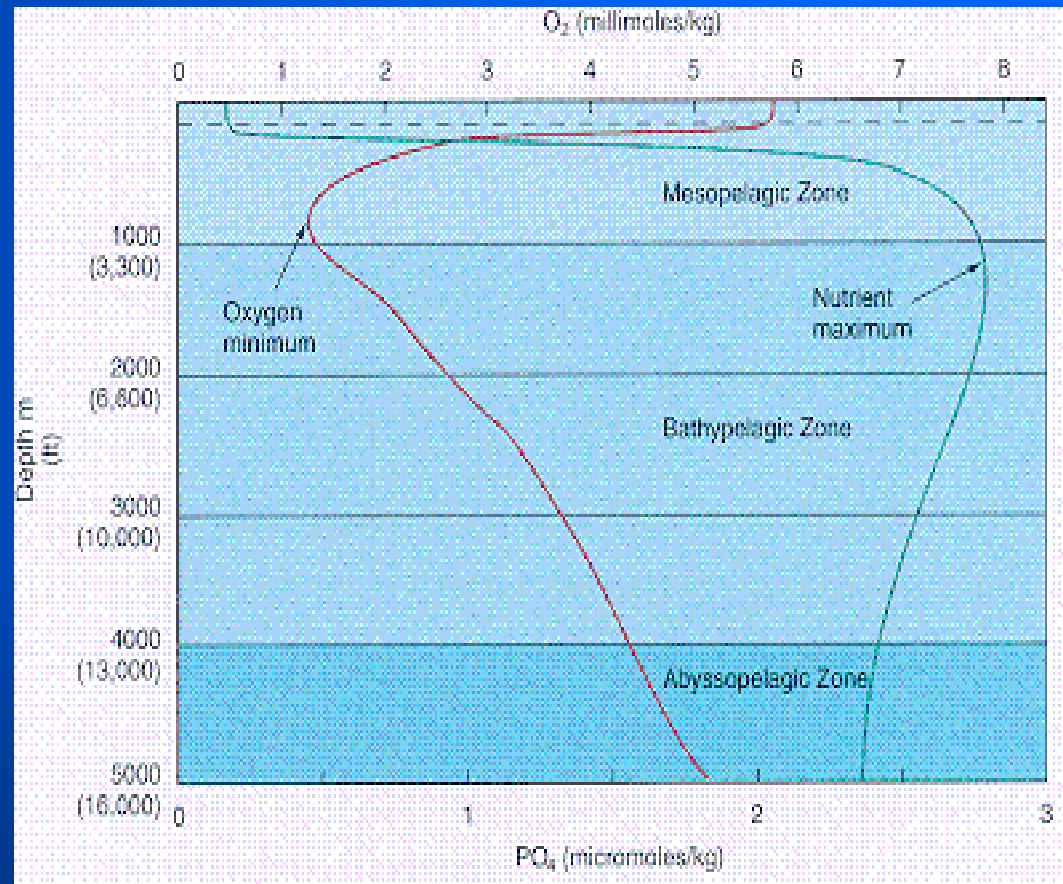
# OD inverso aos nutrientes



- ◆  $O_2$  é alto na camada de mistura
- ◆ mínimo na base da termoclina permanente
- ◆ aumenta com a profundidade

# Como $O_2$ é removido na termoclina e aumenta depois?

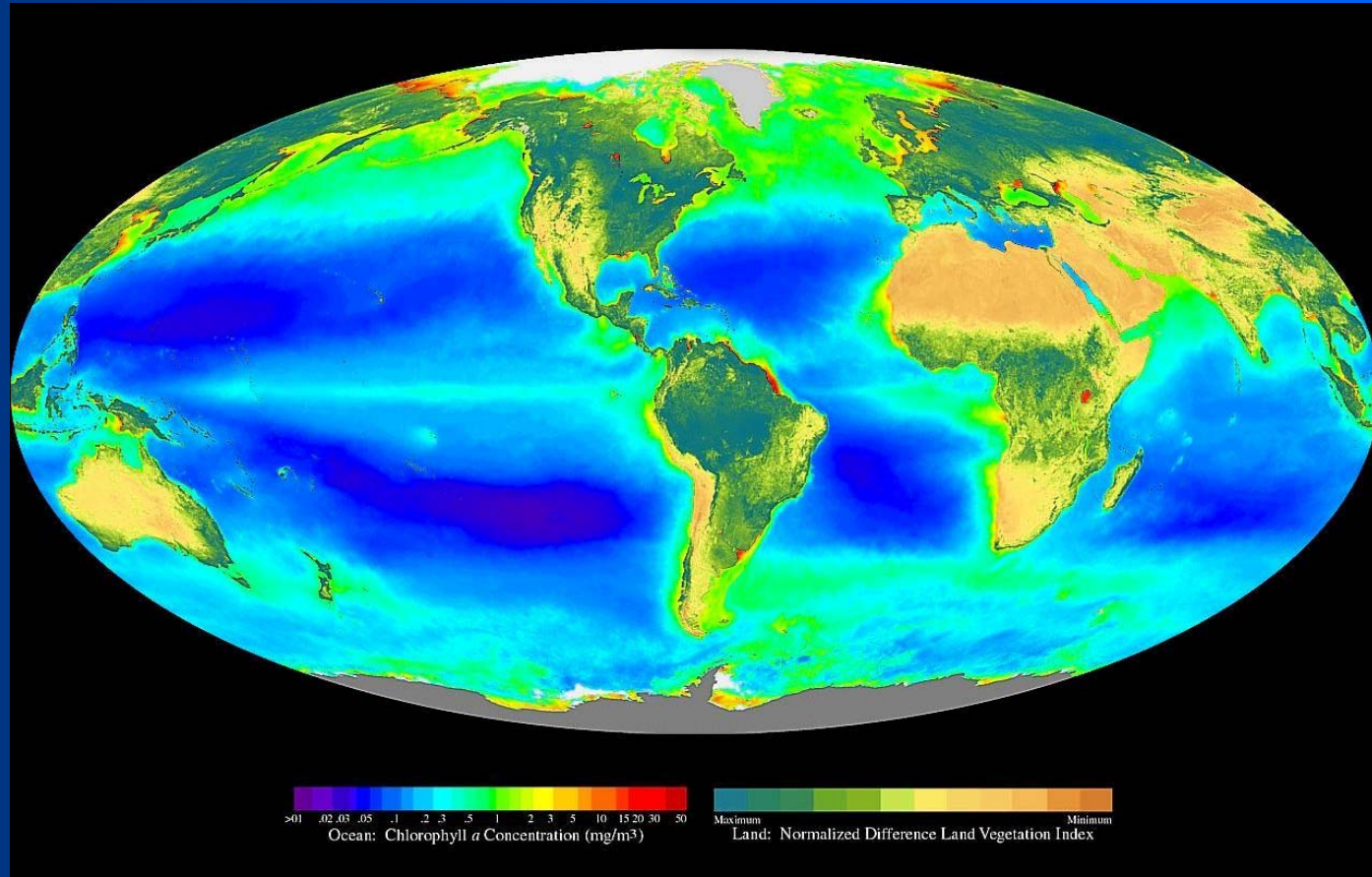
- Taxa de afundamento do MOP decresce conforme encontra águas frias e densas da termoclina.
- Grande consumo de  $O_2$  na base da termoclina.
- Regiões frias do polo permitem maior solubilização de  $O_2$



- Alteração do perfil típico:
  - ressurgências
  - divergências de correntes (off shore);
  - mistura vertical
- Mistura vertical:
- Mistura por ventos aumenta dos trópicos para as regiões polares;



- Portanto a abundância de luz e nutrientes formam uma relação inversa que determina o padrão de produção fitoplanctônica em diferentes latitudes.



SeaWiFS Global Biosphere September 1997 - August 2000

Distribuição da produção primária global, oceânica (mg/m<sup>3</sup> de clorofila *a*) e terrestre (índice de vegetação - NDVI). Fonte: SeaWiFS Project, NASA/Goddard Space Flight Center and ORBIMAGE.



# Fontes e Sumidouros de Nutrientes

- Pícnoclina -> barra o transporte vertical.
- Nas águas superficiais, N e P são os limitantes primários da taxa de crescimento do fitoplâncton (eventualmente Si e Fe também).

# Fontes e Sumidouros de Nutrientes

- O balanço entre os sumidouros e fontes de nutrientes determina o grau de deficiência de nutrientes.

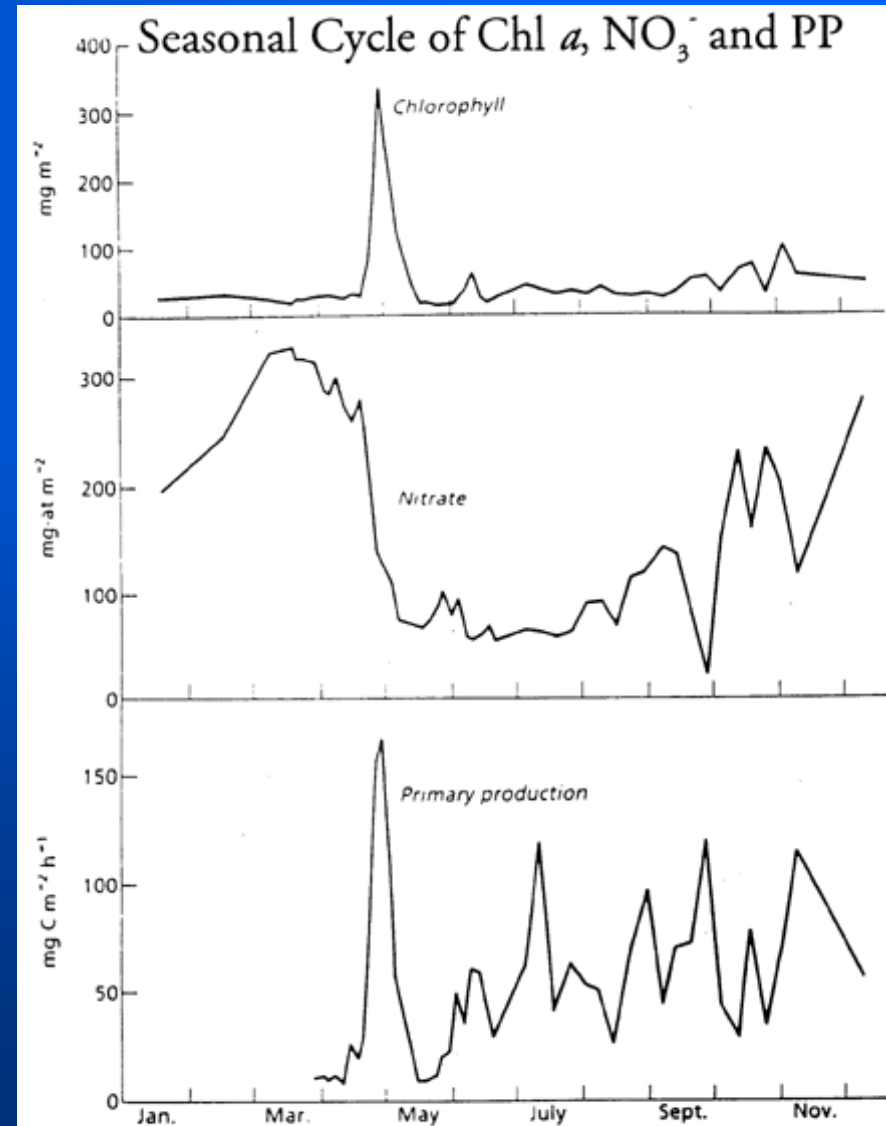


Fig. 3.12 Integrated mixed layer values of chlorophyll, nitrate and primary production in coastal waters of Nova Scotia. For interpretation, see text. From Platt and Irwin (1968).

# Produção Nova e Regenerada: Conceitos e Significado Ecológico

- Produção regenerada:
  - porção da PPt do fito baseada no N excretado (pelo zooplâncton e fito)
  - $\text{N-NH}_4$  reciclado dentro da zona eufótica.
- Produção Nova :
  - porção da PPt do fito baseada no  $\text{N-NO}_3$  importado para a zona eufótica.

- Razão f (Eppley & Peterson) =  $\frac{\text{Produção Nova}}{\text{Produção Total}}$ .
- **Dogma:** Importação de N para a Zona eufótica é balanceada por exportação de N como PON e DON.
- Balanço entre fixação de N e denitrificação

PRODUÇÃO NOVA é definida como a quantidade de matéria orgânica que pode ser exportada da zona eufótica sem que o sistema de produção colapse.

- Qual é a escala de tempo para o balanço?
- Geológica , milenar, decadal, sazonal?
- A exportação de N (e C, uma vez que  $C:N = 6.6$ ) sustenta a pesca e fornece C para os organismos do mar profundo e do bentos.

Estimates of f-ratios from the VERTEX site  
(Knauer *et al.*, 1990)

| Seasonal<br>Period | Trap N Flux<br>/(NPP/6.6) | N-uptake<br>(f-ratio) |
|--------------------|---------------------------|-----------------------|
|                    |                           |                       |
| 1                  | 0.14                      | 0.13                  |
| 2                  | 0.16                      | 0.08                  |
| 3                  | 0.14                      | 0.08                  |
| 4                  | 0.04                      | 0.06                  |
| 5                  | 0.06                      | 0.17                  |
| 6                  | 0.15                      | 0.12                  |
| 7                  | 0.12                      | ND                    |
|                    |                           |                       |
|                    | $0.12 \pm 0.05$           | $0.11 \pm 0.04$       |

## Relationship Between $P_{\text{new}}$ and Carnivore Production (Iverson, 1990)

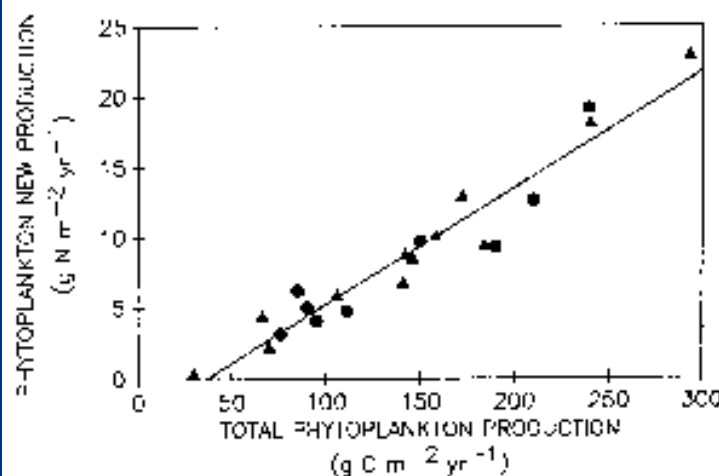


Fig. 3. Phytoplankton N new production as a function of total phytoplankton production. The C (●) and N (▲) data from Fig. 2 were transposed to obtain this data set, which had a linear regression equation: phytoplankton ANNP =  $-3.08 + 0.083 \times \text{ACP}$ . The regression was significant ( $P < 0.01$ ,  $F$ -test) and had  $r^2 = 0.92$ . The regression intercept was significantly different from zero ( $P < 0.01$ ,  $t$ -test).

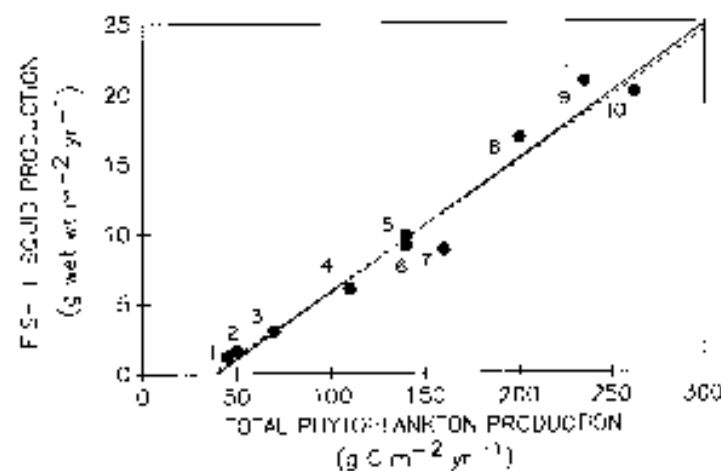


Fig. 5. Carnivorous fish plus squid biomass production as a function of total phytoplankton production for open-ocean and coastal environments: 1—Atlantic Ocean gyre center (Mann 1984); 2—Atlantic Ocean gyre boundaries (Mann 1984); 3—waters off Hawaii (Clarke 1973); 4—Bothnian Sea; 5—Gulf of Riga; 6—Gulf of Finland; 7—Baltic Sea proper (Elmgren 1984); 8—Nova Scotian shelf; 9—Gulf of Maine; 10—Mid-Atlantic Bight (Cohen and Grosslein 1987). These



# Fontes de N Novo e Regenerado

- N regenerado é produzido por herbívoros, fito e bactérias na zona eufótica.
- Formas regeneradas de N incluem: amônia ( $\text{NH}_4^+$ ), uréia ( $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$ ), e aminoácidos

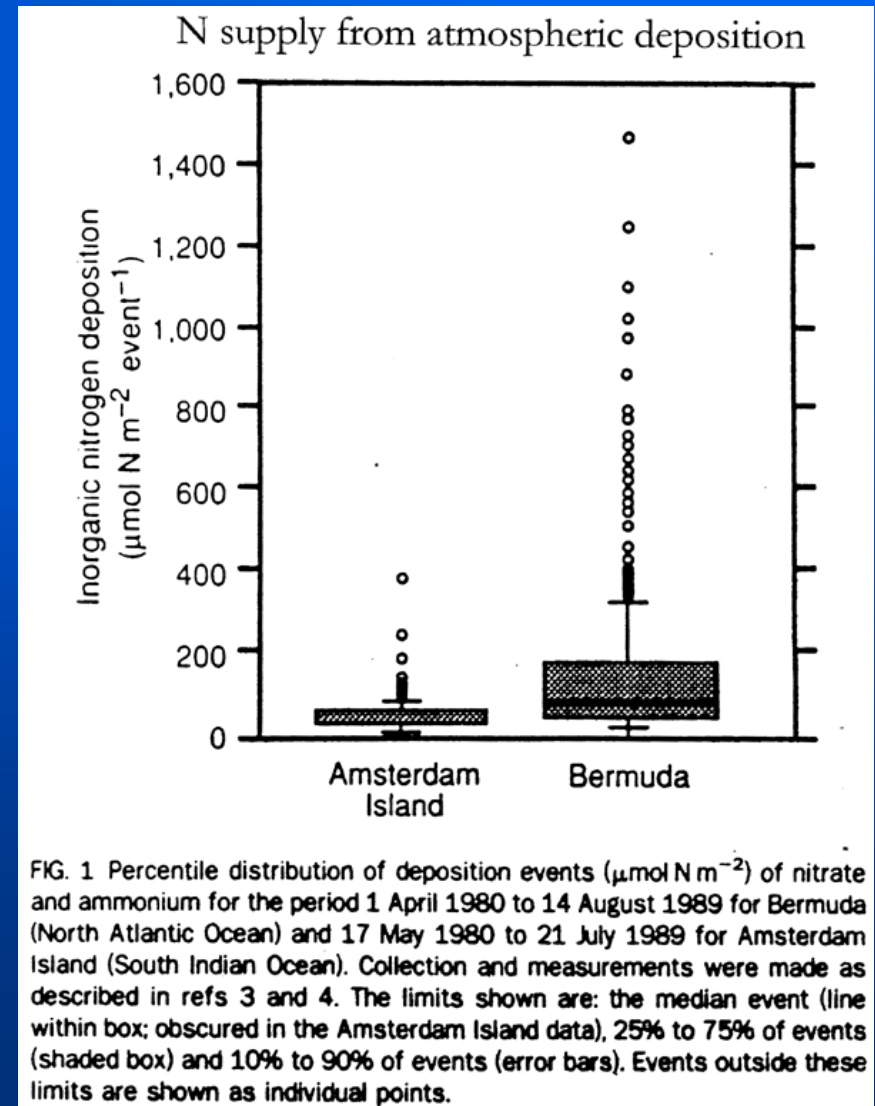
# Fontes de N Novo e Regenerado

Glibert, 1982:

- Fração de tamanho  $<10\ \mu\text{m}$  é responsável por 90% de regeneração de  $\text{NH}_4^+$ .
- Regeneração e absorção estão balanceadas.
- Em algumas regiões costeiras, sedimentos podem fornecer N regenerado.

- Fornecimento de N Novo :

- Fixação de  $N_2$
- Nitrato fornecido de águas profundas (difusão turbulenta, ressurgências, divergências).
- Inputs de rios e atmosfera, que estão aumentando devido a emissões industriais e run-offs agrícolas



## Nitrogen Budget for the Middle Atlantic Bight

**Table IX.** Nitrogen budget for the outer shelf of the Middle Atlantic Bight in summer. Fluxes based on mean euphotic zone conditions.

| Source                                               | N-flux<br>( $\mu\text{g at m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) | (% total) |
|------------------------------------------------------|------------------------------------------------------|-----------|
| <b>Demand</b>                                        |                                                      |           |
| ‘New’ production <sup>a</sup>                        | 435                                                  | (67)      |
| ‘Regenerated’ production                             | 210                                                  | (33)      |
| Total                                                | 645                                                  |           |
| <b>Supply</b>                                        |                                                      |           |
| Macrozooplankton <sup>b</sup> (> 102 $\mu\text{m}$ ) | 63                                                   | (30)      |
| Microplankton <sup>c</sup> (> 1 $\mu\text{m}$ )      | 34                                                   | (16)      |
| (< 1 $\mu\text{m}$ ) <sup>d</sup>                    | 97                                                   | (47)      |
| Benthos <sup>e</sup>                                 | 15                                                   | (7)       |
| Total                                                | 209                                                  |           |

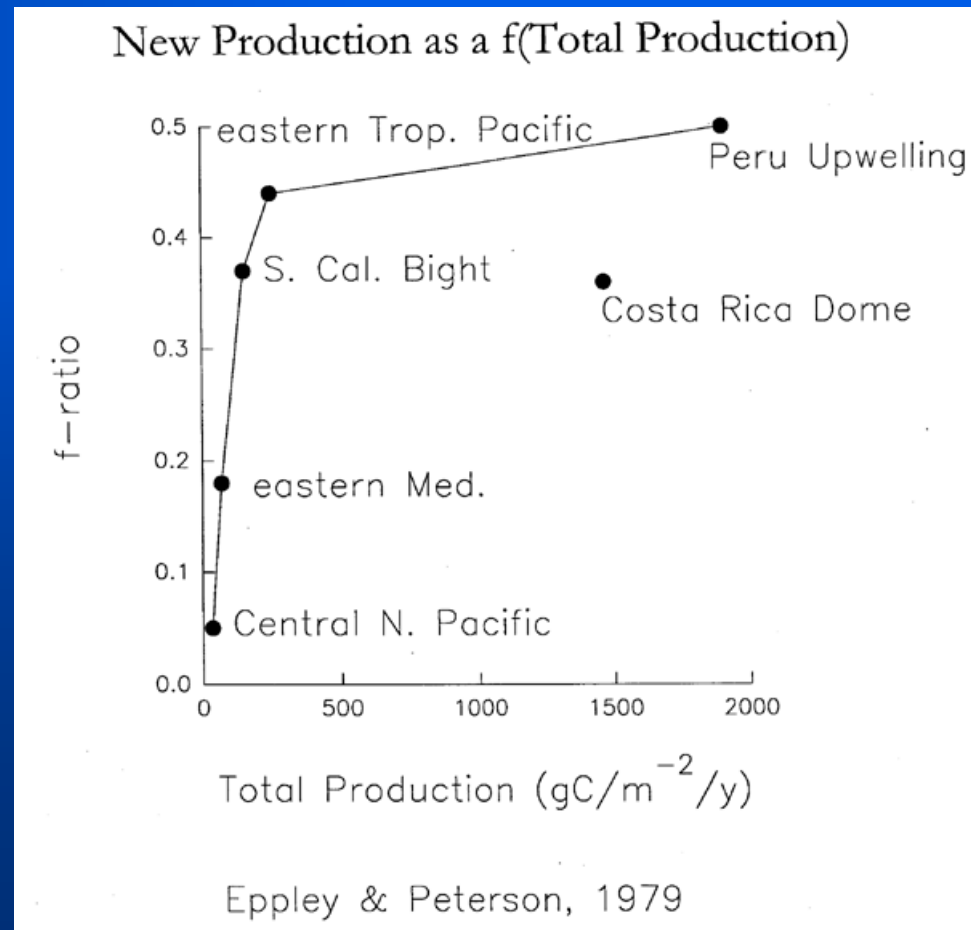
# Medidas e Previsões

- Abordagem Biológica = Produção Nova e Regenerada são estimadas pelas medidas de absorção de tipos diferentes de N, usando isótopos estáveis.
- Teoria = incluem todas as formas de N novo e regenerado
- Prática = R inclui amônia e N apenas nitrato

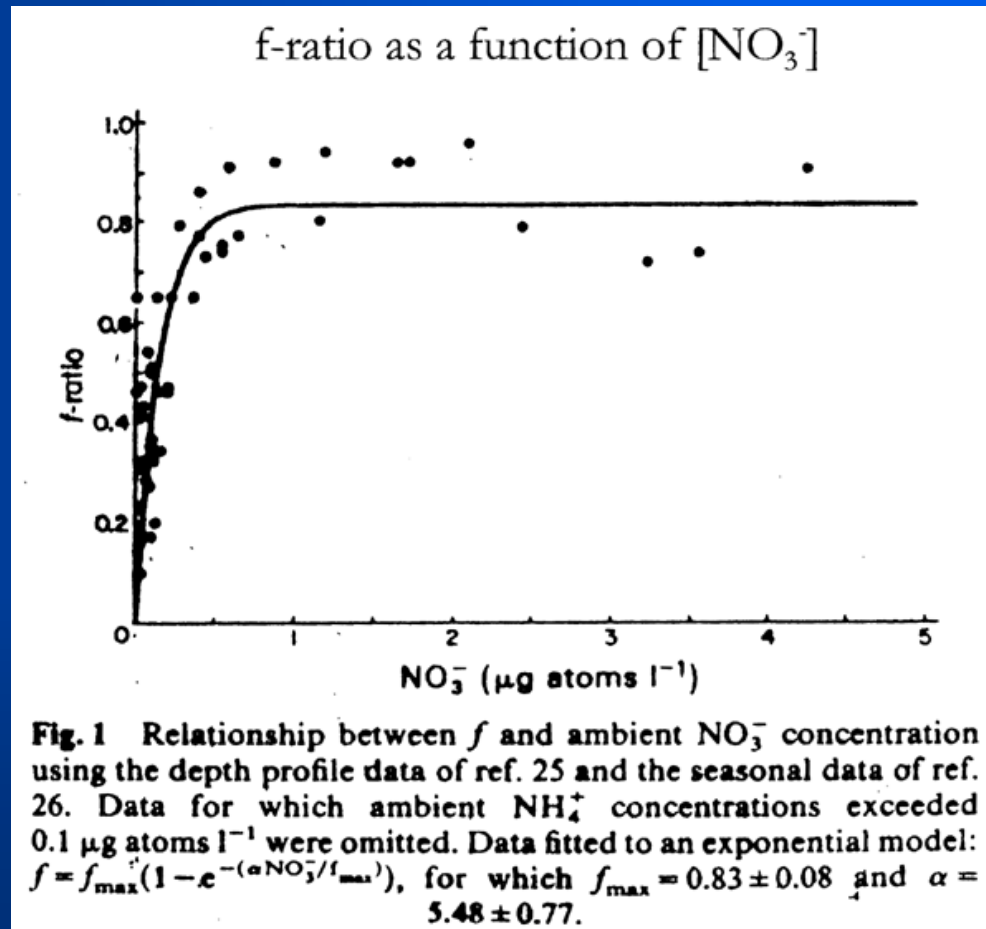
- **Abordagem Física** = Produção Nova pode também ser estimada através da determinação do fluxo de  $\text{NO}_3$  nas águas de superfície a partir da taxa de difusão turbulenta ( $\text{m}^2/\text{seg}$ ) e da curva da nitracina ( $\mu\text{mol}/\text{m}$ ).

- Duas relações empíricas (abordagem biológica) têm sido usadas para prever  $P$  nova no mar:

- 1-Eppley & Peterson, (1979)  $P$  nova é uma função da produtividade total do sistema.



2- Platt & Harrison, (1985) razão-f é uma função da concentração do  $\text{NO}_3^-$ , quando  $\text{NH}_4^+$  é  $< 0.1 \mu\text{M}$ .





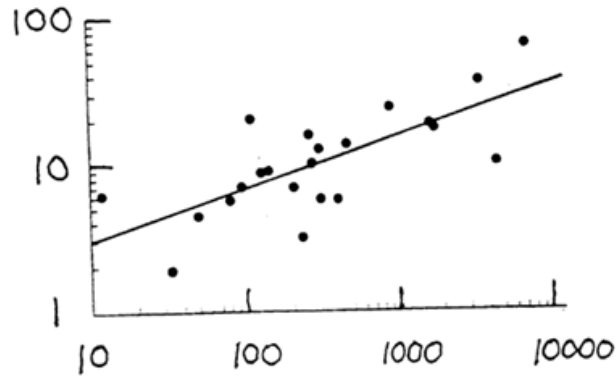
- Os modelos empíricos não são aplicáveis a muitas partes do mar, como as regiões HNLC, onde o Fe limita o consumo de nitrato.
- Ex: no Oceano Antártico e no Oceano Pacífico equatorial e subártico: áreas tipicamente HNLC.

Razão-f dependente de tamanho da célula:

- organismos maiores do fitoplâncton usam primariamente nitrato
- organismos menores usam amônia

Phytoplankton Biomass (mg chl *a*/m<sup>3</sup>)

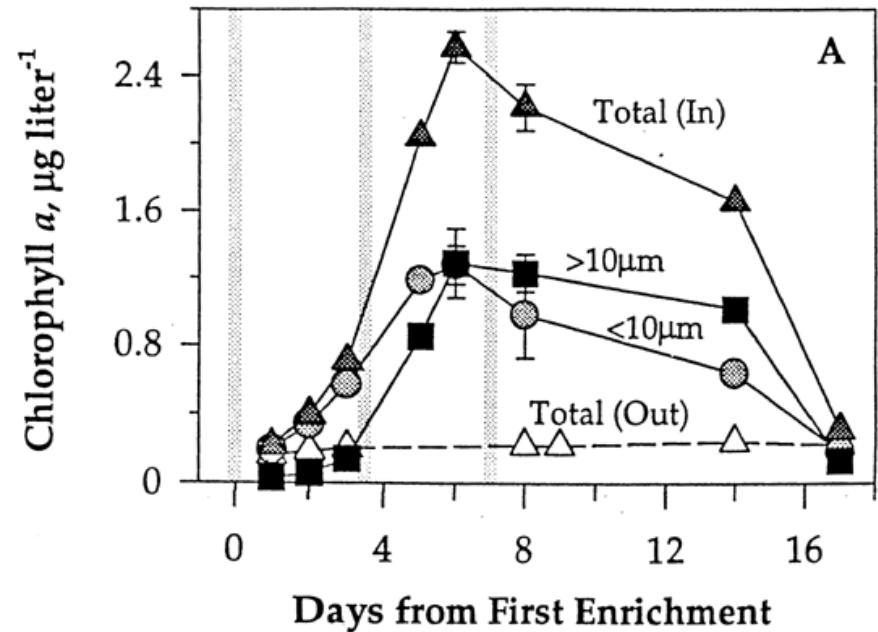
## Empirical Evidence of Nutrient Limitation



Dissolved Inorganic Nitrogen (mmol/m<sup>3</sup>/year)

## Experimental Evidence of Nutrient Limitation

Fig. 2 (Cavender-Bares *et al.*)



Nutrientes podem limitar a taxa de crescimento do fitoplâncton e/ou a quantidade de standing crop (biomassa) e produtividade.

# Teoria do quemostato Monod e Droop

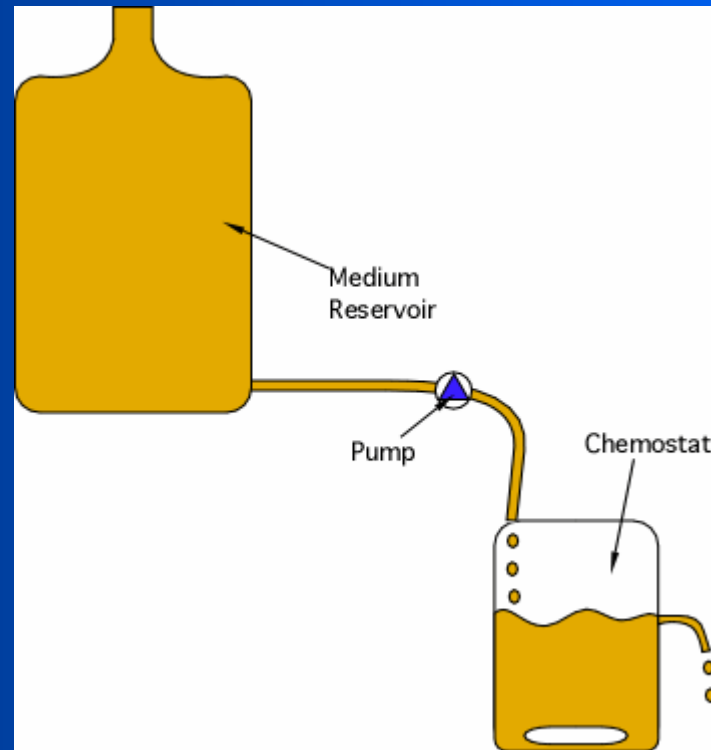
- O efeito dos nutrientes no crescimento do fitoplâncton
- experimentos com culturas estanque (batch) e cultura com quemostato (fluxo contínuo de nutrientes).



Ketchum (1954)  
(culturas  
estanque)

O rendimento  
celular é  
proporcional ao  
nitrato dentro de  
um intervalo  
limitado de  
concentrações.





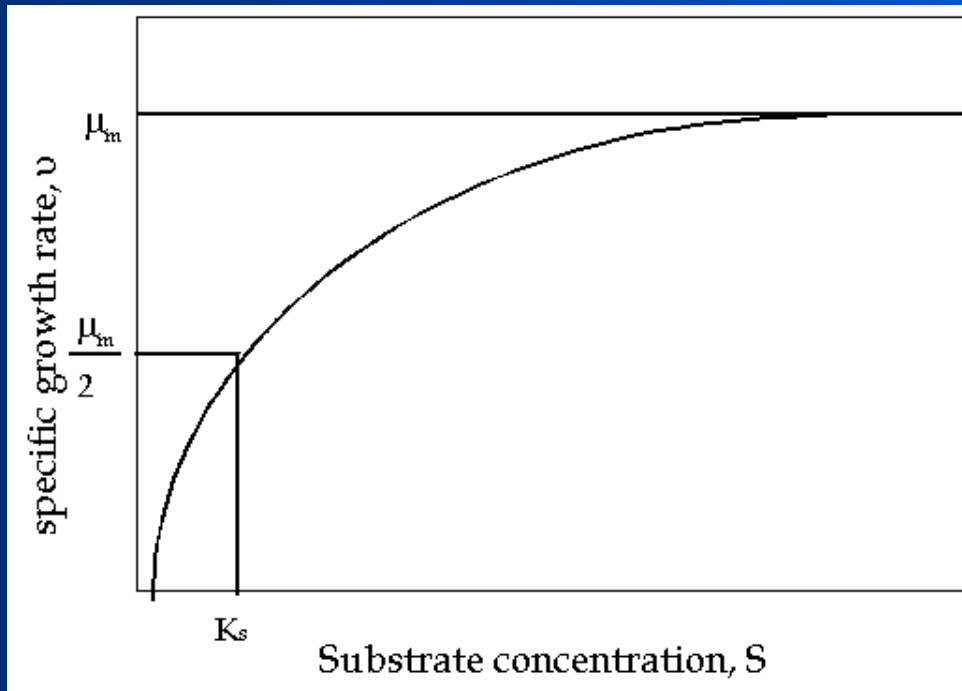
- No quemostato, a taxa de suprimento do nutriente limitante determina a taxa de crescimento do fitoplâncton

Analogia com regiões pobres do oceano.  
Acredita-se que estas regiões estejam em  
equilíbrio dinâmico (steady-state)



- Equação de Monod

→ relaciona a taxa de crescimento à concentração do nutriente limitante.



## Monod Growth

$$u = u_{\max} \frac{S}{K_s + S}$$

$u_{\max}$  = maximum specific growth rate

$S$  = substrate concentration

$K_s$  = Monod or "half velocity" constant



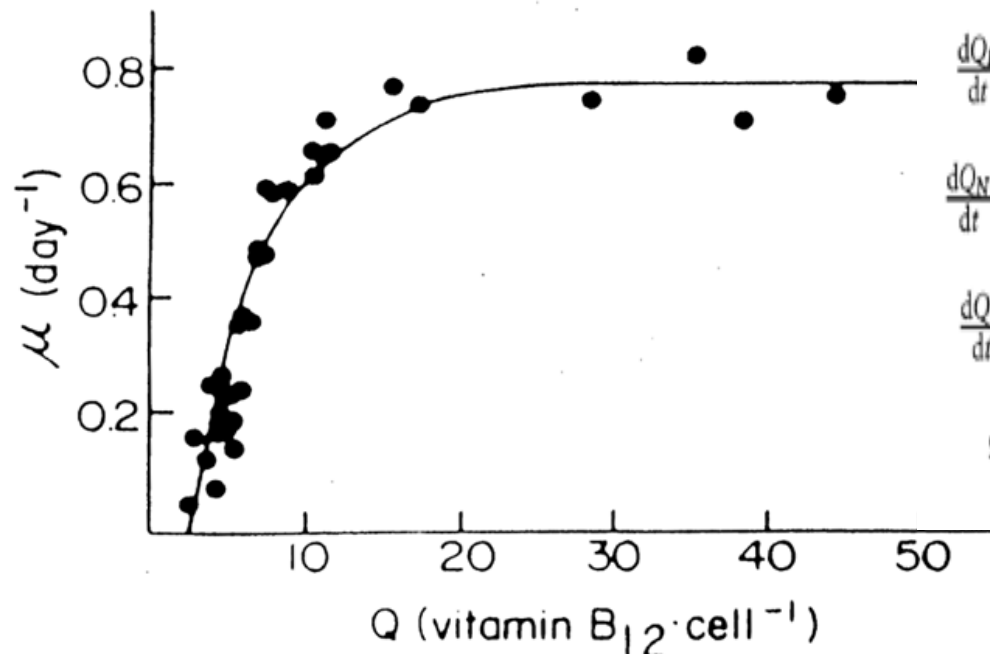
Conceito de limitante externo.

Limitação da equação:

→ dificuldade de se medir acuradamente a concentração do nutriente (quando se trata de vitaminas ou metais traço, p.ex.)

- Equação de Droop →
- Relaciona a taxa de crescimento à concentração interna de nutrientes, ou quota celular → conceito de limitante interno.

Growth Rate as a Function of the Cellular Quota of the Limiting Nutrient



$$\frac{dQ_P}{dt} = f_P(P) - \mu \min\left(1 - \frac{Q_{\min,P}}{Q_P}, 1 - \frac{Q_{\min,N}}{Q_N}, 1 - \frac{Q_{\min,C}}{Q_C}\right) Q_P$$

$$\frac{dQ_N}{dt} = f_N(N) - \mu \min\left(1 - \frac{Q_{\min,P}}{Q_P}, 1 - \frac{Q_{\min,N}}{Q_N}, 1 - \frac{Q_{\min,C}}{Q_C}\right) Q_N$$

$$\frac{dQ_C}{dt} = f_I(I) - \mu \min\left(1 - \frac{Q_{\min,P}}{Q_P}, 1 - \frac{Q_{\min,N}}{Q_N}, 1 - \frac{Q_{\min,C}}{Q_C}\right) Q_C$$

$$\frac{dB}{dt} = \mu \min\left(1 - \frac{Q_{\min,P}}{Q_P}, 1 - \frac{Q_{\min,N}}{Q_N}, 1 - \frac{Q_{\min,C}}{Q_C}\right) B - mB$$

(1)

Técnica mais complexa (aparato difícil de ajustar), mas com menores erros na determinação dos nutrientes → amostras filtradas e concentradas.

# Referências bibliográficas

- **Phytoplankton and Primary Production - Parsons *et al.*, 1984 & Ocean Chemistry: Salts and Nutrients – Chapter 9.**
- **New and Regenerated Production - Dugdale and Goering, 1967, Eppley and Peterson, 1979.**
- **Iron and the Oceanic Carbon Cycle – Boyd *et al.*, 2000.**
- [www.biology.mcgill.ca/.../lect07/variati.htm](http://www.biology.mcgill.ca/.../lect07/variati.htm)

- Sarmiento et al, 2004. High-latitude controls of thermocline nutrients and low latitude biological productivity. *Nature* 427 (1), 56-60.