

Revisão da Literatura

Uso do peróxido de hidrogênio no controle de cianobactérias - uma perspectiva bioquímica

Use of hydrogen peroxide in the control of cyanobacteria - a biochemical perspective

Kelly Cristina dos Reis^{1*} , José Capelo Neto¹ 

RESUMO

As florações de cianobactérias vêm aumentando em intensidade e frequência em todo o mundo, ameaçando a sustentabilidade dos recursos aquáticos e o abastecimento humano. A construção de reservatórios, o uso de fertilizantes artificiais e o descarte de esgotos não tratados são os principais motores dessa expansão. As alterações climáticas, como o aquecimento global, as chuvas e as secas extremas, têm contribuído para a acelerar esse processo. Qualquer medida de mitigação dessas florações deve considerar os impactos sobre os outros organismos, os custos, além dos resíduos gerados. Nessa perspectiva, a aplicação do peróxido de hidrogênio em reservatórios artificiais traz uma série de vantagens para o controle a curto prazo, sendo uma das principais a destruição seletiva de cianobactérias. Apesar de vários estudos indicarem que as cianobactérias são o alvo preferencial do peróxido de hidrogênio, uma explicação bioquímica desse fenômeno ainda não foi encontrada. Este trabalho, portanto, procura congrega assuntos relacionados a esse tema e traz também uma coletânea de experiências recentes sobre o uso em escala real do peróxido de hidrogênio, apontando as principais lacunas de conhecimento que deverão ser preenchidas caso sua utilização em reservatórios seja para abastecimento. Uma das lacunas a ser preenchida está relacionada às vantagens do peróxido de hidrogênio sobre outros métodos de controle, pois apresentam maior eficiência no controle de cianobactérias posto que são preferencialmente destruídos pelo peróxido de hidrogênio, em relação aos fitoplânctons, sendo, dessa forma, importante o estudo de técnicas de aplicação do peróxido de hidrogênio em reservatórios de grande porte.

Palavras-chave: nutrientes; temperatura; luz; floração.

ABSTRACT

Cyanobacterial blooms are increasing in intensity and frequency throughout the world, threatening the sustainability of aquatic resources and human supplies. The construction of reservoirs, the use of artificial fertilizers and the disposal of untreated sewage are the main engines of this expansion. Climate change, such as global warming, rainfall and extreme droughts, has contributed to accelerate this process. Any mitigation measure of the blooms should consider the impacts on the other organisms, the costs beyond the waste generated. In this perspective, the application of hydrogen peroxide in the artificial reservoirs has a number of advantages for short-term control, one of the main ones being the selective destruction of cyanobacteria. Although several studies indicate that cyanobacteria are the preferred target of hydrogen peroxide, a biochemical explanation for this phenomenon has not yet been found. This work, therefore, seeks to gather subjects related to this topic and brings a collection of recent experiences on the real scale use of hydrogen peroxide, pointing out the main knowledge gaps that should be filled if their use in reservoirs is for supply. One of the gaps to be filled is related to the advantages of hydrogen peroxide over other control methods, as they present greater efficiency in the control of cyanobacteria, as they are preferentially destroyed by hydrogen peroxide in relation to phytoplankton, therefore, it is important to study the application techniques of hydrogen peroxide in large reservoirs.

Keywords: nutrients; temperature; light; flowering.

INTRODUÇÃO

Devido à crescente expansão demográfica mundial, tem havido aumento progressivo da demanda de água, principalmente para o propósito de geração de energia, irrigação e abastecimento público, levando a um aumento na necessidade de construção de grandes reservatórios artificiais (KONDOLF *et al.*, 2014). Esses reservatórios são importantes intervenções humanas nos ecossistemas

naturais, alterando as características físicas e químicas desses ambientes e afetando os processos biológicos em várias dimensões (GUO *et al.*, 2018).

As alterações espaciais e temporais das comunidades fitoplanctônicas em sistemas lênticos, incluindo reservatórios artificiais, também dependem de variáveis climáticas, tais como a radiação solar, a temperatura e o regime

¹Universidade Federal do Ceará - Caucaia (CE), Brasil.

*Autor correspondente: krisreismogi@gmail.com

Conflitos de interesse: os autores declaram não haver conflitos de interesse.

Financiamento: nenhum.

Recebido: 03/07/2019 - Aceito: 22/01/2021 - Reg. ABES: 20200223

pluviométrico (DJABOURABI *et al.*, 2017). Como esses mananciais são fundamentalmente pensados para atender às necessidades antrópicas, estudos que produzam novas perspectivas teóricas que permitam uma interferência rápida e eficaz na qualidade da água dos ecossistemas artificiais são de extrema importância (OMETTO *et al.*, 2012). Dentre as comunidades biológicas que habitam os ecossistemas aquáticos, o fitoplâncton se destaca devido à sua importância na cadeia alimentar como produtores primários (KREMER *et al.*, 2014). Dentro desse grupo encontram-se as cianobactérias, o que justifica a importância do seu estudo para compreender a ecologia desses ambientes.

De acordo com o Anexo XX da Portaria de Consolidação nº 5, de 2017, o monitoramento de cianobactérias é obrigatório em reservatórios destinados ao abastecimento público. As cianobactérias podem produzir numerosos metabólitos secundários bioativos, incluindo toxinas (cianotoxinas) e substâncias que atribuem sabor e odor (S&O) à água, capazes de provocar efeitos deletérios sobre saúde humana (SVIRČEV *et al.*, 2015; DROBAC *et al.*, 2017). Com base nos órgãos-alvo, essas cianotoxinas podem ser divididas em grupos: neurotoxinas (p.e. saxitoxina – STX), citotoxinas (p.e. cilindropermopsina – CYL) e hepatotoxinas (p.e. microcistinas – MCs – e nodularina – NOD), sendo as MCs as mais frequentemente registradas e as mais estudadas (SPOOF *et al.*, 2017).

Em estações de tratamento de água (ETAs), as cianobactérias podem causar inúmeros problemas operacionais, tais como o aumento da matéria orgânica dissolvida e a conseqüente formação de subprodutos da desinfecção, o acúmulo excessivo de células nos decantadores, a colmatação dos filtros, a diminuição da eficiência e o aumento dos custos da ETA, além do aumento da concentração de metabólitos secundários dissolvidos (toxinas e substâncias S&O em concentrações muitas vezes superiores àquelas observadas na água bruta (ZAMYADI *et al.*, 2013; SHANG *et al.*, 2018).

CIANOACTÉRIAS

As cianobactérias são organismos procariontes, oxifotossintetizantes, presentes na maioria dos ecossistemas do nosso planeta. Apresentam características celulares procarióticas, isto é, ausência de membrana nuclear e sistema fotossintético semelhante ao das algas (fotossistemas 1 e 2), mas não organizados em cloroplastos (INOUE *et al.*, 2011; KOPEČNÁ *et al.*, 2012; DOMONKOS *et al.*, 2013; HUG *et al.*, 2016; FOYER, 2018). Devido a esse sistema, elas apresentam pigmentos acessórios, incluindo os carotenoides, que podem ser encontrados em eucariotes fotossintéticos e em algumas bactérias (DOMONKOS *et al.*, 2013).

Elas também podem conter três tipos de ficobilinas: ficocianina (pigmento azul, sempre presente), aloficocianina (pigmento azul) e ficoeritrina (cor vermelha, nem sempre presente) (SOBIECHOWSKA-SASIM *et al.*, 2014; RASTOGI *et al.*, 2015). Esses pigmentos não são armazenados em plastídios, mas sim aderidos em um sistema de membrana na porção periférica da célula. Sua parede celular é desprovida de celulose, mas é composta pelos mesmos tipos de polissacarídeos ligado a polipeptídeos que formam a parede das bactérias. Contêm lipopolissacarídeos e podem ser classificadas como Gram-negativas (CARILLO *et al.*, 2014)

As células de cianobactérias não têm cílios, flagelos ou qualquer outro tipo de estrutura de locomoção, mas algumas formas filamentosas podem se mover por deslizamento, juntamente com a rotação da célula em torno do seu eixo longitudinal (YOKOO *et al.*, 2014). Elas apresentam formato unicelular ou filamentoso (ramificados ou não), formam placas ou colônias irregulares (HERRERO *et al.*,

2016). A reprodução ocorre por divisão celular simétrica ou assimétrica, em que uma célula forma uma segunda célula. O indivíduo unicelular gera um novo indivíduo e as colônias ou os filamentos geram novas células para os indivíduos. As colônias e os filamentos podem se fragmentar e formar novos indivíduos. Nos filamentos, os fragmentos denominam-se hormogônios (GRAHAM *et al.*, 2016). Apresentam vários tipos de fragmentação em seu talo, sendo os fragmentos multicelulares denominados hormogônios (FLORES *et al.*, 2016).

As cianobactérias podem apresentar simbiose com outros seres vivos somente na presença da camada de peptídeoglicano, tais como amebas, diatomáceas, protozoários flagelados, algumas algas verdes sem clorofila, esponjas, dinoflagelados, plantas avasculares, plantas superiores e fungos cenocíticos, sendo que, quando em simbiose, o fenótipo da cianobactéria é modificado (RIKKINEN, 2017). Além disso, são capazes de atuar na produção primária de matéria orgânica e algumas espécies podem fixar nitrogênio atmosférico. Algumas cianobactérias são amplamente utilizadas na produção de alimentos com altos valores nutricionais e de produtos farmacológicos, na medicina e cosmetologia, além de apresentarem um futuro promissor na captação de energia solar e no sequestro de carbono atmosférico (CAMSUND *et al.*, 2014; AL-HAJ *et al.*, 2016).

Embora as propriedades benéficas das cianobactérias sejam consideráveis, elas também têm características negativas de igual importância e pelas quais são mais conhecidas (HERRERO *et al.*, 2016). As florações de cianobactérias são o resultado do crescimento exagerado desses organismos em quantidades superiores a 10^3 células mL^{-1} (YUNES, 2002). O abundante crescimento de cianobactérias em reservatórios apresenta diversos problemas para o uso da água, já que a floração desses organismos pode ocasionar intoxicação em animais e humanos, além de tornar os ambientes inadequados para pesca e recreação (BURSON *et al.*, 2014; KONDOLF *et al.*, 2014; PAERL, 2014b).

Cerca de 40 espécies de cianobactérias produzem toxinas, incluindo neurotoxinas (anatoxinas e saxitoxinas), hepatotoxinas (microcistinas e nodularinas), cilindropermopsinas (citotoxinas) e lipopolissacarídeos (BARRINGTON *et al.*, 2013; MAKOWER *et al.*, 2015; SCHUURMANS *et al.*, 2018). Quando aspiradas em aerossóis, bem como ingeridas, por meio do consumo de água ou alimentos, são responsáveis pelo envenenamento de animais aquáticos, domésticos e selvagens, além de afetar a saúde humana (SZLAG *et al.*, 2015; JANG *et al.*, 2020). Além de tóxicos, alguns metabólitos produzidos por cianobactérias também causam inconvenientes, como alterações no odor e no sabor da água, levando a população a buscar outras fontes de abastecimento, em muitos casos menos seguras do ponto de vista microbiológico (BALLOT *et al.*, 2014; BORGES *et al.*, 2015).

As florações de cianobactérias estão, geralmente, relacionadas aos processos de eutrofização dos ecossistemas aquáticos. A eutrofização em reservatórios de regiões de clima semiárido (PACHECO *et al.*, 2016; ROCHA *et al.*, 2018) tem conotações ainda mais dramáticas, já que são mais intensas e frequentes devido às altas temperaturas e às longas horas de luz por dia, que favorecem a fotossíntese e a multiplicação desses organismos (DOMONKOS *et al.*, 2013; DENG *et al.*, 2014; PAERL *et al.*, 2014a). Além disso, as características dos reservatórios favorecem a estagnação da água e o alto tempo de retenção hidráulica, proporcionando o aquecimento, a evaporação, bem como alcalinidade e condutividade elevadas. Esses fatores morfométricos, hidrológicos e de qualidade estimulam a ocorrência de florações de cianobactérias, exigindo atenção no manejo (HUISMAN *et al.*, 2018).

Estratégias de adaptação das cianobactérias

Alterações climáticas

Apesar de as inter-relações entre as condições climáticas e as respostas do fitoplâncton serem complexas, o que aumenta o grau de incertezas de qualquer modelagem (PETER *et al.*, 2015), estudos têm proposto uma correlação positiva entre os efeitos das mudanças climáticas e da eutrofização sobre as florações de cianobactérias (PAERL *et al.*, 2012; PAERL *et al.*, 2014a; PETER *et al.*, 2015).

Relatos de ocorrência de florações de cianobactérias em reservatórios eutróficos em todo o mundo estão se tornando mais frequentes, já que esses microrganismos têm várias técnicas adaptativas que, em geral, os tornam mais competitivos em ambientes lênticos do que outros organismos fitoplanctônicos (NEILAN *et al.*, 2013; PAERL *et al.*, 2012). HUERTAS *et al.* (2011) e Peter *et al.* (2015) corroboraram essa ideia quando observaram que o aumento da temperatura, as variações na disponibilidade de nutrientes, o metano, a luz e outros fatores abióticos e bióticos associados às mudanças ambientais podem beneficiar o desenvolvimento de cianobactérias (DENG *et al.*, 2014; PAERL *et al.*, 2014b; BIŽIĆ *et al.*, 2020)

Mudanças nas condições climáticas podem alterar padrões pluviométricos e intensificar a entrada e a recirculação de nutrientes nos ecossistemas aquáticos (PAERL *et al.*, 2012). Precipitações mais intensas tendem a carrear mais sedimentos e nutrientes, estimulando a multiplicação de cianobactérias, dentre elas as potencialmente tóxicas (HUERTAS *et al.*, 2011). Adicionalmente, os períodos de seca aumentam o tempo de residência e o reciclo interno de nutrientes, aumentando a densidade celular e alterando a composição específica do fitoplâncton, o que favorece o desenvolvimento e a permanência de florações de cianobactérias (PAERL *et al.*, 2014a).

Temperatura

A temperatura da água é um fator extremamente importante para o desenvolvimento de cianobactérias, pois afeta processos fisiológicos, tais como a fotossíntese, a respiração e a taxa de crescimento (YOKOO *et al.*, 2014). Devido ao aumento das emissões de gases de efeito de estufa, a temperatura do planeta deve subir 4,8°C nos próximos anos, incrementando as taxas de crescimento de cianobactérias, principalmente em ambientes rasos (DENG *et al.*, 2014).

Além disso, as temperaturas elevadas, associadas à ausência de ventos, favorecem a estratificação térmica dos reservatórios por longos períodos, reduzindo a mistura vertical e tornando a água na superfície quente e pobre em nutrientes, enquanto a água em profundidade passa a ser fria e rica em nutrientes. Essas condições beneficiam espécies de cianobactérias que apresentam a capacidade de ajustar a flutuabilidade na coluna de água (DZIALLAS *et al.*, 2011; DENG *et al.*, 2014). Essa flutuabilidade é um importante recurso ecológico de algumas cianobactérias que permite a busca por nichos mais adequados em termos de concentração de nutrientes, utilização de luz e competição. Assim, cianobactérias com aerótopos obtêm vantagem competitiva sobre outros organismos fitoplanctônicos (DENG *et al.*, 2014).

Luz

Organismos fotossintéticos requerem radiação fotossinteticamente ativa para seu desenvolvimento e sua fisiologia. As cianobactérias apresentam vantagens sobre outros grupos fitoplanctônicos, pois promovem a captura de luz utilizando um modelo composto por moléculas de clorofila, carotenoides e ficobilissomos

(STADNICHUK *et al.*, 2015). Apesar de a luz solar ter uma distribuição de comprimentos de onda ao longo de toda a faixa visível, as clorofilas absorvem apenas uma parte desse espectro (CHEN *et al.*, 2012). Os pigmentos acessórios (ficobilinas, carotenoides e xantofilas) presentes em cianobactérias captam energia luminosa em regiões do espectro de luz não absorvidos pela clorofila, que podem ser clorofila *a*, *b*, *d* e *f*, tornando mais eficiente a utilização de energia luminosa (KOPEČNÁ *et al.*, 2012). Existem alguns gêneros de cianobactérias que apresentam características adaptativas, como é o caso do *Microcystis*, em que, devido à limitação de nutrientes, há clorose da cultura, ou seja, perda de pigmento, para que se mantenha viável. Essas células mantêm a viabilidade por períodos prolongados e, uma vez retornadas às condições adequadas, retomam a divisão e são responsáveis pela recolonização de um ambiente adequado (MEIRELES *et al.*, 2015).

Os carotenoides estão associados à membrana fotossintética, ajudando a capturar a luz e a proteger a clorofila *a* contra a foto-oxidação (GITELSON *et al.*, 2011). A foto-oxidação ocorre sob condições de excesso de absorção de luz, sendo a principal função desses carotenoides proteger as células contra danos oxidativos durante a fotossíntese (DOMONKOS *et al.*, 2013). A expressão gênica relacionada à biossíntese de carotenoides é estimulada por altas intensidades luminosas (SAINI *et al.*, 2018).

As ficobilinas estão ligadas a proteínas específicas, formando ficobiliproteínas, as quais estão associadas em complexos altamente ordenados, chamados ficobilissomos, unindo as membranas fotossintéticas (SOBIECHOWSKA-SASIM *et al.*, 2014). Quanto às características espectrais, as ficobiliproteínas correspondem a uma excelente adaptação fotocromática que as sustenta em diferentes tipos de iluminação, conforme sua absorção de luz em determinadas faixas de comprimentos de onda, podendo ser: amarelas (faixa de 550 nm [ficoeritrina]), verdes ou azuis (de 620–625 nm [c-ficocianinas]) e vermelhas (de 635–645 nm [aloficocianinas]), energia luminosa na região vermelha (EROKHINA *et al.*, 2002; CHEN *et al.*, 2011; STADNICHUK *et al.*, 2015).

A qualidade e a quantidade de luz podem influenciar a composição dos ficobilissomos, uma vez que altas taxas de intensidade da luz resultam em diminuição no número de cromóforos no complexo e de ficobilissomos por célula, bem como de clorofila *a* (SOBIECHOWSKA-SASIM *et al.*, 2014). A adaptação fotocromática de determinadas espécies permite, ou não, a adaptação delas ao ambiente, permitindo, assim, o crescimento desses organismos em intensidades relativamente baixas (STADNICHUK *et al.*, 2015).

Macronutrientes

As cianobactérias são os únicos organismos oxifototróficos (obtenção de recursos energético e a liberação de oxigênio), que têm como principais mecanismos de adaptação a fixação do nitrogênio atmosférico (N₂), do domínio *Bacteria* (WHITTON *et al.*, 2012). Entretanto, a fotossíntese aeróbica é incompatível com a fixação de nitrogênio, já que a nitrogenase é inativada pelo oxigênio (PAERL *et al.*, 2014b). Assim, as cianobactérias utilizam dois mecanismos principais para separar essas atividades: um temporal e um espacial. No primeiro caso, há o armazenamento de glicogênio durante o dia e a fixação de nitrogênio à noite, comum em alguns gêneros unicelulares (LATYSHEVA *et al.*, 2012; BOYD *et al.*, 2013). O segundo ocorre em células diferenciadas, chamadas heteróclitos, sendo um mecanismo único de espécies de cianobactérias filamentosas (CUI *et al.*, 2012; FLORES *et al.*, 2016).

Adicionalmente, as cianobactérias são capazes de sobreviver em ambientes com baixa concentração de CO_2 , uma vez que têm mecanismos de concentração de carbono inorgânico ativo por meio de carboxossomos, que são grânulos de reserva (RAE *et al.*, 2013; KERFELD *et al.*, 2016; FAULKNER *et al.*, 2017). Essa estrutura é uma inclusão cristalina que permite a fixação mais rápida do CO_2 sem afetar a osmolaridade citoplasmática, ou seja, a pressão osmótica não se alterou devido à insolubilidade dos carboxossomos (RAE *et al.*, 2013). O fato de as cianobactérias terem tal estrutura pode ser considerado uma adaptação evolutiva à vida sob condições estritamente autotróficas, conferindo competitividade ecológica adicional (NAKAYAMA *et al.*, 2012).

Micronutrientes

Além de macronutrientes, como carbono, nitrogênio e fósforo, os fitoplânctons também requerem vários micronutrientes para seu crescimento (BABAEIAN *et al.*, 2011; ANDERSON *et al.*, 2015). O ferro é particularmente importante, pois é utilizado em diversos processos celulares, como na fotossíntese, no transporte de elétrons, na assimilação e na fixação de N, bem como na transferência de energia (MORRISSEY *et al.*, 2012). No entanto, as cianobactérias geralmente dominam áreas nas quais a biomassa do fitoplâncton é limitada pela disponibilidade de ferro. Em baixas concentrações de ferro, as cianobactérias são capazes de produzir sideróforos como parte de um sistema de aquisição de ferro de alta afinidade (ŘEZANKA *et al.*, 2018). Outros metais importantes incluem manganês, cobalto, cobre e zinco.

Peróxido de hidrogênio como algicida

Fundamento para a utilização de peróxido de hidrogênio como algicida

A redução de nutrientes é amplamente considerada como a melhor estratégia para combater a floração das cianobactérias. O peróxido de hidrogênio (H_2O_2) pode reduzir significativamente a quantidade de carbono orgânico, sendo canalizado por meio de procariontes, bem como alterar a biodisponibilidade de carbono orgânico e nutrientes por intermédio da redução das taxas e das mudanças de produção heterotrófica procariótica (PHP) e atividade enzimática extracelular (EEA) (BALTAR *et al.*, 2013). No entanto, melhorar a qualidade da água por meio da redução de nutrientes de um lago hipereutrófico é, muitas vezes, um processo lento e difícil. Assim, estratégias de curto prazo para controlá-las vêm sendo estudadas, sendo uma delas a aplicação de H_2O_2 (YANG *et al.*, 2018).

Embora os métodos químicos de supressão de cianobactérias não sejam ideais, o H_2O_2 é preferível aos algicidas químicos mais tradicionais, como o sulfato de cobre e o alumínio, por exemplo (BARRINGTON *et al.*, 2013). A preferência por esse algicida se dá por ser um potente oxidante, por não introduzir elementos contaminantes na água, não ser formador de organo-halogenados e apresentar relativo baixo custo. É, assim, considerado uma das soluções mais baratas e efetivas a curto prazo para o controle das cianobactérias (LIU *et al.*, 2017). O H_2O_2 decompõe-se em O_2 e água de tal forma que não permanece no sistema por muito tempo nem resulta na formação de subprodutos prejudiciais (MOSTOFA *et al.*, 2013). O H_2O_2 (potencial padrão em V de 1,77) é produzido naturalmente em sistemas de água doce em baixas concentrações, por fotólise da matéria orgânica dissolvida, e formado biologicamente pelo fitoplâncton (WEENIK *et al.*, 2015). Esse algicida, em baixas concentrações, pode proporcionar benefícios sobre a aplicação de outros oxidantes nas mesmas dosagens,

já que é capaz de oxidar MIB (2-metilisborneol) e geosmina (trans-1,10-dimetil-trans-9-decalol), ao contrário do cloro (potencial padrão em V de 1,4) (YUAN *et al.*, 2013; WERT *et al.*, 2014).

A aplicação de H_2O_2 é um método de controle rápido que demonstrou sucesso em aplicações em diversos ambientes aquáticos. Após a aplicação de H_2O_2 em um pequeno lago na Holanda com floração de *Planktothrix agardhii*, a sua vitalidade foi reduzida em 70% em 3 horas (MATTHIJS *et al.*, 2012). Além disso, a abundância de cianobactérias foi reduzida de $6,0 \times 10^5$ células mL^{-1} , antes da adição de H_2O_2 , para $1,0 \times 10^4$ células mL^{-1} , 10 dias após a adição, permanecendo baixa por 7 semanas e a concentração de cianotoxina diminuiu a uma taxa semelhante à população de cianobactérias (MATTHIJS *et al.*, 2012).

Considera-se controle bem-sucedido de cianobactérias suprimir uma floração utilizando uma concentração de H_2O_2 mais baixa possível, limitando, assim, os potenciais efeitos sobre outros organismos (MORRIS *et al.*, 2016). Esse controle tem a vantagem de que as cianobactérias são suprimidas, enquanto outros organismos são afetados em menor escala. Além disso, o H_2O_2 adicionado se degrada em água e oxigênio dentro de alguns dias e, dessa forma, não deixa traços químicos no ambiente. (MATTHIJS *et al.*, 2012).

Barrington *et al.* (2013) estudaram a aplicabilidade do H_2O_2 na remoção de cianobactérias e microcistinas de águas residuais tratadas em lagoos de estabilização em escala real. O H_2O_2 diminuiu significativamente a densidade de cianobactérias e a concentração de microcistinas (reduzida para aproximadamente 8% do valor inicial) em poucos dias após a aplicação. Por outro lado, houve crescimento de fitoplâncton eucarioto, sugerindo que o H_2O_2 pode ser usado no controle de cianobactérias em lagoos de estabilização, devido à sua sensibilidade a esse algicida. O estudo indicou que, apesar de as doses mais altas aplicadas (40 mg.L^{-1}) poderem levar à morte do zooplâncton (*Daphnia carinata* e *Moina sp.*) em 24 horas, é improvável que isso aconteça nas lagoos de estabilização, devido à capacidade do zooplâncton de migrar para áreas com menores concentrações do oxidante.

Estudos mostram que alta quantidade de matéria orgânica na água aumenta a taxa de degradação e a necessidade do aumento da concentração do H_2O_2 , provocando a redução da eficácia do H_2O_2 na eliminação de cianobactérias. A eliminação de cianobactérias requer o uso de doses baixas de H_2O_2 , definindo, assim, os limites para uso desse composto em lagos e reservatórios artificiais (BARRINGTON *et al.*, 2011; REICHWALDT *et al.*, 2012; WEENIK *et al.*, 2015).

Limitações do uso de peróxido de hidrogênio no controle de cianobactérias

A aplicação de H_2O_2 em larga escala ainda apresenta alguns desafios. Até o momento, a aplicação em corpos hídricos inteiros foi testada apenas em um lago raso com profundidade máxima de 2 m e uma área de superfície de $\sim 0,12 \text{ km}^2$, devido à dificuldade logística e de aplicação de forma homogênea (MATTHIJS *et al.*, 2012). Além disso, ainda existe o risco potencial de lise maciça de cianobactérias resultante da aplicação de H_2O_2 , causando a liberação do conteúdo intracelular, inclusive de toxinas, como as microcistinas. Por outro lado, apesar de as concentrações de microcistinas aumentarem imediatamente após a aplicação de H_2O_2 , foi possível observar redução para abaixo dos níveis de detecção do método analítico ($< 1 \text{ } \mu\text{g.L}^{-1}$), após vários dias da aplicação (OTTEN *et al.*, 2012). É importante lembrar que, além da contribuição do H_2O_2 para a degradação da microcistina, outros efeitos ambientais, tais como a fotólise, a biodegradação e a adsorção, por exemplo, também são responsáveis pela diminuição da

concentração de microcistina dissolvida (BARRINGTON *et al.*, 2013). Esse fato reforça a necessidade de aprofundamento dos estudos envolvendo a aplicação do H_2O_2 em reservatórios de maior porte, bem como conhecer, além da água, o sedimento desse local.

Estresse oxidativo em cianobactérias

Espécies reativas de oxigênio

Antes da evolução das cianobactérias, a Terra tinha uma atmosfera redutora (FAN *et al.*, 2013). Há aproximadamente três bilhões de anos, a atmosfera terrestre se alterou drasticamente: o oxigênio passou a ser produzido de forma mais abundante a partir da fotossíntese realizada por cianobactérias (DOMONKOS *et al.*, 2013). Como primeiros organismos produtores de O_2 , as cianobactérias foram pioneiras a encontrar os efeitos nocivos das espécies reativas de oxigênio (EROs), inevitavelmente produzidas como um subproduto do metabolismo aeróbico. As EROs incluem o radical ânion superóxido (O_2^-), o radical hidroxila (OH) e o H_2O_2 , dentre outros (BURSON *et al.*, 2014). Como um di-radical estável e um fraco acceptor de elétrons, o O_2 não é capaz de oxidar aminoácidos ou ácidos nucleicos. Já o radical ânion superóxido, a radical hidroxila e o peróxido de hidrogênio são oxidantes mais fortes e altamente reativos com a maioria das biomoléculas. Isso ocorre porque as EROs são normalmente poderosas agentes oxidantes que danificam todos os tipos de estrutura celular (FAN *et al.*, 2013).

Mecanismos de dano celular

O estresse oxidativo ocorre quando as EROs, devido à resposta à presença de substâncias oxidante, como OH, H_2O_2 , se acumulam no interior da célula. Essas EROs são prejudiciais a lipídeos, proteínas e DNA (LIU *et al.*, 2018). O radical hidroxila pode deformar as cadeias laterais de ácido graxo dos lipídios da membrana, removendo um átomo de hidrogênio (H) de um átomo de carbono (C) na cadeia lateral do ácido graxo, formando água (LIU *et al.*, 2011a). O C é deixado com um elétron desemparelhado, tornando-se um radical que então reage com O_2 para formar um peróxido orgânico, que remove um H de uma cadeia lateral vizinha, criando outro radical. As proteínas são danificadas pela oxidação das cadeias laterais e dos eixos principais polipeptídicos, resultando na formação de grupos carbonila, tendo como consequência a morte das cianobactérias (LIU *et al.*, 2011a).

Mecanismos empregados contra o estresse oxidativo

Mecanismos preventivos e antioxidantes não enzimáticos

Como todos os organismos aeróbicos, as cianobactérias desenvolveram mecanismos para prevenir danos, como dissipação de energia e filtros solares de radiação ultravioleta (UV), sendo a scitonemina uma das substâncias responsáveis por atuar como filtro solar anti-UV (MOURELLE *et al.*, 2017; SUN *et al.*, 2019). Scitonemina é um pigmento amarelo a marrom, lipossolúvel, não fluorescente, muito estável, que é excretado e depositado nas bainhas de polisacarídeos extracelulares de algumas cianobactérias, sendo que a sua fluorescência sob luz UV demonstra que o pigmento é eficaz para proteger as células da entrada radiação quase UV (GAO *et al.*, 2011). O excesso de energia pode ser dissipado por meio da inibição envolvendo carotenoides não fotoquímicos induzidos pela luz azul (LEUNERT *et al.*, 2014) e pela regulação da biossíntese de proteínas leves de alta indutibilidade (DIXON *et al.*, 2013).

As cianobactérias contêm antioxidantes não enzimáticos, principalmente carotenoides, como β -caroteno, mixoxantofila, zeaxantina e equinenona (DOMONKOS *et al.*, 2013). Os carotenoides dissipam a energia da clorofila fotossensível. Em um experimento desenvolvido por Kopečná *et al.* (2012), observou-se que quando a capacidade de produzir zeaxantina era removida em uma cepa mutante de *Synechocystis* PCC 6803, aumentava-se a sensibilidade à alta intensidade de luz e ao estresse oxidativo. O α -tocoferol, mais comumente conhecido como vitamina E, é outro importante antioxidante não enzimático produzido por algumas cianobactérias. α -tocoferol protege as células de cianobactérias da peroxidação lipídica (INOUE *et al.*, 2011). Mutantes deficientes em α -tocoferol foram mais sensíveis ao estresse oxidativo induzido pela adição de ácido leve e linoleico do que os mutantes do tipo selvagem (KOPEČNÁ *et al.*, 2012).

Produção de microcistina

A produção de microcistinas tem sido proposta como mecanismo de proteção contra o estresse oxidativo, visto que atuam como sequestradoras de radicais livres (DZIALLAS *et al.*, 2011). Zilliges *et al.* (2011) propuseram um mecanismo sobre como as microcistinas são benéficas para as células produtoras de toxinas expostas ao estresse oxidativo. Estudos indicam a existência de genes que têm sido transcritos e que codificam a produção de toxinas (*mcy*), os quais são elevados sob alta intensidade de luz (SCHUURMANS *et al.*, 2018).

Curiosamente, sob condições de estresse oxidativo, os genes individuais no cluster do gene *mcy* são regulados em graus variados, com *mcyB* regulada em 20%, em comparação com a regulação positiva de *mcyD* em 37% (NEILAN *et al.*, 2013). A análise da expressão desses genes indica que a biossíntese de microcistinas ocorre durante o período de luz do ciclo claro/escuro (MAKOWER *et al.*, 2015). Schuurmans *et al.* (2018) propuseram uma estratégia na qual a microcistina protege a célula contra o estresse oxidativo. Sob condições de estresse oxidativo, as moléculas de microcistina se ligam a várias proteínas (incluindo cisteínas sensíveis a redox) dentro da célula, protegendo as proteínas contra danos por EROs. Em uma cepa mutante deficiente de microcistina, verificou-se acúmulo diferencial de proteínas sensíveis a redox. Além disso, as cepas mutantes deficientes de microcistina são mais sensíveis às condições de intensa luz e estresse oxidativo induzidas na adição de H_2O_2 , sendo necessários a essas cepas genes que estimulem a produção de cianotoxinas (MAKOWER *et al.*, 2015).

O papel da microcistina na proteção contra o estresse oxidativo também é razoável do ponto de vista evolutivo. Atualmente, as cianobactérias são classificadas entre cepas tóxicas e não tóxicas (STRAUB *et al.*, 2011). Entretanto, análises filogenéticas indicam que todas as cianobactérias ancestrais eram capazes de produzir toxinas (LIU *et al.*, 2018). Os genes da microcistina podem ter coevoluído com genes de manutenção e tenham sido perdidos em linhagens modernas não tóxicas. A perda da capacidade de síntese de microcistinas pode ter ocorrido à medida que as cianobactérias desenvolveram outros mecanismos de proteção contra o estresse oxidativo menos dispendiosos do ponto de vista energético (LIU *et al.*, 2011b). Nas linhagens modernas de cianobactérias, a produção de toxinas só pode ser evolutivamente vantajosa para algumas cepas, como as cianobactérias que crescem sob condições de floração superficial, já que experimentam estresse oxidativo elevado devido a altos níveis de luz e supersaturação de O_2 (OTTEN *et al.*, 2012).

CONCLUSÃO

Apesar de as cianobactérias serem os primeiros organismos produtores de O₂ e as pioneiras a encontrar os efeitos nocivos das EROs, a literatura indica que são preferencialmente destruídas pelo H₂O₂ em relação aos outros fitoplânctons. A aplicação de H₂O₂ para controle de cianobactérias em ambientes aquáticos continentais apresenta inúmeras vantagens sobre os outros métodos tradicionais, desde que seja conhecido e estimado o controle de proporção do produto relacionado à densidade de célula.

Elementos da dinâmica ecológica e do impacto sobre os outros organismos nos reservatórios são de fundamental importância para o uso sustentável dessa técnica. Questões sobre seus impactos nos peixes e no zooplâncton, além dos outros fitoplânctons, devem ser respondidas. Outros questionamentos importantes que devem ser feitos são: qual o efeito de repetitivas aplicações de H₂O₂ e o efeito imediato sobre a biota? Não estaríamos, com isso, selecionando uma espécie super-resistente de cianobactéria, ainda mais deletéria que as atuais, ou favorecendo a floração de fitoplâncton eucarioto?

Outro aspecto importante a ser considerado é a necessidade de melhor estudar as técnicas de aplicação do H₂O₂ em reservatórios de grande porte, já que experiências em escala real se limitam a reservatórios rasos e pequenos e a lagoas de estabilização. Noções sobre como e a que profundidade e distância ocorrem a captação de água das estações de tratamento e o acúmulo de sedimentos também são importantes, pois, devido à ocorrência de quaisquer alterações que revolvam o sedimento, existe a possibilidade de estarem disponíveis na água e alterando o êxito da técnica.

CONTRIBUIÇÕES DOS AUTORES

Reis, K.C.: Conceituação, Curadoria de Dados, Análise Formal, Obtenção de Financiamento, Investigação, Metodologia, Escrita – Primeira Redação, Escrita – Revisão e Edição. Capelo Neto, J.: Administração do Projeto, Recursos, Supervisão, Validação, Visualização, Escrita – Revisão e Edição.

REFERÊNCIAS

- AL-HAJ, L.; LUI, Y.; ABED, R.; GOMAA, M.; PURTON, S. Cyanobacteria as chassis for industrial biotechnology: progress and prospects. *Life*, v. 6, n. 4, p. 42, 2016. <https://doi.org/10.3390/life6040042>
- ANDERSSON, A.; HÖGLANDER, H.; KARLSSON, C.; HUSEBY, S. Key role of phosphorus and nitrogen in regulating cyanobacterial community composition in the northern Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, v. 164, p. 161-171, 2015. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.07.013>
- BABAEIAN, M.; PIRI, I.; TAVASSOLI, A.; ESMAELIAN, Y.; GHOLAMI, H. Effect of water stress and micronutrients (Fe, Zn and Mn) on chlorophyll fluorescence, leaf chlorophyll content and sunflower nutrient uptake in Sistan region. *African Journal of Agricultural Research*, v. 6, n. 15, p. 3526-3531, 2011.
- BALLOT, A.; SANDVIK, M.; RUNDBERGET, T.; BOTHA, C.J.; MILES, C.O. Diversity of cyanobacteria and cyanotoxins in Hartbeespoort Dam, South Africa. *Marine and Freshwater Research*, v. 65, p. 175-189, 2014. <http://doi.org/10.1071/MF13153>
- BALTAR, F.; REINTHALER, T.; HERNDL, G.J.; PINHASSI, J. Major effect of hydrogen peroxide on bacterioplankton metabolism in the Northeast Atlantic. *Public Library of Science One*, v. 8, n. 4, p. e61051, 2013. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0061051>
- BARRINGTON, D.J.; REICHWALDT, E.S.; GHADOUANI, A. The use of hydrogen peroxide to remove cyanobacteria and microcystins from waste stabilization ponds and hypereutrophic systems. *Ecological Engineering*, v. 50, 2013, p. 86-94, 2013. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2012.04.024>
- BIŽIĆ, M.; KLINTZSCH, T.; IONESCU, D.; HINDIYEH, M.Y.; GÜNTHEL, M.; MUROPASTOR, A.M.; ECKERT, W.; URICH, T.; KEPPLER, F.; GROSSART, H.P. Aquatic and terrestrial cyanobacteria produce methane. *Science Advances*, v. 6, n. 3, p. eaax5343, 2020. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aax5343>
- BORGES, H.L.F.; BRANCO, L.H.Z.; MARTINS, M.D.; LIMA, C.S.; BARBOSA, P.T.; LIRA, G.A.S.T.; BITTENCOURT-OLIVEIRA, M.C.; MOLICA, R.J.R. Cyanotoxin production and phylogeny of benthic cyanobacterial strains isolated from the northeast of Brazil. *Harmful Algae*, v. 43, p. 46-57, 2015. <http://doi.org/10.1016/j.hal.2015.01.003>
- BOYD, E.S.; PETERS, J.W. New insights into the evolutionary history of biological nitrogen fixation. *Frontiers in microbiology*, v. 4, p. 201, 2013. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2013.00201>
- BURSON, A.; MATTHIJS, H.C.P.; BRUIJNE, W.; TALENS, R.; HOOGENBOOM, R.; GERSSEN, A.; VISSER, P.M.; STOMP, M.; STEUR, K.; VAN SCHEPPINGEN, Y.; HUISMAN, J. Termination of a toxic *Alexandrium* bloom with hydrogen peroxide. *Harmful Algae*, v. 31, p. 125-135, 2014. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2013.10.017>
- CAMSUND, D.; LINDBLAD, P. Engineered transcriptional systems for cyanobacterial biotechnology. *Frontiers in bioengineering and biotechnology*, v. 2, p. 40, 2014. <https://doi.org/10.3389/fbioe.2014.00040>
- CARILLO, S.; PIERETTI, G.; BEDINI, E.; PARRILLI, M.; LANZETTA, R.; CORSARO, M.M. Structural investigation of the antagonist LPS from the cyanobacterium *Oscillatoria planktothrix* FP1. *Carbohydrate research*, v. 388, p. 73-80, 2014. <https://doi.org/10.1016/j.carres.2013.10.008>
- CHEN, M.; BLANKENSHIP, R. E. Expanding the solar spectrum used by photosynthesis. *Cell Press*, v. 16, n. 8, p. 427-431, 2011. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.03.011>
- CHEN, M.; LI, Y.; BIRCH, D.; WILLOWS, R.D. A cyanobacterium that contains chlorophyll f - a red-absorbing photopigment. *FEBS Letters*, v. 586, n. 19, p. 3249-3254, 2012. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2012.06.045>
- CUI, H.; WANG, Y.; WANG, Y.; QIN, S. Genome-wide analysis of putative peroxiredoxin in unicellular and filamentous cyanobacteria. *BMC Evolutionary Biology*, v. 12, p. 220, 2012. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-220>
- DENG, J.; QIN, B.; PAERL, H.W.; ZHANG, Y.; WU, P.; MA, J.; CHEN, Y. Effects of nutrients, temperature and their interactions on spring phytoplankton community succession in Lake Taihu, China. *Public Library of Science one*, v. 9, n. 12, p. e113960, 2014. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0113960>

- DIXON, T.C.; VERMILYEA, A.W.; SCOTT, D.T.; VOELKER, B.M. Hydrogen peroxide dynamics in an agricultural headwater stream: evidence for significant non-photochemical production. *Limnology and Oceanography*, v. 58, n. 6, p. 2133-2144, 2013. <https://doi.org/10.4319/lo.2013.58.6.2133>
- DJABOURABI, A.; TOUATI, H.; SEHILI, N.; BOUSSADIA, M.I.; BENSOUILAH, M. Study of the physicochemical parameters of water and phytoplankton in Lake Tonga (wetland of the national park of El Kala, North East of Algeria). *International Journal of Biosciences*, v. 11, n. 3, p. 213-226, 2017. <https://doi.org/10.12692/ijb/11.3.213-226>
- DROBAC, D.; TOKODI, N.; KIPROVSKI, B.; MALEŇČIĆ, D.; VAŽIĆ, T.; NYBOM, S.; MERILUOTO, J.; SVIRČEV, Z. Microcystin accumulation and potential effects on antioxidant capacity of leaves and fruits of *Capsicum annuum*. *Journal of toxicology and environmental health*, v. 80, p. 145-154, 2017. <https://doi.org/10.1080/15287394.2016.1259527>
- DOMONKOS, I.; KIS, M.; GOMBOS, Z.; UGHY, B. Carotenoids, versatile components of oxygenic photosynthesis. *Progress in lipid research*, v. 52, p. 539-561, 2013. <https://doi.org/10.1016/j.plipres.2013.07.001>
- DZIALLAS, C.; GROSSART, H.P. Increasing oxygen radicals and water temperature select for toxic *Microcystis*. *Public Library of Science One*, v. 6, n. 9, p. 25569, 2011. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025569>
- EROKHINA, L.G.; SHATILOVICH, A.V.; KAMINSKAYA, O.P.; GILICHINSKII, D.A. The Absorption and Fluorescence Spectra of the Cyanobacterial Phycobionts of Cryptoendolithic Lichens in the High-Polar Regions of Antarctica. *Mikrobiologija*, v. 71, n. 5, p. 601-607, 2002.
- FAN, J.; HO, L.; HOBSON, P.; BROOKES, J. Evaluating the effectiveness of copper sulfate, chlorine, potassium permanganate, hydrogen peroxide and ozone on cyanobacterial cell integrity. *Water Research*, v. 47, n. 14, p. 5153-5164, 2013. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2013.05.057>
- FAULKNER, M.; RODRIGUEZ-RAMOS, J.; DYKES, G.F.; OWEN, S.V.; CASELLA, S.; SIMPSON, D.M.; BEYNON, R.J.; LIU, L.N. Direct characterization of the native structure and mechanics of cyanobacterial carboxysomes. *Nanoscale*, v. 9, n. 30, p. 10662-10673, 2017. <https://doi.org/10.1039/C7NR02524F>
- FLORES, E.; HERRERO, A.; FORCHHAMMER, K.; MALDENER, I. Septal Junctions in Filamentous Heterocyst-Forming Cyanobacteria. *Trends in Microbiology*, v. 24, n. 2, p. 79-82, 2016. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2015.11.011>
- FOYER, C.H. Reactive oxygen species, oxidative signaling and the regulation of photosynthesis. *Environmental and Experimental Botany*, v. 154, p. 134-142, 2018. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.05.003>
- GAO, Q.; GARCIA-PICHEL, F. Microbial ultraviolet sunscreens. *Nature Reviews Microbiology*, v. 9, n. 11, p. 791-802, 2011. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2649>
- GITELSON, A.A.; GAO, B.C.; LI, R.R.; BERDNIKOV, S.; LI, R.R.; SAPRYGIN, V. Estimation of chlorophyll-a concentration in productive turbid waters using a Hyperspectral Imager for the Coastal Ocean - the Azov Sea case study. *Environmental Research Letters*, v. 95, n. 6, p. 24023-6, 2011. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/6/2/024023>
- GRAHAM, J.L.; DUBROVSKY, N.M.; EBERTS, S.M. Cyanobacterial harmful algal blooms and U.S. Geological Survey science capabilities U.S. Geological Survey Open-File Report 2016-1174. 12 p., 2016. <https://doi.org/10.3133/ofr20161174>
- GUO, J.; ZHANG, C.; ZHENG, G.; XUE, J.; ZHANG, L. The establishment of season-specific eutrophication assessment standards for a water-supply reservoir located in Northeast China based on chlorophyll-a levels. *Ecological Indicators*, v. 85, p. 11, 2018. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.09.056>
- HERRERO, A.; STAVANS, J.; FLORES, E. The multicellular nature of filamentous heterocyst-forming cyanobacteria. *FEMS Microbiology Reviews*, v. 40, n. 6, 2016, p. 831-854. <https://doi.org/10.1093/femsre/fuw029>
- HUERTAS, I.E.; ROUCO, M.; LOPEZ-RODAS, V.; COSTAS, E. Warming will affect phytoplankton differently: evidence through a mechanistic approach. *Proceedings. Biological sciences*, v. 278, n. 1724, p. 3534-3543, 2011. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.0160>
- HUG, L.A.; BAKER, B.J.; ANANTHARAMAN, K.; BROWN, C.T.; PROBST, A.J.; CASTELLE, C.J.; et al. A new view of the tree of life. *Nature microbiology*, v. 1, p. 16048, 2016. <https://doi.org/10.1038/nmicrobiol.2016.48>
- HUISMAN, J.; CODD, G.A.; PAERL, H.W.; IBELINGS, B.W.; VERSPAGEN, J.M.H.; VISSER, P.M. Cyanobacterial blooms. *Nature Reviews Microbiology*, v. 16, n. 8, p. 471-483, 2018. <https://doi.org/10.1038/s41579-018-0040-1>
- INOUE, S.; EJIMA, K.; IWAI, E.; HAYASHI, H.; APPEL, J.; TYSTJÄRVI, E.; MURATA, N.; NISHIYAMA, Y. Protection by α -tocopherol of the repair of photosystem II during photoinhibition in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Biochimica et biophysica acta*, v. 1807, n. 2 p. 236-241, 2011. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2010.11.003>
- JANG, M.; BERTHOLD, D.E.; YU, Z.; SILVA-SANCHEZ, C.; LAUGHINGHOUSE IV, H.D.; DENSLow, N.D.; HAN, S. Atmospheric Progression of Microcystin-LR from Cyanobacterial Aerosols. *Environmental Science and Technology*, 2020. <https://doi.org/10.1021/acs.estlett.0c00464>
- KERFELD, C.A.; MELNICKI, M.R. Assembly, function and evolution of cyanobacterial carboxysomes. *Current opinion in plant biology*, v. 31, p. 66-75, 2016.
- KONDOLF, G.M.; GAO, Y.; ANNANDALE, G.W.; MORRIS, G.L.; JIANG, E.; ZHANG, J.; CAO, Y.; CARLING, P.; FU, K.; GUO, Q.; HOTCHKISS, R.; PETEUIL, C.; SUMI, T.; WANG, H.W.; WANG, Z.; WEI, Z.; WU, B.; WU, C.; YANG, C.T. Sustainable sediment management in reservoir sand regulated rivers: experiences from five continents. *Earth's Future*, v. 2, p. 256-280, 2014. <https://doi.org/10.1002/2013EF000184>
- KOPEČNÁ, J.; KOMENDA, J.; BUČINSKÁ, L.; SOBOTKA, R. Long-term acclimation of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803 to high light is accompanied by an enhanced production of chlorophyll that is preferentially channeled to trimeric photosystem I. *Plant Physiology*, v. 160, n. 4, p. 2239-2250, 2012. <https://doi.org/10.1104/pp.112.207274>
- KREMER, C.T.; GILLETTE, J.P.; RUDSTAM, L.G.; BRETTUM, P.; PTACNIK, R. A compendium of cell and natural unit biovolumes for > 1200 freshwater phytoplankton species. *Ecology*, v. 95, n. 10, p. 2984, 2014. <https://doi.org/10.1890/14-0603.1>
- LATYSHEVA, N.; JUNKER, V.L.; PALMER, W.J.; CODD, G.A.; BARKER, D. The evolution of nitrogen fixation in cyanobacteria. *Bioinformatics*, v. 28, n. 5, p. 603-606, 2012. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts008>
- LEUNERT, F.; ECKERT, W.; PAUL, A.; GERHARDT, V.; GROSSART, H.P. Phytoplankton response to UV generated hydrogen peroxide from natural organic matter. *Journal of Plankton Research*, v. 36, n. 1, p. 1-13, 2014. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbt096>
- LIU, Y.; CHEN, W.; LI, D.; HUANG, Z.; SHEN, Y.; LIU, Y. Cyanobacteria/cyanotoxin contaminations and eutrophication status before Wuxi drinking water crisis in Lake Taihu, China. *Journal of environmental sciences (China)*, v. 23, n. 4, p. 575-581, 2011a. [https://doi.org/10.1016/s1001-0742\(10\)60450-0](https://doi.org/10.1016/s1001-0742(10)60450-0)

- LIU, X.; SHENG, J.; CURTISS, I.I.R. Fatty acid production in genetically modified cyanobacteria. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 108, n. 17, p. 6899-6904, 2011b. <https://doi.org/10.1073/pnas.1103014108>
- LIU, M.; SHI, X.; CHEN, C.; LI, Y.; SUN, C. Responses of *Microcystis* colonies of different sizes to hydrogen peroxide stress. *Toxins*, v. 9, n. 10, p. 306, 2017. <https://doi.org/10.3390/toxins9100306>
- LIU, P.; WEI, J.; YANG, K.; MASSEY, I.Y.; GUO, J.; ZHANG, C.; YANG, F. Isolation, molecular identification, and characterization of a unique toxic cyanobacterium *Microcystis* sp. found in Hunan Province, China. *Journal of toxicology and environmental health. Part A*, v. 81, n. 21, p. 1142-1149, 2018. <https://doi.org/10.1080/15287394.2018.1532716>
- MAKOWER, A.K.; SCHUURMANS, J.M.; GROTH, D.; ZILLIGES, Y.; MATTHIJS, H.C.P.; DITTMANN, E. Transcriptomics-aided dissection of the intracellular and extracellular roles of microcystin in *Microcystis aeruginosa* PCC 7806. *Applied and environmental microbiology*, v. 81, n. 2, p. 544-554, 2015. <https://doi.org/10.1128/AEM.02601-14>
- MATTHIJS, H.C.P.; VISSER, P.M.; REEZE, B.; MEEUSE, J.; SLOT, P.C.; WIJN, G.; TALENS, R.; HUISMAN, J. Selective suppression of harmful cyanobacteria in an entire lake with hydrogen peroxide. *Water research*, v. 46, n. 5, p. 1460-1472, 2012. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2011.11.016>
- MEIRELES, D.A.; SCHRIPESEMA, J.; VETÖ ARNHOLDT, A.C.; DAGNINO, D. Persistence of Only a Minute Viable Population in Chlorotic *Microcystis aeruginosa* PCC 7806 Cultures Obtained by Nutrient Limitation. *Public Library of Science One*, v. 10, n. 7, p. e0133075, 2015. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0133075>
- MORRIS, J.J.; JOHNSON, Z.I.; WILHELM, S.W.; ZINSER, E.R. Diel regulation of hydrogen peroxide defenses by open ocean microbial communities. *Journal of Plankton Research*, v. 38, n. 4, p. 1-12, 2016. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbw016>
- MORRISSEY, J.; BOWLER, C. Iron utilization in marine cyanobacteria and eukaryotic algae. *Frontiers in microbiology*, v. 3, p. 43, 2012. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2012.00043>
- MOSTOFA, K.M.G.; LIU, C.; SAKUGAWA, H.; VIONE, D.; MINAKATA, D.; WU F. Photoinduced and microbial generation of hydrogen peroxide and organic peroxides in natural waters. In: Mostofa KMG, Yoshioka T, Mottaleb A, Vione D (eds.) *Photobiogeochemistry of organic matter: principles and practices in water*. Heidelberg: Springer, p. 139-207, 2013.
- MOURELLE, M.L.; GÓMEZ, C.; SOTO, J.L.L. The Potential Use of Marine Microalgae and Cyanobacteria in Cosmetics and Thalassotherapy. *Cosmetics*, v. 4, n. 4, p. 46, 2017. <https://doi.org/10.3390/cosmetics4040046>
- NAKAYAMA, T.; ARCHIBALD, J.M. Evolving a photosynthetic organelle. *BMC Biology*, v. 10, n. 1, p. 35, 2012. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-10-35>
- NEILAN, B.A.; PEARSON, L.A.; MUENCHHOFF, J.; MOFFITT, M.C.; DITTMANN, E. Environmental conditions that influence toxin biosynthesis in cyanobacteria. *Environmental microbiology*, v. 15, n. 5, p. 1239-1253, 2013. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2012.02729.x>
- OMETTO, J.P.; PACHECO, F.S.; CIMBLERIS, A.C.P.; STECH, J.L.; LORENZZETTI, J.A.; ASSIREU, A.; SANTOS, M.A.; MATVIENKO, B.; ROSA, L.P.; GALLI, C.S.; ABE, D.S.; TUNDISI, J.G.; BARROS, N.O.; MENDONÇA, R.F.; ROLAND, F. Carbon dynamic and emissions in Brazilian hydropower reservoirs. In: ALCANTARA, E.H. (ed) *Energy resources: development, distribution and exploitation*. Nova Science Publishers: Hauppauge, p. 155-188, 2012.
- OTTEN, T.G.; XU, H.; QIN, B.; ZHU, G.; PAERL, H.W. Spatiotemporal patterns and ecophysiology of toxigenic *Microcystis* blooms in Lake Taihu, China: implications for water quality management. *Environmental science & technology*, v. 46, n. 6, p. 3480-3488, 2012. <https://doi.org/10.1021/es2041288>
- PACHECO, C.H.A.; CEBALLOS, B.S.O.; LIMA NETO, I.E. A regression analysis to determine the level of eutrophication of a reservoir in the Brazilian semiarid. *Revista AIDIS de Ingeniería y Ciencias Ambientales*, v. 9, n. 2, p. 274-289, 2016.
- PAERL, H.W. Mitigating harmful cyanobacterial blooms in a human and climatically impacted world. *Life*, v. 4, n. 4, p. 988-1012, 2014. <https://doi.org/10.3390/life4040988>
- PAERL, H.W.; PAUL, V.J. Climate change: links to global expansion of harmful cyanobacteria. *Water Res.*, v. 46, n. 5, p. 1349-1363, 2012. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2011.08.002>
- PAERL, H.W.; XU, H.; HALL, N.S.; ZHU, G.; QIN, B.; WU, Y.; ROSSIGNOL, K.L.; DONG, L.; MCCARTHY, M.J.; JOYNER, A.R. Controlling cyanobacterial blooms in hypertrophic Lake Taihu, China: will nitrogen reductions cause replacement of non-N₂ fixing by N₂ fixing taxa? *Public Library of Science One*, v. 9, n. 11, p. e113123, 2014. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0113123>
- PETER, K.H.; SOMMER, U. Interactive effect of warming, nitrogen and phosphorus limitation on phytoplankton cell size. *Ecology and Evolution*, v. 5, n. 5, p. 1011-1024, 2015. <https://doi.org/10.1002/ece3.1241>
- RAE, B.D.; LONG, B.M.; BADGER, M.R.; PRICE, G.D. Functions, compositions, and evolution of the two types of carboxysomes: polyhedral microcompartments that facilitate CO₂ fixation in cyanobacteria and some proteobacteria. *Microbiology and molecular biology reviews*: MMBR, v. 77, n. 3, p. 357-79, 2013. <https://doi.org/10.1128/MMBR.00061-12>
- RASTOGI, R.P.; SONANI, R.R.; MADAMWAR, D. Effects of PAR and UV radiation on the structural and functional integrity of phycocyanin, phycoerythrin and allophycocyanin isolated from the marine cyanobacterium *Lyngbya* sp. A09DM. *Photochemistry and photobiology*, v. 91, n. 4, p. 837-844, 2015. <https://doi.org/10.1111/php.12449>
- REICHWALDT, E.S.; ZHENG, L.; BARRINGTON, D.J.; GHADOUANA, A. Acute toxicological response of *Daphnia* and *Moina* to hydrogen peroxide. *Journal of Environmental Engineering*, v. 138, n. 5, p. 607-611, 2012. [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)EE.1943-7870.0000508](https://doi.org/10.1061/(ASCE)EE.1943-7870.0000508)
- ŘEZANKA, T.; PALYZOVÁ, A.; SIGLER, K. Isolation and identification of siderophores produced by cyanobacteria. *Folia Microbiologica*, v. 63, n. 5, p. 569-579, 2018. <https://doi.org/10.1007/s12223-018-0626-z>
- RIKKINEN, J. Cyanobacteria in Terrestrial Symbiotic Systems. In: HALLENBECK, P.C. (ed). *Modern topics in the Phototrophic Prokaryotes*. Environmental and Applied Aspects. London: Springer International Publishing AG, p. 243-294, 2017.
- ROCHA JUNIOR, C.A.N.; COSTA, M.R.A.; MENEZES, R.F.; ATTAYDE, J.L.; BECKER, V. Water volume reduction increases eutrophication risk in tropical semi-arid reservoirs. *Acta Limnologica Brasiliensia*, v. 30, p. e106, 2018. <https://doi.org/10.1590/S2179-975X2117>
- SAINI, D.K.; PABBI, S.; SHUKLA, P. Cyanobacterial pigments: Perspectives and biotechnological approaches. *Food and Chemical Toxicology*, v. 120, p. 616-624, 2018. <https://doi.org/10.1016/j.fct.2018.08.002>
- SCHUURMANS, J.M.; BRINKMANN, B.W.; MAKOWER, A.K.; DITTMANN, E.; HUISMAN, J.; MATTHIJS, H.C.P. Microcystin interferes with defense against high oxidative stress in harmful cyanobacteria. *Harmful Algae*, v. 78, p. 47-55, 2018. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2018.07.008>

- SHANG, L.; FENG, M.; XU, X.; LIU, F.; KE, F.; LI, W. Co-occurrence of microcystins and taste-and-odor compounds in drinking water source and their removal in a full-scale drinking water treatment plant. *Toxins*, v. 10, n.1, p. 26, 2018. <https://doi.org/10.3390/toxins10010026>
- SOBIECHOWSKA-SASIM, M.; STOŃ-ĘGIERT, J.; KOSAKOWSKA, A. Quantitative analysis of extracted phycobilin pigments in cyanobacteria – an assessment of spectrophotometric and spectrofluorometric methods. *Journal of Applied Phycology*, v. 26, p. 2065-2074, 2014. <https://doi.org/10.1007/s10811-014-0244-3>
- SPOOF, L.; CATHERINE, A. Appendix III. Tables of microcystins and nodularins. In: MERILUOTO, J.; SPOOF, L.; Codd, G.A. (Eds.) *Handbook on Cyanobacterial Monitoring and Cyanotoxin Analysis Chichester*. Nova Jersey: Wiley, p. 526-537, 2017.
- STADNICHUK, I.N.; KRASILNIKOV, P.M.; ZLENKO, D.V. Cyanobacterial phycobilisomes and phycobiliproteins. *Microbiology*, v. 84, n. 2, p. 101-111, 2015.
- STRAUB, C.; QULLARDET, P.; VERGALLI, J.; MARSAC, N.T.; HUMBERT, J.F. A day in the life of *Microcystis aeruginosa* strain PCC 7806 as revealed by transcriptomic analysis. *Public Library of Science One*, v. 6, n. 1, p. e16208, 2011. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0016208>
- SUN, Y.; LI, Y.; LI, L.; HE, H. Preservation of Cyanobacterial UVR-Shielding Pigment Scytonemin in Carbonate Ooids Formed in Pleistocene Salt Lakes in the Qaidam Basin, Tibetan Plateau. *Geophysical Research Letters*, v. 46, p. 1-9, 2019. <https://doi.org/10.1029/2019GL083321>
- SVIRČEV, Z.; LUJIĆ, J.; MARINOVIĆ, Z.; DROBAC, D.; TOKODI, N.; STOJILJKOVIĆ, B.; MERILUOTO, J. Toxicopathology induced by microcystins and nodularin: a histopathological review. *Journal of environmental science and health. Part C, Environmental carcinogenesis & ecotoxicology reviews*, v. 33, p. 125-167, 2015. <https://doi.org/10.1080/10590501.2015.1003000>
- SZLAG, D.C.; SINCLAIR, J.L.; SOUTHWELL, B.; WESTRICK, J.A. Cyanobacteria and cyanotoxins occurrence and removal from five high-risk conventional treatment drinking water plants. *Toxins*, v. 7, n. 6, p. 2198-2220, 2015.
- WEENIK, E.F.J.; LUJIMSTRA, V.M.; SCHUURMANS, J.M.; VAN HERK, M.J.; VISSER, P.M.; MATTHIJS, H.C.P. Combatting cyanobacteria with hydrogen peroxide: a laboratory study on the consequences for phytoplankton community and diversity. *Frontiers in microbiology*, v. 6, p. 714, 2015. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00714>
- WERT, E.C.; KORAK, J.A.; TRENHOLM, R.A.; ROSARIO-ORTIZ, F.L. Effect of oxidant exposure on the release of intracellular microcystin, MIB, and geosmin from three cyanobacteria species. *Water Research*, v. 52, p. 251-259, 2014. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2013.11.001>
- WHITTON, B.A.; POTTS, M. Introduction to the Cyanobacteria. In: WHITTON, B.A. (Ed.) *Ecology of Cyanobacteria II: Their Diversity in Space and Time*, p.1-13, 2012.
- YANG, Z.; BULEY, R.P.; FERNANDEZ-FIGUEROA, E.G.; BARROS, M.U.G.; RAJENDRAN, S.; WILSON, A.E. Hydrogen peroxide treatment promotes chlorophytes over toxic cyanobacteria in a hyper-eutrophic aquaculture pond. *Environmental Pollution*, v. 240, p. 590-598, 2018. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.05.012>
- YOKOO, R.; HOOD, R.D.; SAVAGE, D.F. Live-cell imaging of cyanobacteria. *Photosynthesis Research*, v. 126, n. 1, p. 33-46, 2014. <https://doi.org/10.1007/s11120-014-0049-x>
- YUAN, B.L.; XU, D.M.; LI, F.; FU, M.L. Removal efficiency and possible pathway of odour compounds (2-methylisoborneol and geosmin) by ozonation. *Separation and Purification Technology*, v. 117, p. 53-58, 2013. <https://doi.org/10.1016/j.seppur.2013.04.029>
- YUNES, J. S. Floresções de Algas (Cianobactérias) Nocivas: Homem Vítima ou Culpado? *Ciano News*, 2002. Disponível em: <http://cianobacterias.furg.br/noticias/78-floracoes-de-algas-nocivas-abril-2002>. Acesso em: 11 nov. 2019.
- ZAMYADI, A.; DORNER, S.; NDONG, M.; ELLIS, D.; BOLDDUC, A.; BASTIEN, C.; PRÉVOST, M. Low-risk cyanobacterial bloom sources: Cell accumulation within full-scale treatment plants. *Journal American Water Works Association*, v. 105, p. 65-66, 2013. <https://doi.org/10.5942/jawwa.2013.105.0141>
- ZILLIGES, Y.; KEHR, J. C.; MEISSNER, S.; ISHIDA, K.; MIKKAT, S.; HAGEMANN, M.; KAPLAN, A.; BÖRNER, T.; DITTMANN, E. The Cyanobacterial Hepatotoxin Microcystin Binds to Proteins and Increases the Fitness of *Microcystis* under Oxidative Stress Conditions. *Public Library of Science One*, v. 6, n. 3, p. e17615, 2011. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017615>

