

Amanda Rodrigues Chiamonte

Efeitos da temperatura em *Gracilaria caudata* (Gracilariales, Rhodophyta): estudos fisiológicos em diferentes populações da costa brasileira

Effects of temperature on *Gracilaria caudata* (Gracilariales, Rhodophyta): physiology studies in different populations that occur on the Brazilian coastline

São Paulo

2022

Amanda Rodrigues Chiaramonte

Efeitos da temperatura em *Gracilaria caudata* (Gracilariales, Rhodophyta): estudos fisiológicos em diferentes populações da costa brasileira

Effects of temperature on *Gracilaria caudata* (Gracilariales, Rhodophyta): physiology studies in different populations that occur on the Brazilian coastline

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para obtenção de Título de Mestre em Ciências, na Área de Botânica.

Orientador(a): Profa. Dra. Estela Maria Plastino

Dissertation presented to the Institute of Biosciences of the University of São Paulo to obtain MSc degree in Botany

Supervisor: Prof. Dra. Estela Maria Plastino

São Paulo

2022

Catálogo na publicação
Serviço de Biblioteca e Documentação
Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo

Efeitos da temperatura em *Gracilaria caudata* (Gracilariales, Rhodophyta): estudos fisiológicos em diferentes populações da costa brasileira / Amanda Rodrigues Chiaramonte – São Paulo: A.R.C, 2022, 77pp.

Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.
Departamento de Botânica.

1 – *Gracilaria caudata*; 2 – Alga vermelha; 3 – Ecótipo; 4 – Temperatura; 5 – Diversidade intraespecífica; 6 – Mudanças climáticas;

I - Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências. Departamento de Botânica.

Comissão Julgadora

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a). Orientador(a)

Resumo

Efeitos da temperatura em *Gracilaria caudata* (Gracilariales, Rhodophyta): estudos fisiológicos em diferentes populações da costa brasileira

Nas últimas décadas, o aumento da temperatura global vem se mostrando impactante em ambientes terrestres e aquáticos. Até o momento, aponta-se que houve pelo menos aumento de 1°C na média da temperatura da superfície global, e que em até 2.100, este número pode aumentar entre 3,7°C a 4,8°C, se não houver esforços para mitigação. Os limites térmicos de uma espécie são determinados por sua genética, ou seja, por sua capacidade de adaptação e aclimatação. Variações genótípicas relacionadas à adaptação, em resposta a situações ambientais distintas, podem resultar em populações com “pools genéticos” bastante diversos. Populações que apresentam essa diversidade são chamadas de ecótipos. *Gracilaria caudata* é uma espécie de alga vermelha que ocorre nos mares da América Central e do Sul, presente em quase toda costa brasileira, e, portanto, sujeita à grande diversidade climática. Deste modo, levantam-se questões relacionadas aos limites fisiológicos de *G. caudata* quanto a diferentes temperaturas e à ocorrência de ecótipos. Neste trabalho, gametófitos femininos de quatro populações de *G. caudata*, duas do Nordeste (Estado do Ceará, CE; e Estado da Bahia, BA), uma do Sudeste (Estado do Espírito Santo, ES) e uma do Sul (Estado de Santa Catarina, SC) do Brasil, foram expostos a nove tratamentos de temperatura (15, 18, 20, 23, 25, 28, 30, 33 e 35 °C) por um período de 28 dias em condições controladas de laboratório. As variáveis analisadas foram taxa de crescimento (TC), comprimento do talo, número de ramificações, fluorescência *in vivo* da clorofila *a* e composição pigmentar (apenas para CE e ES). As populações analisadas mostraram respostas morfológicas e fisiológicas distintas nas diferentes temperaturas, com exceção de 35 °C, considerada letal para todas. As maiores diferenças com relação às taxas de crescimento, comprimento do talo e rendimento quântico máximo foram verificadas entre as populações dos estados do CE e de SC na maioria dos tratamentos de temperatura. Dos 23 aos 30°C, a população do CE mostrou maior desempenho fisiológico; já aos 18 e 20°C, isto ocorreu para a população de SC. Indivíduos da BA e ES apresentaram resultados intermediários relativos aos parâmetros analisados, similares aos das populações do estado do CE ou de SC. Os indivíduos da população da BA foram os que apresentaram capacidade de sobrevivência em maior amplitude térmica (15 a 33°C), seguidos dos indivíduos da população do estado do CE (18 a 33°C), do ES (15 a 30°C), e de SC (18 a 30°C). Esses dados, acrescidos das diferenças quantitativas observadas quanto aos valores obtidos para os parâmetros fisiológicos e morfológicos analisados, permitem afirmar que se trata de populações ecótípicas. Ressalta-se o desempenho fisiológico dos indivíduos procedentes do CE, que se mostraram mais promissores para futuros cultivos comerciais (TC: 23°C, ±10,85%; 25°C, ±11,23%; 28°C, ±11,83%; e 30°C, ±11,60%). Além disso, a população do estado do CE parece mais propensa a resistir a possíveis aumentos de temperatura, uma vez que a 33°C, apesar de suas taxas de crescimento terem sido inferiores (±5,98%) às observadas na faixa de 23 a 30°C, foram superiores às verificadas para indivíduos do estado da BA (±3,82%) que foi a única outra população que teve sobreviventes a este tratamento de temperatura.

Palavras-chave: *Gracilaria caudata*; Alga vermelha; Ecótipo; Temperatura; Diversidade intraespecífica;

Abstract

Effects of temperature on *Gracilaria caudata* (Gracilariales, Rhodophyta): physiology studies in different populations that occur on the Brazilian coastline

In recent decades, the increase in global temperature has been proving to have an impact on terrestrial and aquatic environments. Thus far, it has been shown that there was an increase of at least 1°C in the average temperature of the global surface, and that by 2,100, this number can increase from 3.7°C to 4.8°C, if no mitigating measures are implemented. The thermal limits of a species are determined by its genetics, that is, by its adaptability and acclimation capacity. Genotypic variations related to adaptation, as a response to distinct environmental situations, can result in populations with quite diverse “genetic pools”. Populations that exhibit this diversity are called ecotypes. *Gracilaria caudata* is a species of red algae that occurs in the seas of Central and South America, being present on almost the entire Brazilian coast, and therefore subject to great climatic diversity. Thus, questions are raised related to the physiological limits of *G. caudata* regarding different temperatures and the occurrence of ecotypes. In this work, female gametophytes of four populations of *G. caudata*, two from the Northeast (Ceará State, CE; and Bahia State, BA), one from the Southeast (Espírito Santo State, ES) and one from the South (Santa Catarina State, SC) of Brazil, were exposed to nine temperature treatments (15, 18, 20, 23, 25, 28, 30, 33 and 35 °C) for a period of 28 days under controlled laboratory conditions. The variables analyzed were growth rate (GR), thalli length, number of branches, *in vivo* chlorophyll *a* fluorescence and pigment composition (only for CE and ES). The analyzed populations have showed distinct morphological and physiological responses in the different temperatures, with the exception of 35°C, considered lethal for all of them. The greatest differences regarding growth rates, thalli length and maximum quantum yield were found between populations from CE and SC states in most temperature treatments. From 23 to 30°C, the CE population showed greater physiological performance; in contrast, from 18 to 20°C, the same occurred for the population from SC. Individuals of the populations from BA and ES presented intermediate results in relation to the parameters analyzed, similar to populations from the state of CE or SC. Individuals of the population from BA were the ones that showed the ability to survive in the greatest temperature range (15 to 33°C), followed by individuals of the population from the State of CE (18 to 33°C), from ES (15 to 30°C), and from SC (18 to 30°C). These data, added to the quantitative differences observed in the values obtained for the analyzed physiological and morphological parameters, allow us to state that these are ecotypic populations. It should be noted the physiological performance of the individuals originating from CE, that showed to be more promising for future commercial farming (GR: 23°C, ±10.85%; 25°C, ±11.23%; 28°C, ±11.83%; e 30°C, ±11.60%). In addition, the population from the state of CE seems more inclined to resist the possible increases in temperature, once at 33°C, although the growth rate was inferior (±5.98%) to the one observed between 23 and 30°C, it was superior to the rate verified for individuals from the state of BA (±3.82%) which was the only other population that had survivors to this temperature treatment.

Keywords: *Gracilaria caudata*; Red alga; Ecotype; Temperature; Intraspecific diversity.

1) Introdução geral

1.1) Mudanças climáticas

As mudanças climáticas vêm sendo um tópico de crescente interesse da comunidade científica a partir das décadas de 80 e 90, quando se começou a compreender e a se observar com maior frequência a ocorrência de fenômenos naturais, como tsunamis, ondas de calor e furacões, decorrentes de mudanças ambientais ocorridas ao longo do tempo. Desde então, centenas de milhares de artigos foram publicados sobre o assunto, abarcando o tema tanto de forma conceitual quanto investigativa (CALLAGHAN *et al.* 2020; EINECKER & KIRBY, 2020). Ações antrópicas nos ecossistemas são consideradas como os principais fatores propulsores das mudanças climáticas globais. Como exemplos dessas ações, têm-se: a constante emissão de poluentes na atmosfera e nos oceanos, que influencia diretamente na promoção do efeito estufa, e consequente aumento da temperatura global; o consumo de bens naturais de forma irresponsável, podendo levar a extinções locais; e, a promoção de extinções por causa humana, favorecendo o aparecimento de espécies invasoras, que podem modificar a estrutura de comunidades inteiras (HALPERN *et al.*, 2008; POLOCZANSKA *et al.*, 2013; TURRA *et al.*, 2013; GARCÍA *et al.*, 2018; IPCC, 2018; UN ENVIRONMENT, 2019).

Alterações climáticas ocorrem com relação aos: i) fatores abióticos, levando a variações na temperatura global e local, aumento da concentração de dióxido de carbono atmosférico, mudança no padrão de chuvas, maior ou menor irradiância, variações de pH (acidificação ou basificação) (HOEGH-GULDBERG & BRUNO, 2010; HARLEY *et al.*, 2012); e, ii) fatores bióticos, como as interações ecológicas. Essas mudanças podem afetar a distribuição e abundância dos organismos, proporcionando migrações, e alterar as estruturas das cadeias tróficas. Além disso, afeta também as características próprias dos organismos como sua morfologia, fisiologia e fenologia (VERGÉS, 2014).

No que se refere a publicações acerca do tema das mudanças climáticas, HARLEY (2006) e CAHILL (2014) indicam que, na maioria dos casos, o principal fator abiótico estudado é a temperatura. Essa desempenha papel crucial no funcionamento dos seres vivos, regula processos internos dos organismos, como o transporte entre membranas, ação de enzimas e proteínas, desempenho metabólico, crescimento e reprodução, e composição química e molecular (RAVEN & GEIRER, 1988; HOEGH-GULDBERG & BRUNO, 2010; HOFMANN & TODGHAM, 2010; KORDAS *et al.*, 2014). Ademais, a

temperatura determina a distribuição espacial dos organismos nas comunidades, uma vez que estes apresentam faixas de tolerância a certas temperaturas e temperaturas ótimas de sobrevivência.

Quando submetidos a temperaturas próximas ou além do seu limite, organismos podem ir lentamente diminuindo em abundância, e há severos desequilíbrios na estrutura das comunidades (HARLEY *et al.*, 2006; HOFMANN & TODGHAM, 2010; HARLEY *et al.*, 2012; GARCÍA *et al.*, 2018). Até o momento, aponta-se que houve pelo menos aumento de 1°C na média da temperatura global, e que em até 2100 ela pode aumentar em 4°C (UM ENVIRONMENT, 2019), causando impacto tanto nos ecossistemas terrestres quanto marinhos (HARLEY *et al.*, 2012) (Fig.1).

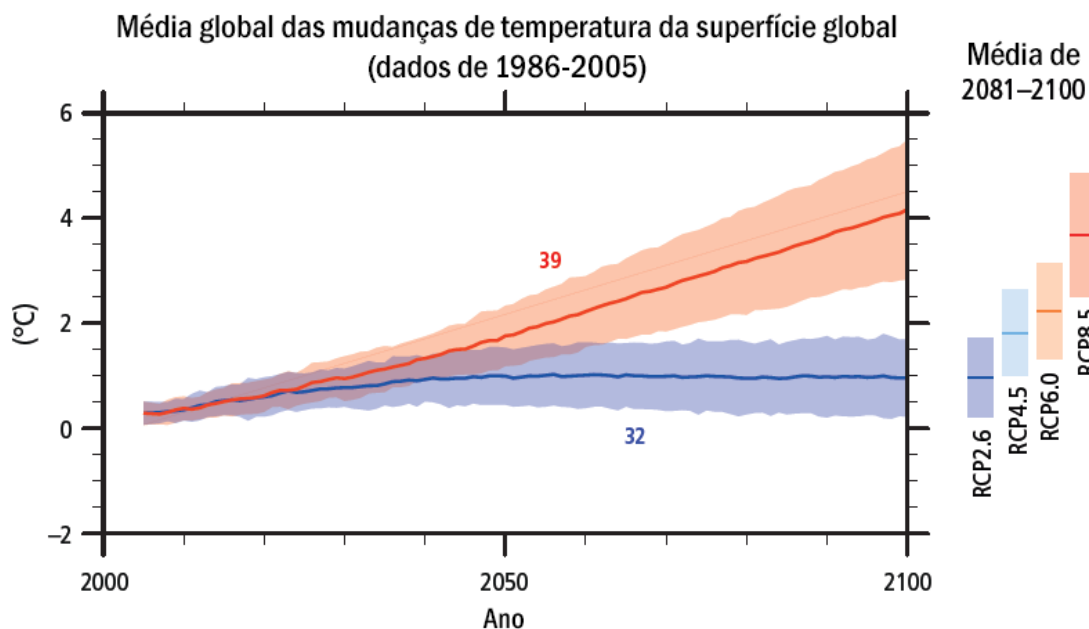


Figura 1 – Dados históricos e projeção da média global das mudanças de temperatura da superfície global (dados de 1986-2005). Estimativa do aumento de temperatura na superfície do globo ao longo do tempo baseada em quatro diferentes cenários de mitigação de emissão de gases poluentes dos anos 2006 a 2100, em que RCP 2.6 (Representative Concentration Pathway) (azul) representa o melhor cenário de emissão e RCP8.5 (vermelho) o pior cenário de emissão de gases poluentes. O número acima da projeção representa a média do ‘multi-modelo’, utilizando o “Coupled Model Intercomparison Project Phase 5” (CMIP5) (Traduzido e adaptado de IPCC, 2014)

Os ecossistemas marinhos estão entre os maiores e mais importantes do planeta, abrigando grande parte da biodiversidade mundial. São responsáveis pelo ajuste do clima e são essenciais para os seres humanos, fornecendo bens de consumo com expressiva participação na economia mundial (HALPERN, 2008, TURRA *et al.*, 2013, FAO, 2016).

O efeito das mudanças climáticas nesses ecossistemas pode levar à: diminuição da biodiversidade local, acidificação dos oceanos, desertificação local, mudança no padrão das cadeias tróficas, perturbações na distribuição dos indivíduos, mortalidade e, em seu último estágio, à extinção (TURRA *et al.*, 2013; POLOCZANSKA *et al.*, 2013; IPCC, 2014; GARCÍA *et al.*, 2018; UN ENVIRONMENT, 2019). Diversos estudos apontam evidências sobre o impacto do aumento de temperatura nos oceanos. Um dos organismos mais estudados a esse respeito são os recifes de corais, que são sensíveis a mudanças de temperatura, e cujas populações de alguns locais já vêm apresentando progressivo embranquecimento e morte (McCLANAHAN *et al.*, 2007). Outro grupo de organismos marinhos bastante suscetível às alterações de temperatura global são as macroalgas.

1.2) Macroalgas

As macroalgas são organismos abundantes e bastante diversos presentes nos ecossistemas marinhos bentônicos. Desempenham papéis essenciais, como a produção primária de energia, manutenção das cadeias tróficas, servindo de alimento para outros organismos marinhos, e podem ser aliados da biorremediação no ambiente aquático. São encontradas nos mais distintos ambientes marinhos, nas mais variadas formas e até associadas a outros organismos (HOFMANN & TODGHAM, 2010; HARLEY *et al.*, 2013; MACREADIE *et al.*, 2017). Além de sua importância ambiental, as macroalgas são extensamente exploradas pelos seres humanos, apresentando expressiva participação no mercado mundial de bens extraídos do mar, a aquicultura (FAO, 2016).

O aumento da temperatura ocorre em escala global, porém distintamente nas diferentes partes do mundo. O aumento da temperatura da superfície do oceano também apresentou evidentes consequências para a vida marinha de modo geral, alterando a distribuição e abundância dos organismos marinhos, dentre eles as macroalgas. A distribuição das macroalgas é diretamente pautada pela temperatura local. Além disso, a temperatura tem efeito nos mais importantes processos fisiológicos das algas, tais como a fotossíntese e a respiração (EGGERT, 2012; PIÑEIRO-COBEIRA *et al.*, 2018).

Diversos estudos já foram e vêm sendo realizados no que se refere ao impacto da temperatura em macroalgas. Quando são expostas a seus limites de temperatura, observa-se a ocorrência de respostas fisiológicas, tais como dessecação, perda de rendimento fotossintetizante, mudanças na composição química e alteração no padrão de produção de estruturas reprodutivas (DAVISON, 1991; DAVISON & PEARSON, 1996;

FERREIRA, 2014). Além disso, desequilíbrios nesse fator abiótico causam impacto nas relações tróficas entre os peixes e as algas, afetando a herbivoria e, conseqüentemente, desestabilizando as populações locais de algas (DAVISON, 1991; VERGÉS, 2014). Nesse contexto, é importante compreendermos como as mudanças climáticas podem afetar espécies tanto do ponto de vista ecológico quanto do comercial.

1.3) Diversidade intraespecífica

A diversidade intraespecífica compreende o conjunto de expressões fenotípicas e genotípicas resultantes de processos de aclimação e adaptação com relação a mudanças no ambiente em populações de uma espécie (KELLY *et al.*, 2012). Em outras palavras, pode ser considerada a “riqueza alélica” genotípica e fenotípica dentre as populações. A tolerância dos organismos a certas situações ambientais é pautada pelo conjunto de suas características genéticas, determinando assim sua distribuição local e regional (RAFFARD *et al.*, 2018).

A expressão fenotípica do “ajuste” dos organismos a essas situações, respeitando seus limites genéticos, é chamada de aclimação. Já a adaptação decorre de alterações a nível genético nos organismos ao longo do tempo com relação às mudanças ambientais (PLASTINO & GUIMARÃES, 2001; KELLY *et al.*, 2012). A persistência e a transmissão dessas variações genéticas em descendentes dependem de condições favoráveis para que se estabeleçam nas populações (PLASTINO, 2008; KING *et al.*, 2019).

Variações genotípicas relacionadas à adaptação, em resposta a situações ambientais distintas, podem resultar em populações com “pools genéticos” bastante diversos. Essas populações podem ser consideradas como ecótipos (INNES, 1984; PLASTINO & GUIMARÃES, 2001). Se a variação intraespecífica ocorrer em nível de aclimação, ou seja, se o genótipo dos organismos é capaz de suportar e variar com relação às mudanças ambientais, a probabilidade de sobrevivência é alta. Porém, se a variação ocorrer em nível de adaptação, a probabilidade de sobrevivência é menor, uma vez que a seleção natural ocorre a um passo mais lento que as mudanças climáticas, gerando possíveis extinções (WATTIER & MAGGS, 2001; QUINTERO & WIENS, 2013, KING *et al.*, 2019). Adaptação local a determinada temperatura ocorre em nível celular de forma a modificar a quantidade, tipo, concentração e modulação das enzimas ligadas a respostas fisiológicas à temperatura (CLARKE, 2003)

Assim como todas as suas características, os limites térmicos de uma espécie são determinados por sua genética, ou seja, pela capacidade de adaptação e aclimação. Deste modo, a ocorrência de espécies em locais frios ou locais quentes, por exemplo, pode ser considerado como uma resposta adaptativa ao ambiente (ANGILLETTA *et al.*, 2003). No contexto do aquecimento global, em que o aumento da temperatura se dá em escala de décadas, aparece a preocupação sobre conhecer cada vez melhor os limites térmicos das espécies e observar se elas estão preparadas para essas mudanças na temperatura do planeta (KING *et al.*, 2017).

Estudos sobre o impacto das mudanças climáticas em diversas espécies, sejam aquáticas ou terrestres, geralmente não consideram a distribuição regional/local das populações das espécies e as concebem como unidades únicas e iguais (BENNET *et al.* 2015). Entretanto, a plasticidade fenotípica interpopulacional é um fator existente e que deve ser considerado quando se realiza esse tipo de estudo (BENNET *et al.*, 2015; KING *et al.*, 2017). Ademais, há evidências que a diferenciação genética em algas pode ocorrer mesmo a curtas distâncias e que barreiras físicas podem desempenhar um forte papel neste processo (AYRES-OSTROCK *et al.*, 2019). Deste modo, apesar de ocorrer diferenciação genética entre as populações devido à ação ambiental, as barreiras atuam como um empecilho para troca gênica, diminuindo o ‘pool’ genético das populações (BILLOT *et al.*, 2003).

A ocorrência de ecótipos relacionados à temperatura em macroalgas vem sendo cada vez mais reportada, tanto para populações separadas por grandes distâncias quanto para populações próximas (BREEMAN, 1994). Em levantamento com inúmeras espécies de macroalgas da região do Norte Atlântico, BREEMAN (1988) observou os limites térmicos e a ocorrência de ecótipos para algumas dessas espécies. Além disso, discutiu e correlacionou a persistência de algumas espécies em determinadas regiões que apresentam grande variação termal relacionada à sazonalidade com a ocorrência de ecótipos. NOVACZEK *et al.* (1990) realizaram um estudo com espécies de macroalgas vermelha, verde e parda, e verificaram variações fisiológicas entre populações que ocorrem em diferentes regiões do oceano Atlântico com relação à temperatura, caracterizando-as como ecótipos. ORFANIDIS *et al.* (1999) reportaram a ocorrência de ecótipos para duas espécies de alga vermelha do Mediterrâneo, *Eupogodon spinellus* e *E. planus*, que ocorrem em faixas térmicas diferentes. A costa brasileira tem cerca de 10.959 km em sua extensão total (IBGE, 2020). Devido à variação latitudinal, está exposta a uma grande amplitude de variações ambientais e climáticas. Poucos são os estudos que

abordam a ocorrência de ecótipos relacionados ao efeito da variação térmica em macroalgas da costa brasileira. NAUER *et al.* (2019), utilizando haplótipos de mtDNA (COI-5P), identificou diversidade para algumas populações de *Hypnea pseudomusciformis* da costa brasileira, levando à formação de haplogrupos: i) Tropical: Ceará, Rio Grande do Norte, Pernambuco e Bahia, ii) Zona de transição: Espírito Santo, e, iii) Subtropical: Rio de Janeiro, São Paulo e Santa Catarina, surgindo a ocorrência de ecótipos de irradiância para a espécie. YOKOYA & OLIVEIRA (1992) avaliaram diversas espécies de algas vermelhas, na faixa dos 18 aos 30°C. Duas populações distintas de *P. capilacea* (Cabo Frio e Ubatuba) tiveram melhores respostas fisiológicas em temperaturas distintas, suportando a ideia de que sejam ecótipos de temperatura. Estudo com indivíduos de duas populações de *Ulva fasciata* do estado do Rio de Janeiro cultivados em gradiente de temperatura e submetidos a “onda de calor” mostrou que apesar das taxas de fotossíntese não apresentarem diferenças significativas, o conteúdo pigmentar e a taxa de crescimento se mostraram diferentes entre as duas populações, podendo ser caracterizadas como ecótipos (MARTINS, 2016). Essas populações diferiram também no conteúdo de carboidratos (FIGUEIRA *et al.*, 2021). Duas populações de *Gracilaria dominguenses*, uma da região tropical (Espírito Santo) e outra região subtropical (Santa Catarina), foram avaliadas quanto ao efeito da temperatura e da irradiância sobre a taxa de crescimento, conteúdo pigmentar e concentração proteica. Foi verificado que a população da região tropical apresentou maiores taxas de crescimento em uma amplitude de temperaturas maior que a população subtropical, sugerindo a possibilidade de serem ecótipos (CASTRO & YOKOYA, 2018). As populações de *G. caudata* dos estados de São Paulo e do Ceará mostraram diferenças nas taxas de crescimento, fotossíntese e composição pigmentar quando expostas à radiação UV (ARAÚJO *et al.*, 2014) ou cultivadas em irradiâncias de 70 e 150 μmol (FARIA *et al.*, 2017), apresentando assim plasticidade fenotípica e sugerindo que essas populações sejam ecótipos.

1.4) O gênero *Gracilaria*: contextualização e importância

Gracilaria Greville é um dos gêneros de algas vermelhas (Rhodophyta) da ordem Gracilariales mais importantes no mundo, sendo conhecido pela sua utilização para extração de ágar, um ficolóide amplamente utilizado na confecção de bens e insumos para as indústrias alimentícia, farmacêutica e na biotecnologia (BIXLER & PORSE,

2011; FAO, 2016). Sua obtenção se dá primariamente pela coleta direta dos ambientes em que ocorre naturalmente. Isto vem causando um declínio nas populações, mas também faz com que alguns países demonstrem cada vez mais interesse e invistam na maricultura para algumas espécies. Diversas espécies de *Gracilaria* apresentam forte potencial para maricultura, e algumas já vêm sendo cultivadas, na América do Sul, como *G. chilensis* no Chile (BIXLER & PORSE, 2011). Espécies de *Gracilaria* ocorrem amplamente em quase todos os mares do mundo, com exceção do Ártico (MCLACHLAN & BIRD, 1984). Desta forma, é possível concluir que espécies desse gênero estão expostas às mais diversas condições ambientais, entretanto, a maioria das espécies ocorre nas regiões tropicais (OLIVEIRA & PLASTINO, 1994).

No que se refere à temperatura, um estudo realizado com várias espécies de *Gracilaria*, sendo estas *G. tikvahiae* (duas populações: Nova Scotia, Canada; Tampa Bay, EUA), *G. foliifera* (Devon, EUA), *G. bursa-pastoris* (duas populações: Isle of Wight, Reino Unido; Havai, EUA), *Gracilaria* sp. (cinco populações: Mar Adriático, próximo à Itália; San Diego, EUA; Santa Lucia; Vancouver, Canada; Maullin, Chile), *G. coronopifolia* (Havai, EUA), *G. cornea*, como *G. debilis* (Santa Lucia), *G. mammillaris* (Tampa Bay, EUA), *G. chilensis*, como *G. lemaneiformis* (duas populações: Mejillones e Maullin, Chile), encontrou diferentes faixas de tolerância de temperatura quando essas foram cultivadas em laboratório, porém a maioria se desenvolveu melhor entre 20 a 30°C (MCLACHLAN & BIRD, 1984). Esses resultados foram semelhantes aos encontrados por YOKOYA & OLIVEIRA (1992), sob temperaturas de 25 a 30°C e em condições de laboratório, para *Gracilaria cornea* e *G. caudata* (como *G. aff. verrucosa*), que ocorrem na costa do Brasil, *G. chilensis* (Chile) e *G. gracilis* (como *G. verrucosa*, Argentina). MACHIAVELLO & OLIVEIRA (1998) encontraram, para populações de quatro espécies de *Gracilaria*, sendo estas *G. caudata* (São Paulo, Brasil), *G. chilensis* (Porto Mont, Chile), *G. gracilis* (Puerto Madryn, Argentina; Luderitz, Namibia) e *G. tenuistipitata* (Haikou, China), limites térmicos de 13,5 a 33,1 °C (com exceção de *G. caudata*, cujo limite térmico inferior foi de 17,3°C). Em estudo com linhagens de *G. gracilis* (como *G. verrucosa*), DAUGHERTY & BIRD (1988) demonstraram que a produção de ágar para esta espécie é inversamente proporcional ao aumento da salinidade e da temperatura, e que temperaturas ideais de cultivo estariam entre 22 e 32 °C. CHOI *et al.* (2016) observaram que para as linhagens da Coreia do Sul de *G. gracilis* (como *G. verrucosa*) e *G. chorda*, cultivadas *in natura*, a faixa de temperatura ideal de cultivo seria

entre 25 e 30°C. Entretanto, os resultados decorrentes desses vários artigos devem ser considerados com cautela, já que as condições de cultivo em laboratório diferiram, dificultando, portanto, análises comparativas consistentes.

1.5) *Gracilaria caudata*: contextualização e importância

Dentre as 184 espécies confirmadas de *Gracilaria* (LYRA *et al.*, 2015) está *G. caudata* J. Agardh (Fig. 2). Essa espécie produz ágar economicamente viável (YOSHIMURA, 2006) e é explorada para esse fim no Brasil desde a década de 70 (OLIVEIRA & MIRANDA, 1998), sendo a região Nordeste aquela que abriga seu maior banco natural (CARNEIRO *et al.*, 2011). Ela ocorre nos mares da América Central e do Sul, e por quase toda costa brasileira, dos estados do Maranhão à Santa Catarina (PLASTINO & OLIVEIRA, 1997; NUNES, 2005). Por se tratar de uma espécie que ocorre por quase toda a costa brasileira e, portanto, estar sujeita à diversidade climática, levantam-se questões sobre os limites fisiológicos de *G. caudata* quanto à temperatura.



Figura 2 - Aspecto geral de *Gracilaria caudata* na natureza (Foto: E. M. Plastino).

A variabilidade intraespecífica de *G. caudata* e sua extensa ocorrência ao longo da costa são fortes indicadores de sua alta capacidade de adaptação a condições diversas

de temperatura. Os limites térmicos estabelecidos para indivíduos de *G. caudata* da população do estado de São Paulo mostram sua sobrevivência na faixa dos 17,3 °C aos 33,1 °C (MACCHIAVELLO *et al.*, 1998), e mais alto desempenho fisiológico na faixa dos 25°C aos 30 °C (como *G. verrucosa*, YOKOYA & OLIVEIRA, 1992). ARAÚJO *et al.* (2014) e FARIA *et al.* (2017) mostraram também que populações de *G. caudata*, quando expostas à radiação UV ou cultivadas em irradiâncias de 70 e 150 µmol, apresentam diferentes taxas de crescimento, fotossíntese e composição pigmentar.

Estudo realizado por AYRES-OSTROCK *et al* (2015; 2019) identificou as relações filogenéticas entre populações de *G. caudata*, baseando-se no gene *rbcL*, na análise concatenada de haplótipos de DNA mitocondrial (COI e o gene espaçador *cox2-3*) e microssatélites. Os resultados indicaram a existência de grupos genéticos distintos, sendo estes chamados de i) “nordeste” e ii) “sudeste”, e a iii) população da “Bahia”, que se diferenciou das demais, por compartilhar características genéticas com ambos os grupos. Este estudo inclui no grupo “nordeste” as populações dos estados do Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba e Pernambuco. Já o grupo do “sudeste” contemplou as populações dos estados de Espírito Santo e São Paulo. Apesar da distinção genotípica, estudo realizado com a espécie indicou que ainda há compatibilidade sexual entre uma população do Nordeste e duas do Sudeste (diferentes haplótipos), uma vez que, a partir de cruzamentos entre indivíduos dessas populações, foram gerados descendentes férteis, e seus descendentes geraram outros descendentes férteis (CHIARAMONTE *et al.*, 2018). De modo geral, esses estudos trazem à luz que apesar das diferenças genéticas promovidas por adaptação local e o conhecimento de ecótipos, ainda assim trata-se de uma espécie; e que a ampla distribuição geográfica de *G. caudata* pode ser considerada uma evidência de sua maior capacidade de adaptação a diferentes condições ambientais.

A alga vermelha *Gracilaria caudata* presente na costa brasileira é estudada há anos, tanto pela sua importância econômica, já conhecida, quanto para melhor compreensão dos seus mais peculiares aspectos morfológicos, genéticos, fisiológicos e reprodutivos. Não existem informações sobre os limites de temperatura para populações de *G. caudata* que não as do estado São Paulo (YOKOYA & OLIVEIRA, 1992; MACCHIAVELLO *et al.*, 1998). Conhecer os possíveis efeitos das mudanças na temperatura em diferentes populações, considerando-se as que ocorrem nos limites de distribuição do país, é importante, tanto do ponto de vista ecológico, quanto da necessidade de ações de conservação e preservação. Devido à sua ampla distribuição na

costa brasileira, indaga-se como são estruturadas as suas populações, e como a exposição às mais diversas condições bióticas e abióticas as afeta. Ademais, como essa importante espécie de alga vermelha responderá a cenários de mudanças ambientais que cada vez mais se anunciam pelo aumento de temperatura que o planeta Terra vem sofrendo? Neste cenário, alguma população será beneficiada? Ou alguma poderá deixar de existir?

7) Considerações finais

Gracilaria caudata é uma espécie de alga vermelha que apresenta distribuição ao longo de quase toda a costa brasileira, do estado do Maranhão até Santa Catarina. Ocorre também nos mares do Caribe, chegando até o estado da Flórida nos Estados Unidos da América (PLASTINO & OLIVEIRA 1997). Sua abrangente distribuição nos faz questionar sobre como essa alga é capaz de sobreviver a tantas variações de temperatura ao longo do tempo e espaço. Sendo assim, a proposta deste estudo foi compreender os efeitos da temperatura na fisiologia de indivíduos de quatro populações de *G. caudata*, distribuídas ao longo de 10.959 Km, levando-se em consideração também outros aspectos, como as possíveis consequências do efeito do aumento de temperatura previsto no planeta Terra.

Foi possível compreender o perfil de quatro diferentes populações de *Gracilaria caudata* (Ceará, Bahia, Espírito Santo e Santa Catarina) com relação a nove diferentes tratamentos de temperatura, e como essas populações podem responder ao aumento de temperatura previsto para o planeta. Entretanto, deve-se levar em conta que em condições de laboratório ocorre a tentativa de isolar fatores abióticos como variáveis, e aplicar metodologias a favor de compreender seus efeitos, embora esse isolamento possa não representar de forma completamente precisa o que ocorreria em ambiente natural. Foram verificados os limites térmicos de cada uma das populações estudadas. Os indivíduos da população da Bahia foram aqueles que apresentaram capacidade de sobrevivência em maior amplitude térmica (15 a 33°C), seguidos dos indivíduos da população do estado do Ceará (18 a 33°C), do ES (15 a 30°C), e de SC (18 a 30°C). A determinação desses limites permitiu inferir como essas populações responderiam a um possível aumento de temperatura no planeta, além de revelar as temperaturas em que ocorreram o melhor desenvolvimento fisiológico. Esses dados são importantes para avaliar a possibilidade de cultivo dessa espécie para fins comerciais. Nesse sentido, ressalta-se o desempenho fisiológico dos indivíduos procedentes do CE, que se mostraram mais promissores em futuros cultivos.

O aumento de temperatura pode afetar de forma intensa as populações de *G. caudata* ao sul e sudeste do país, uma vez que estão mais próximas ao limite geográfico de ocorrência dessa espécie e mostrarem limites térmicos à temperatura de 30°C. Entretanto, há também chances de as populações da região do nordeste serem afetadas pelo aumento da temperatura, uma vez que ocorrem temperaturas acima dos 30°C nesta

região. O limite térmico para *G. caudata* procedente do Estado do Ceará foi de 33°C, sendo que um possível aumento de temperatura da água do mar pode se aproximar deste limite. Desta forma, tanto as populações do nordeste quanto as do Sul/Sudeste podem estar ameaçadas pelo aumento de temperatura global, porém em escalas diferentes.

Os indivíduos da população do estado do Ceará apresentaram taxas de crescimento e rendimento quântico máximo maiores do que os do estado do SC para temperaturas mais altas (23 a 33°C), enquanto que os indivíduos procedentes de SC apresentaram resultados para estas variáveis maiores que CE quando em tratamentos de temperaturas mais baixas (18 e 20°C). Foi possível observar também que os indivíduos da população do estado da BA, que é considerada uma população de transição (AYRES-OSTROCK *et al.*, 2019), apresentou o maior limite térmico que as demais, o que pode ser uma resposta fisiológica à sua grande diversidade genética e também ao fato de estar submetida a variações de temperatura em seu ambiente natural, como consequência dos efeitos de ressurgência, mesmo que ocorram de forma esporádica (VALENTIN *et al.*, 1987; VALENTIN, 2001; KAEMPF & CHAMPMAN, 2016). A população do estado do ES, que também está na região de transição (como a do estado da BA), por estar exposta a condições ambientais únicas (HORTA *et al.*, 2001), acabou por ser selecionada a ponto de apresentar características diferenciadas das demais populações.

Diante do exposto, é possível afirmar que as quatro populações de *G. caudata* utilizadas neste estudo apresentam perfis diferentes no que tange à resposta a diferentes tratamentos de temperatura. As populações dos estados do Ceará (nordeste) e de Santa Catarina (sul) apresentaram as respostas fisiológicas mais distintas entre si, e as populações dos estados da Bahia e do Espírito Santo apresentam respostas fisiológicas intermediárias, semelhantes à população do CE, ou à de SC. Deste modo, foi possível caracterizar a ocorrência de ecótipos de temperatura e caracterizá-los de acordo com sua sobrevivência a diferentes tratamentos de temperatura. A população do CE está mais adaptada a condições de temperatura mais alta, assim como a população do estado da BA. Já a população do estado de SC está adaptada a temperaturas mais baixas, assim como a população do estado do ES.

8) Referência bibliográfica

ANGILLETTA, M. J.; WILSON, R. S.; NAVAS, C. A.; & JAMES, R. S. (2003). Tradeoffs and the evolution of thermal reaction norms. *Trends in Ecology & Evolution*. 18, 234–240.

ARAÚJO, F. O.; URSI, S.; & PLASTINO, E. M. (2014). Intraspecific variation in *Gracilaria caudata* (Gracilariales, Rhodophyta): growth, pigment content, and photosynthesis. *Journal of Applied Phycology*. 26, 849–858.

AYRES-OSTROCK L. M. (2014) Estudos populacionais em *Gracilaria birdiae* e *G. caudata* (Gracilariales, Rhodophyta): aspectos fenológicos, fisiológicos e moleculares. Tese de doutorado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. São Paulo. 210p.

AYRES-OSTROCK, L. M.; MAUGER, S.; PLASTINO, E. M.; OLIVEIRA, M. C.; VALERO, M.; & DESTOMBE, C. (2015). Development and characterization of microsatellite markers in two agarophyte species, *Gracilaria birdiae* and *Gracilaria caudata* (Gracilariaceae, Rhodophyta), using next-generation sequencing. *Journal of Applied Phycology*. 28, 653–662.

AYRES-OSTROCK, L. M.; VALERO, M.; MAUGER, S.; OLIVEIRA, M. C.; PLASTINO, E. M.; GUILLEMIN, M. L.; & DESTOMBE, C. (2019). Dual influence of terrestrial and marine historical processes on the phylogeography of the Brazilian intertidal red alga *Gracilaria caudata*. *Journal of Phycology*. 55, 1096–1114.

BONOMI-BARUFI, J. B.; FIGUEROA, F. L.; & PLASTINO, E. M. (2015). Effects of light quality on reproduction, growth and pigment content of *Gracilaria birdiae* (Rhodophyta: Gracilariales). *Scientia Marina*. 79, 15–24.

BEN-AMOTZ, A. (1996). Effect of low temperature on the stereoisomer composition of beta-carotene in the halotolerant alga *Dunaliella bardawil* (Chlorophyta). *Journal of Phycology*. 32, 272–275.

BILLOT, C.; ENGEL-GAUTIER, C.; ROUSVOAL, S.; KLOAREG, B.; VALERO, M. (2003). Current patterns, habitat discontinuities and population genetic structure: the case

of the kelp *Laminaria digitata* in the English Channel. Marine Ecology Progress Series. 253, 111-121.

BIXLER, H. J., & PORSE, H. (2010). A decade of change in the seaweed hydrocolloids industry. Journal of Applied Phycology. 23, 321–335.

BONTRAGER, M. & ANGERT, A. L. (2018). Gene flow improves fitness at a range edge under climate change. Evolution Letters. 3, 55–68.

BREEMAN, A. M. (1988). Relative importance of temperature and other factors in determining geographic boundaries of seaweeds: Experimental and phenological evidence. Helgoländer Meeresuntersuchungen. 42, 199–241.

BREEMAN, A. M.; & PAKKER, H. (1994). Temperature Ecotypes in Seaweeds: Adaptive Significance and Biogeographic Implications. Botanica Marina. 37.

CAHILL, A. E.; AIELLO-LAMMENS, M. E.; CAITLIN FISHER-REID, M.; HUA, X.; KARANEWSKY, C. J.; RYU, H. Y.; *et al* (2013). Causes of warm-edge range limits: systematic review, proximate factors and implications for climate change. Journal of Biogeography. 41, 429–442.

CALLAGHAN, M. W.; MINX, J. C.; & FORSTER, P. M. (2020). A topography of climate change research. Nature Climate Change. 10, 118–123.

CARNAVAL, A. C. & MORITZ, C. (2008). Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic Forest. Journal of Biogeography. 35, 1187-1201.

CARNEIRO, M. A. A.; MARINHO-SORIANO, E.; & PLASTINO, E. M. (2011). Phenology of an agarophyte *Gracilaria birdiae* Plastino and E.C. Oliveira (Gracilariales, Rhodophyta) in Northeastern Brazil. Revista Brasileira de Farmacognosia. 21, 317–322.

CASTRO, J. Z., & YOKOYA, N. S. (2018). Growth and biochemical responses of tropical and subtropical strains of *Gracilaria domingensis* (Gracilariales, Rhodophyta) to temperature and irradiance variations. *Journal of Applied Phycology*. 31.

CLARKE, A. (2003). Costs and consequences of evolutionary temperature adaptation. *Trends in Ecology & Evolution*. 18, 573–581.

CHALIFOUR, A.; ARTS, M. T.; KAINZ, M. J.; & JUNEAU, P. (2014). Combined effect of temperature and bleaching herbicides on photosynthesis, pigment, and fatty acid composition of *Chlamydomonas reinhardtii*. *European Journal of Phycology*. 49, 508–515.

CHEN, K. & ROCA, M. (2018). Cooking effects on chlorophyll profile of the main edible seaweeds. *Food Chemistry*. 266, 368–374.

CHIARAMONTE, A. R., PARRA, P. A., AYRES-OSTROCK, L. M., & PLASTINO, E. M. (2018). *Gracilaria caudata* (Gracilariales, Rhodophyta) is reproductively compatible along the whole Brazilian coast. *Journal of Applied Phycology*. 31:931–937.

CHOI, H. G.; KIM, Y. S.; KIM, J. H.; LEE, S. J.; PARK, E. J.; RYU, J. & NAM, K. W. (2006). Effects of temperature and salinity on the growth of *Gracilaria verrucosa* and *G. chorda*, with the Potential for mariculture in Korea. *Journal of Applied Phycology*. 18, 269–277.

COSTA, E. S.; PLASTINO, E. M.; PETTI, R.; OLIVEIRA, E. C.; & OLIVEIRA, M. C. (2012). The Gracilariaceae Germplasm Bank of the University of São Paulo, Brazil—a DNA barcoding approach. *Journal of Applied Phycology*. 24, 1643–1653.

DAUGHERTY, B. K., & BIRD, K. T. (1988). Salinity and temperature effects on agar production from *Gracilaria verrucosa* Strain G-16. *Aquaculture*. 75, 105–113.

DAVISON, I. R. (1991). Environmental effects on algal photosynthesis: Temperature. *Journal of Phycology*, 27, 2–8.

DAVISON, I. R. & PEARSON, G. A. (1996). Stress tolerance in intertidal seaweeds. *Journal of Phycology*, 32, 197–211.

EGGERT, A. (2012). Seaweed Responses to Temperature. *Seaweed Biology*, 47–66.

EINECKER, R. & KIRBY, A. (2020). Climate Change: A Bibliometric Study of Adaptation, Mitigation and Resilience. *Sustainability*. 12, 6935.

ENRÍQUEZ, S. & BOROWITZKA, M. A. (2010). The Use of the Fluorescence Signal in Studies of Seagrasses and Macroalgae. *Chlorophyll *a* Fluorescence in Aquatic Sciences: Methods and Applications*. 187–208.

F.A.O. (Food and Agriculture Organization of the United Nations) (2016) The state of world fisheries and aquaculture. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.

FARIA, A. V. F. & PLASTINO, E. M. (2015). Physiological assessment of the mariculture potential of a *Gracilaria caudata* (Gracilariales, Rhodophyta) variant. *Journal of Applied Phycology*. 28, 2445–2452.

FARIA, A. V. F.; BONOMI-BARUFI, J. & PLASTINO, E. M. (2017). Ecotypes of *Gracilaria caudata* (Gracilariales, Rhodophyta): physiological and morphological approaches considering life history phases. *Journal of Applied Phycology*. 29, 707–719.

FERREIRA, J. G.; ARENAS, F.; MARTÍNEZ, B.; HAWKINS, S. J. & JENKINS, S. R. (2014). Physiological response of furoid algae to environmental stress: comparing range centre and southern populations. *New Phytologist*. 202, 1157–1172.

FIGUEIRA, T. A.; MARTINS, N. T.; AYRES-OSTROCK, L.; PLASTINO, E. M.; ENRICH-PRAST, A. & OLIVEIRA, V. P. DE. (2021). The effects of phosphate on physiological responses and carbohydrate production in *Ulva fasciata* (Chlorophyta) from upwelling and non-upwelling sites. *Botanica Marina*. 64, 1–11.

GARCÍA, F. C.; BESTION, E.; WARFIELD, R. & YVON-DUROCHER, G. (2018). Changes in temperature alter the relationship between biodiversity and ecosystem functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 201805518.

GLAZER, A. N. (1994). Phycobiliproteins - a family of valuable, widely used fluorophores. *Journal of Applied Phycology*. 6, 105–112.

GRZYMSKI, J.; JOHNSEN, G. & SAKSHAUG, E. (1997). The significance of intracellular self-shading on the biooptical properties of brown, red, and green macroalgae. *Journal of Phycology*. 33, 408–414.

HALPERN, B.S., WALBRIDGE, S., SELKOE, K.A.; KAPPEL, C.V., MICHELI, F., *et al* (2008) A Global map of human impact on Marine Ecosystems. *Science*. 319: 948-952

HARLEY, C. D. G.; RANDALL HUGHES, A.; HULTGREN, K. M.; MINER, B. G., *et al* (2006). The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*. 9, 228–241.

HARLEY, C. D. G; ANDERSON, K. M.; DEMES, K. W.; JORVE, J. P.; KORDAS, R. L.; COYLE, T. A.; & GRAHAM, M. H. (2012). Effects of climate change on global seaweed communities. *Journal of Phycology*. 48, 1064–1078.

HAMPE, A. & PETIT, R. J. (2005). Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*. 8, 461–467.

HOEGH-GULDBERG, O. & BRUNO, J. F. (2010). The Impact of Climate Change on the World's Marine Ecosystems. *Science*. 328, 1523–1528.

HOFMANN, G. E. & TODGHAM, A. E. (2010). Living in the Now: Physiological Mechanisms to Tolerate a Rapidly Changing Environment. *Annual Review of Physiology*. 72, 127–145.

HORTA, P.; AMANCIO, E.; COIMBRA, C.S. & OLIVEIRA, E.C. (2001). Considerações sobre a distribuição e origem da flora de macroalgas marinhas brasileiras. *Hoehnea*. 28. 243-265.

IBGE (2020) Anuário estatístico do Brasil. 80. 492p.

INNES, D. J. (1984). Genetic differentiation among populations of marine algae. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*. 38, 401–417.

IPCC (2014): Summary for Policymakers. In: *Climate Change 2014: Mitigation of Climate Change. Contribution of Working Group III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Edenhofer, O., R. Pichs-Madruga, Y. Sokona, E. Farahani, S. Kadner, K. Seyboth, A. Adler, I. Baum, S. Brunner, P. Eickemeier, B. Kriemann, J. Savolainen, S. Schlömer, C. von Stechow, T. Zwickel and J.C. Minx (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

IPCC (2018): *Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty* [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, H.-O. Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P.R. Shukla, A. Pirani, W. Moufouma-Okia, C. Péan, R. Pidcock, S. Connors, J.B.R. Matthews, Y. Chen, X. Zhou, M.I. Gomis, E. Lonnoy, T. Maycock, M. Tignor, and T. Waterfield (eds.)].

KÄMPF, J. & CHAPMAN, P. (2016). Seasonal Wind-Driven Coastal Upwelling Systems. *Upwelling Systems of the World*. 315–361.

KELLY, S. A., PANHUIS, T. M., & STOEHR, A. M. (2012). Phenotypic Plasticity: Molecular Mechanisms and Adaptive Significance. *Comprehensive Physiology*. 2, 1417-1439.

KING, N. G.; MCKEOWN, N. J.; SMALE, D. A.; WILCOCKSON, D. C., *et al* (2019). Evidence for different thermal ecotypes in range centre and trailing edge kelp populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 514-515, 10–17.

KING, NATHAN G; MCKEOWN, NIALL J; SMALE, DAN A; MOORE, PIPPA J (2017). The importance of phenotypic plasticity and local adaptation in driving intraspecific variability in thermal niches of marine macrophytes. *Ecography*. 41, 1469–1484.

KORDAS, R. L.; HARLEY, C. D. G. & O’CONNOR, M. I. (2011). Community ecology in a warming world: The influence of temperature on interspecific interactions in marine systems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 400, 218–226.

KURSAR, T. A.; VAN DER MEER, J.; & ALBERTE, R. S. (1983). Light-Harvesting System of the Red Alga *Gracilaria tikvahiae*: I. Biochemical Analyses of Pigment Mutations. *Plant physiology*. 73, 353–360.

LICHTENTHALER, H. K. & BUSCHMANN, C. (2001). Chlorophylls and Carotenoids: Measurement and Characterization by UV-VIS Spectroscopy. *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*. 1, F4.3.1–F4.3.8.

LYRA, G. DE M.; COSTA, E. DA S.; DE JESUS, P. B.; DE MATOS, J. C. G.; *et al.* (2015). Phylogeny of Gracilariaceae (Rhodophyta): evidence from plastid and mitochondrial nucleotide sequences. *Journal of Phycology*. 51, 356–366.

MACCHIAVELLO, J.; PAULA, É. J.; & OLIVEIRA, E. C. (1998). Growth Rate Responses of Five Commercial Strains of *Gracilaria* (Rhodophyta, Gracilariales) to Temperature and Light. *Journal of the World Aquaculture Society*. 29, 259–266.

MARCHI, F. & PLASTINO, E. M. (2020). Codominant inheritance of polymorphic color mutant and characterization of a bisexual mutant of *Gracilaria caudata* (Gracilariales, Rhodophyta). *Journal of Applied Phycology*. 32, 4385–4398.

MACREADIE, P. I.; JARVIS, J.; TREVATHAN-TACKETT, S. M.; & BELLGROVE, A. (2017). Seagrasses and Macroalgae: Importance, Vulnerability and Impacts. *Climate Change Impacts on Fisheries and Aquaculture*. 729–770.

MARTINS, N. T. (2016). Respostas fisiológicas de *Ulva fasciata* Delile (Ulvales, Chlorophyta): comparação de duas populações de locais termicamente distintos do litoral brasileiro. Tese de doutorado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. São Paulo. 73p.

MIRANDA, G. E. C. DE; YOKOYA, N. S. & FUJII, M. T. (2012). Effects of temperature, salinity and irradiance on carposporeling development of *Hidropuntia caudata* (Gracilariales, Rhodophyta). *Revista Brasileira de Farmacognosia*. 22, 818–824.

McLACHLAN, J.; & BIRD, C. J. (1984). Geographical and experimental assessment of the distribution of *Gracilaria* species (Rhodophyta: Gigartinales) in relation to temperature. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*. 38, 319–334.

MCCLANAHAN, T.; ATEWEBERHAN, M.; SEBASTIAN, C.; GRAHAM, N.; WILSON, S.; GUILLAUME, M. & BRUGGEMANN, H. (2007). Western Indian Ocean coral communities: Bleaching responses and susceptibility to extinction. *Marine Ecology Progress Series*. 337. 1-13.

NAUER, F.; GURGEL, C. F. D.; AYRES-OSTROCK, L. M.; PLASTINO, E. M. & OLIVEIRA, M. C. (2019). Phylogeography of the *Hypnea musciformis* species complex (Gigartinales, Rhodophyta) with the recognition of cryptic species in the western Atlantic Ocean. *Journal of Phycology*. 55, 676–687.

NOVACZEK, I.; LUBBERS, G. W. & BREEMAN, A. M. (1990). Thermal ecotypes of amphi-Atlantic algae. I. Algae of Arctic to cold-temperate distribution (*Chaetomorpha melagonium*, *Devaleraea ramentacea* and *Phycodrys rubens*). *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 44, 459–474.

NUNES, J. M. C. (2005). Rodófitas marinhas bentônicas do Estado da Bahia, Brasil. Tese de Pós-Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo. 410p.

OLIVEIRA, E. C. & MIRANDA, G. E. C. (1998). Aspectos sociais e econômicos da exploração de algas marinhas no Brasil. Pp. 147-156. In: E.J. PAULA; M. CORDEIRO-MARINO; D.P. SANTOS; E.M. PLASTINO; M.T. FUJII E N.S. YOKOYA (eds.). IV

Congresso Latino-Americano de Ficologia, II Reunião Ibero-Americana de Ficologia e VII Reunião Brasileira de Ficologia. Caxambu 1996. EXATA Ed. v.II.

OLIVEIRA E.C. & PLASTINO E.M. (1994). Gracilariaceae. In Akatsuka I (ed.) Biology of Economic Algae. The Hague: SPB Academic Publishing. 185-226.

ORFANIDIS, S.; VENEKAMP, L.; & BREEMAN, A. (1999). Ecophysiological adaptations of two Mediterranean red algae in relation to distribution. European Journal of Phycology 34, 469–476.

PEREIRA, E. B.; MARTINS, F. R.; GONÇALVES, A. R.; COSTA, R. S.; LIMA, F. L.; RÜTHER, R.; ABREU, S. L.; TIEPOLO, G. M.; PEREIRA, S. V.; SOUZA, J. G. Atlas brasileiro de energia solar. 2.ed. São José dos Campos: INPE, 2017. 80p.

PETTI, R.; PLASTINO, E. M. (2012) Estudo comparativo de dois processos de esterilização de água do mar para preparação de meios de cultura de algas em laboratório. (ed. por E. OLIVEIRA, G. MIRANDA, E. PAULA, M. CORDEIRO-MARINO E D. SANTOS). XIV Congresso Brasileiro de Ficologia.

PIÑEIRO-CORBEIRA, C.; BARREIRO, R.; CREMADES, J.; & ARENAS, F. (2018). Seaweed assemblages under a climate change scenario: Functional responses to temperature of eight intertidal seaweeds match recent abundance shifts. Scientific Reports, 8.

PINHEIRO, H. T.; BERNARDI, G.; SIMON, T.; *et al.* (2017). Island biogeography of marine organisms. Nature 549, 82–85.

PLASTINO E. M.; OLIVEIRA, E. C. (1997) *Gracilaria caudata* J. Agardh (Gracilariales, Rhodophyta)-restoring an old name for a common western Atlantic alga. Phycologia. 36, 225-232.

PLASTINO, E. M. (2008) Diversidade intraespecífica em algas. Série Livros Museu Nacional, Rio de Janeiro. 30, 187-202.

PLASTINO, E. M.; GUIMARÃES, M. (2001). Diversidad intraespecífica. (K.V. Alveal e T.J. Antezana eds.). Sustentabilidad de la Biodiversidad. Concepción, Universidad de Concepción. 19-27.

POLOCZANSKA, E. S.; BROWN, C. J.; SYDEMAN, W. J.; KIESSLING, W.; (2013). Global imprint of climate change on marine life. *Nature Climate Change*. 3, 919–925.

QUINTERO, I.; & WIENS, J. J. (2013). Rates of projected climate change dramatically exceed past rates of climatic niche evolution among vertebrate species. *Ecology Letters*. 16, 1095–1103.

RAFFARD, A.; SANTOUL, F.; CUCHEROUSSET, J.; & BLANCHET, S. (2018). The community and ecosystem consequences of intraspecific diversity: a meta-analysis. *Biological Reviews*. 94, 648-661

RASTOGI, R. P.; SONANI, R. R. & MADAMWAR, D. (2015). Physico-chemical factors affecting the in vitro stability of phycobiliproteins from *Phormidium rubidum* A09DM. *Bioresource Technology*. 190, 219–226.

RAVEN, J. A. & GEIDER, R. J. (1988). Temperature and algal growth. *New Phytologist*. 110, 441–461.

SALURI, M.; KALDMÄE, M. & TUVIKENE, R. (2019). Extraction and quantification of phycobiliproteins from the red alga *Furcellaria lumbricalis*. *Algal Research*. 37, 115–123.

SOMERO, G. N. (2010). The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine “winners” and “losers.” *Journal of Experimental Biology*. 213, 912–920.

SOTO. (2020). State of the Oceans (Nasa). <https://podaac-tools.jpl.nasa.gov/soto/>

SUGGETT, D. J.; PRÁŠIL, O. & BOROWITZKA, M. A. (2011). Chlorophyll *a* Fluorescence in Aquatic Sciences. Springer.

TURRA, A.; CRÓQUER, A.; CARRANZA, A.; MANSILLA, A.; *et al.* (2013). Global environmental changes: setting priorities for Latin American coastal habitats. *Global Change Biology*. 19, 1965–1969.

UN ENVIRONMENT (Ed.). (2019). *Global Environment Outlook – GEO-6: Healthy Planet, Healthy People*. Cambridge: Cambridge University Press.

URSI, S.; & PLASTINO, E. M. (2001). Crescimento *in vitro* de linhagens de coloração vermelha e verde clara de *Gracilaria birdiae* (Gracilariales, Rhodophyta) em dois meios de cultura: análise de diferentes estádios reprodutivos. *Revista Brasileira de Botânica*. 24.

VALENTIN, J. L.; ANDRE, D. L. & JACOB, S. A. (1987). Hydrobiology in the Cabo Frio (Brazil) upwelling: two-dimensional structure and variability during a wind cycle. *Continental Shelf Research*. 7, 77–88.

VALENTIN, J. L. (2001). The Cabo Frio Upwelling System, Brazil. *Coastal Marine Ecosystems of Latin America*. 97–105.

VERGES, A.; STEINBERG, P. D.; HAY, M. E.; POORE, A. G. B.; *et al.* (2014). The tropicalization of temperate marine ecosystems: climate-mediated changes in herbivory and community phase shifts. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 281, 20140846–20140846.

WATTIER, R. & MAGGS, C. A. (2001). Intraspecific variation in seaweeds: The application of new tools and approaches. *Advances in Botanical Research*. 171–212.

WEBB, W. L.; NEWTON, M. & STARR, D. (1974). Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*. *Oecologia*, 17, 281–291.

WELLBURN, A. R. (1994). The Spectral Determination of Chlorophylls *a* and *b*, as well as Total Carotenoids, Using Various Solvents with Spectrophotometers of Different Resolution. *Journal of Plant Physiology*. 144, 307–313.

YOKOYA, N. S.; OLIVEIRA, E. C. (1992a). Effects of salinity on the growth rate, morphology and water content of some Brazilian red algae of economic importance. *Ciências Marinas*. 18, 49-64.

YOSHIMURA, C. Y. (2006) Avaliação do potencial de cultivo e produção de ágar de *Gracilaria domingensis* e de *Gracilaria caudata* (Rhodophyta, Gracilariales) na Enseada de Armação do Itapocoroy (Penha, Santa Catarina). Tese de pós-doutorado. Universidade de São Paulo. São Paulo, Brazil. 166p.

ZAR, J. H. (1996). *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River. 3ª edição.