

**Fabíola Ornellas de Araújo**

**Efeitos da radiação UVB no crescimento, conteúdo pigmentar e fotossíntese de *Gracilaria caudata* (Gracilariales, Rhodophyta).**

**São Paulo  
2011**

**Fabíola Ornellas de Araújo**

**Efeitos da radiação UVB no crescimento, conteúdo pigmentar e fotossíntese de *Gracilaria caudata* (Gracilariales, Rhodophyta).**

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

Orientador(a): Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Estela Maria Plastino

**São Paulo  
2011**

De Araújo, Fabíola Ornellas

Efeitos da radiação UVB no crescimento, conteúdo pigmentar e fotossíntese de *Gracilaria caudata* (Gracilariales, Rhodophyta) de 96 páginas.

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

1 – *Gracilaria caudata*; 2 – Crescimento; 3 – Conteúdo pigmentar;

4 –Fotossíntese; 5- Radiação ultravioleta B.

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)

Dedico esta dissertação a muitas pessoas que me incentivaram e motivaram, sempre com palavras positivas, belas e carinhosas. Lembrarei de cada passo fácil e complicado. Com persistência pude alcançar o meu sonho. *Nunca devemos desistir do que realmente amamos, e acreditamos que nos faz bem.*

## **A sabedoria da não violência**

A vida verdadeira é como a água:  
Em silêncio se adapta, ao nível inferior,  
Que os homens desprezam.  
Não se opõem a nada,  
Serve a tudo.  
Não exige nada,  
Porque sua origem é da Fonte Imortal.  
O homem realizado não tem desejos de dentro,  
Nem tem exigências de fora.  
Ele é prestativo em se dar.  
E sincero em falar,  
Suave no conduzir,  
Poderoso no agir.  
Age com serenidade.  
Por isto, é incontaminável.

(*'A Essência da palavra'*- Lao-Tse & Huberto Rohden)

## **Agradecimentos**

À Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Estela Plastino, pela orientação, dedicação, determinação, carinho, paciência e amizade. Por ter me compreendido em meus momentos de tristeza.

À Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Suzana Ursi, pelos ensinamentos, pelo carinho, paciência e amizade. Por ter me compreendido em meus momentos de tristeza.

Ao Rosário Petti, pela ajuda no laboratório e amizade.

Ao CNPQ pela bolsa de mestrado concedida, pois sem esta seria impossível realizar este trabalho.

À FAPESP pelo suporte financeiro ao projeto.

Ao Prof<sup>o</sup> Dr<sup>o</sup> Carlos Frederico Martins Menck do “Laboratório de Reparo do DNA” (ICB-USP), por disponibilizar o radiômetro durante a realização desse trabalho.

A todos os LAMigos, Albert, Amanda M., Amanda W., André, Beatriz, Carol, Carlos Eduardo, Cíntia I., Cíntia O., Daniela K., Daniela M., Daniela R., Fábio, Fádía, Flávio, Fungyi, Guilherme, Henrique, José, Leila, Letícia, Lígia, Luciana, Marcella, Manu, Mariana, Mônica, Natália G., Natalia P., Nelso, Priscilla, Suzana, Tatiana e Viviane, pela amizade.

À Marcella, pelas inúmeras idéias, discussões e explicações tecnológicas.

Ao Nelso, pelas discussões e explicações dos termos biológicos adequados, no inglês.

A todos os professores e funcionários do Depto. de Botânica (IB/USP) que proporcionaram descontração e amizade.

Aos meus amigos fatecanos, Alexandre, Clayton, Cleverson, Davidson, Dircilei, Ésdras, Fernanda, Garcia, Ludmilla, Mei, Nivaldo, Paraíso, Renata, Roberto, Sandra...por todos os momentos que tivemos juntos.

Aos meus pais, Shyrlei e Helson, por terem me proporcionado a Vida, permitindo-me enxergar que todos nós possuímos defeitos e qualidades. E por me fazerem acreditar que existe Deus, que nos guia, nos abençoa e nos orienta.

Ao meu irmão Fábio, mestre em Eng<sup>a</sup> Elétrica (UFSC), pelo incentivo nos estudos.

À minha irmã Fiorella, mestre em Letras (USP), exemplo de dedicação e horas de estudo.

À minha única avó viva, Olívia, linda, feliz, bondosa, que me proporcionou muitas orientações, ensinamentos e muitos conselhos de Vida. E também, por me fazer acreditar que devemos orar, agradecer e pedir a Deus para nos ajudar a seguir nossa jornada diária.

À tia Áurea, em especial por ter feito, eu acreditar que até de uma derrota tiramos grandes ensinamentos e lições de Vida. Que tudo com o tempo, se resolve, amadurece e se explica por si só.

Às minhas tias, Áurea, Cibele, Denaide, Dora, Inês (in memorium), Laura, Lúcia, Odete, Olga (in memorium), Solange, Sônia e Sueli, que sempre conversaram comigo a respeito da Vida, e sempre me ensinaram a perdoar quem nos magoa. Estas sempre tiveram felizes com meu Sucesso.

Aos meus tios, Américo, Januário, Sérgio e Sidney, que com simplicidade e ensinamentos de Vida, me escutaram, orientaram, e proporcionaram muitos momentos agradáveis, desde a infância.

Aos meus primos, Adriana, Antônio, Carlinhos, Daniel, Edna, Érica, Élroy, Gabriel, Giovana, Gustavo, Isabela, Lúcio, Ludmilla, Marcos, Melina, Nário, Karina, Kátia, Kelvin, Olívia, Janaina, João, Júlio, Rodrigo (s), Regina, Rosinha (in memorium), Tati, Verônica...muito obrigada, pelos momentos de descontração.

Aos meus amigos, Ana Carolina, Ana Maria, Amanda, Caíssa, Camila B., Camila L., Camila S., Carla, Carlos, Cristina, Daniela, Edna, Edmundo, Elaine, Érika, Habacuque, Helder, Iolanda, Juliana, Kaio, Laura M., Michely, Nilson, Norberto, Paola, Roberta, Thaísa, Vagner e Vera, por me aceitarem do jeito que sou, e sempre me valorizarem.

À Prof<sup>a</sup> Maria José, minha prof<sup>a</sup> de Farmacotécnica, por inúmeras conversas, ensinamentos e amizade.

Ao Prof<sup>o</sup> Túlio e sua esposa Luíza, por inúmeras conversas, ensinamentos e amizade.

Aos amigos que fiz, ao longo do namoro, Alexandre (pai e filho), Aline, André (s), Bete, Camila, Carol, Cássia, Cauê, Douglas, Fernando, Gisele, Helena, Leandro, Lena, Marcelo, Marcos, Nádia, Paula...pelos momentos de entretenimentos que tivemos juntos.

Ao Alexandre e sua família pelos momentos de carinho e dedicação.

À Maria C. por ter sempre me acolhido nos momentos de tristeza e ter vibrado nos momentos de alegria, e ter feito eu acreditar que Deus mora dentro de nós, e sempre me dizer, que não estamos sozinhos, e sim com nossos anjos da guarda, o tempo todo. Por isto, devemos orar, acreditar, agradecer e sempre ter esperanças, que a justiça sempre acontece, para quem é bom.

## ÍNDICE

<b>I. Introdução</b>	<b>9</b>
1. Importância econômica do gênero <i>Gracilaria</i>	9
2. Efeitos da radiação UVB nas algas	10
3. Diversidade intraespecífica	15
4. <i>Gracilaria caudata</i>	17
<b>II. Abstract</b>	<b>19</b>
<b>III. Resumo</b>	<b>20</b>
<b>IV. Considerações finais</b>	<b>21</b>
<b>V. Referências bibliográficas</b>	<b>22</b>



## I. Introdução

### 1. Importância econômica do gênero *Gracilaria*

O gênero *Gracilaria* Greville possui mais de 100 espécies descritas (Oliveira & Plastino, 1994). Esse gênero está entre os mais cultivados e tem sido alvo da atenção de inúmeros pesquisadores devido, principalmente, ao seu conteúdo em ágar e ao rápido crescimento (Oliveira & Aveal, 1990; Oliveira & Plastino, 1994; Critchley 1997; Oliveira *et al.*, 2000). É responsável por 85% da produção mundial desse ficocolóide (Oliveira *et al.*, 2000) que vem sendo utilizado em uma grande diversidade de produtos industriais, relacionados à alimentação, medicina, cosmética, química, biotecnologia, farmácia, têxtil, dentre outras (FAO, 1991; West, 2001; Neori *et al.*, 2004; [http://www.insumos.com.br/aditivos\\_e\\_ingredientes](http://www.insumos.com.br/aditivos_e_ingredientes)).

O ágar é um polissacarídeo sulfatado da família de galactanos presente na parede celular das Rhodophyta (Carvalho & Roque 2000), e sua quantidade e a qualidade variam com a espécie. Fatores ecológicos, tais como luz, nutrientes, batimento de ondas e temperatura atuam no teor desse ficocolóide. Esse polissacarídeo tem um papel importante na biologia dessas algas, incluindo a proteção contra a ação das ondas e dessecação. São ainda importantes nas trocas iônicas e no suporte físico das células (Critchley, 1993; West, 2001).

Espécies de *Gracilaria* vêm sendo cultivadas em diferentes países (Critchley, 1993). Na América Latina, em 2000, a produção de *Gracilaria* a partir de cultivo correspondeu a 33.642 toneladas da produção aquícola global (FAO, 2003), sendo o Chile o maior produtor (FAO, 1990; FAO, 2003).

O Brasil é um país com uma longa costa, banhada por águas tropicais e subtropicais, supostamente propícias para o crescimento de algas e com grande riqueza de espécies, incluindo representantes de valor econômico (Oliveira & Miranda, 1998). Entretanto, não há tradição no cultivo de algas marinhas, e a produção de ágar é bem inferior ao que se exporta (Figura 1). As principais agarófitas exploradas no país são *Gracilaria birdiae* e *G. caudata* (Plastino, 2004). Na costa nordestina, onde se verifica uma grande disponibilidade de mão-de-obra barata e espaço para o cultivo no litoral, seria possível produzir em grande escala uma grande quantidade de algas (Carvalho Filho, 2004). Porém, a produção nacional baseia-se no extrativismo (Oliveira *et al.*, 2000) que teve início na década de 40 (Toledo, 1953).

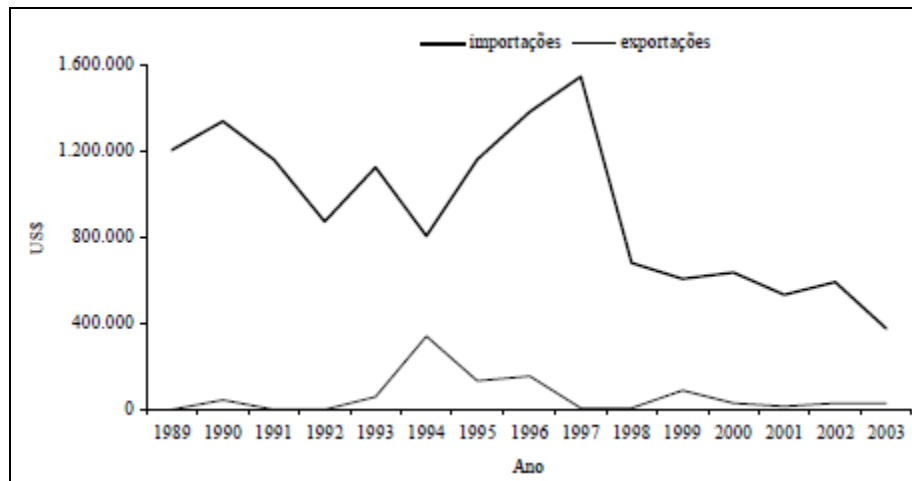


Figura 1. Importação e exportação de ágar: movimentação financeira no mercado brasileiro referente aos anos 1989-2003 (ALICEWEB. DESENVOLVIMENTO, junho de 2009).

Os efeitos da radiação solar que incluem a radiação fotossinteticamente ativa (PAR, “Photosynthetically Active Radiation”) e a ultravioleta (UV) podem interferir na produção de polissacarídeos. Portanto, conhecer os efeitos dessas radiações em algas de valor econômico torna-se importante quando se pretende investigar as diferentes estratégias desses organismos para melhor exploração das condições ambientais em uma localidade ou região particular (Espinoza-Avalos, 2005).

## 2. Efeitos da radiação UVB nas algas

A radiação PAR corresponde à 50% do espectro eletromagnético que atinge à superfície terrestre, e a radiação ultravioleta (UV) compreende apenas 5-8 % (Okuno *et al.*, 1996). Embora essa faixa seja pequena, apresenta um grande impacto sobre a atividade biológica. A radiação UV tem se tornado um tema de crescente preocupação, principalmente por promover depleção na camada de ozônio atmosférico, fenômeno observado desde a década de 1970 (Weatherhead *et al.*, 1997).

O espectro eletromagnético da radiação UV corresponde a comprimentos de ondas entre 100-400nm. É classificada pela Comissão Internacional de Iluminação em três tipos: UVC (100-280 nm), UVB (280-320 nm) e UVA (320-400 nm) (Okuno *et al.*, 1996).

A radiação UVC representa 1,2% do total do espectro. É altamente energética e extremamente prejudicial aos sistemas biológicos, no entanto, é completamente absorvida pelo ozônio e moléculas de oxigênio da atmosfera antes de atingir a superfície terrestre (Kim & Sancar, 1993; Britt, 1995; Van de Poll *et al.*, 2001; Okuno *et al.*, 1996; Silva, 2008; Xu & Sullivan, 2010).

A radiação UVA representa 6,3% do espectro, sendo muito menos prejudicial, e seu nível de alcance na superfície terrestre é independente da concentração de ozônio, uma vez que não é atenuada por esse gás. Essa radiação contribui para o reparo dos danos causados em organismos pela UVB (Caldewell *et al.*, 1989; Okuno *et al.*, 1996; Silva, 2008; Xu & Sullivan, 2010).

A radiação UVB representa 1,5% do total do espectro a atingir a superfície terrestre. É a mais danosa, podendo causar prejuízos tanto a organismos terrestres quanto aquáticos. Seus níveis de alcance da superfície terrestre são influenciados por vários fatores, tais como ângulo solar zenital, nuvens, aerossóis, albedo de superfície (razão entre a radiação solar refletida e a radiação solar incidente em uma superfície) e ozônio (Okuno *et al.*, 1996; Weatherhead & Webb, 1997; Plastino & Mansilla, 2004; Silva, 2008).

O ozônio localiza-se na estratosfera, entre 15 a 50 km em relação à superfície terrestre. Suas moléculas filtram eficientemente a radiação UVB. A redução de 1% da camada de ozônio pode resultar um aumento de 1,2% dos níveis de radiação UVB que atingem a superfície terrestre (Plastino & Mansilla, 2004; Silva, 2008).

A atividade humana tem desencadeado a produção de compostos que atuam na redução da camada de ozônio, como: bromofluorcarbonos (BFCs), brometo de metila, tetracloreto de carbono, metilclorofórmio (1,1,1 Tricloroetano), gases halons (utilizado antigamente, em extintores de incêndio), clorofluorcarbono (CFC), ácido nítrico, óxido nítrico (NO) derivado do óxido nitroso (N<sub>2</sub>O) e óxido nitroso (N<sub>2</sub>O). Atualmente, as emissões de N<sub>2</sub>O correspondem a duas vezes mais que as de CFCs (Okuno *et al.*, 1996; Ravishankara *et al.*, 2009).

Considerando-se apenas o território brasileiro, é possível notar diferenças na incidência da radiação UV tanto em relação à latitude quanto à sazonalidade (Camargo & Camargo, 2005) (Figura 2). A região próxima do Equador apresenta maior incidência dessa radiação do que o sudeste e o sul do país. Os valores registrados para o Estado do

Ceará são ainda superiores aos registrados na Península Antártica em períodos em que há depleção na camada de ozônio (Kirchhoff & Echer, 2001).

O alto índice de radiação UVB pode ser prejudicial aos organismos marinhos, principalmente aos bentônicos, que por estarem fixos ao substrato, podem ficar expostos por longos períodos de maré baixa (Kim & Sancar, 1993; Cabrera *et al.*, 1995). Entretanto, a radiação UV pode penetrar até 60 metros na coluna de água. Existem evidências de que organismos ou ecossistemas localizados até 30 metros são prejudicados por essa radiação (Smith *et al.*, 1992; Garde & Gustavson, 1999; Häder *et al.*, 1998; Talarico & Maranzana, 2000; Hoyer *et al.*, 2001; Roleda *et al.*, 2006). Efeitos negativos em algas foram observados no crescimento, reprodução e conteúdo de proteínas e pigmentos (Franklin & Forster, 1997; Häder *et al.*, 1998; Talarico & Maranzana, 2000; Hoyer *et al.*, 2001; Bischof *et al.*, 2006; Roleda *et al.*, 2006).

A penetração da radiação na água depende da matéria em suspensão (Bischof *et al.*, 2006). Outros fatores associados às mudanças diárias, sazonais e globais podem também contribuir para alterar a quantidade e a qualidade de UV que penetra na massa de água (Talarico & Maranzana, 2000; Bischof *et al.*, 2006).

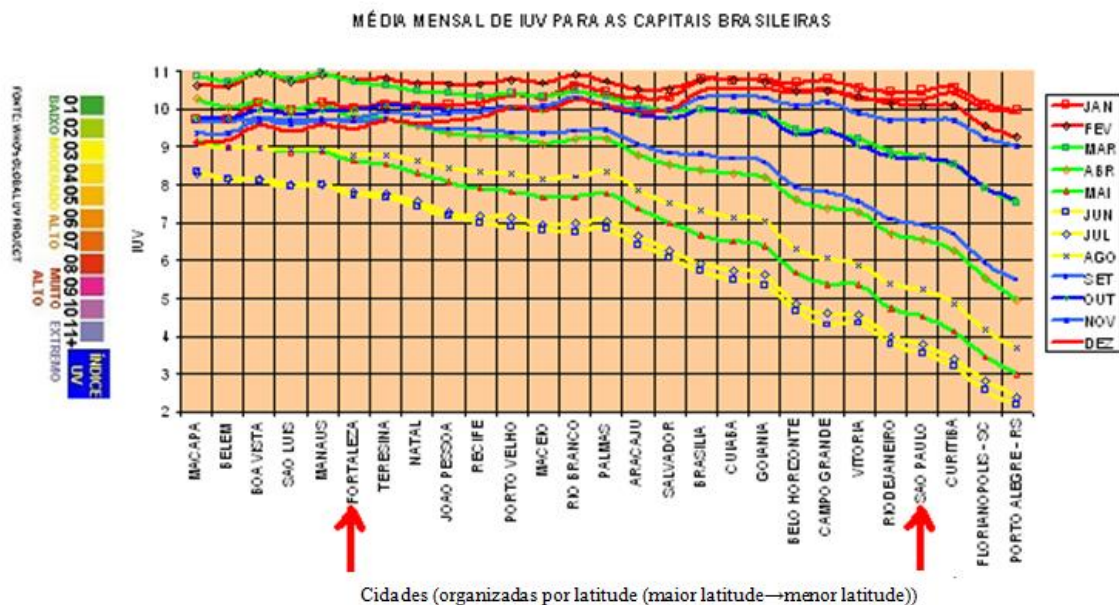


Figura 2. Média mensal do índice de radiação ultravioleta (IUUV) nas capitais brasileiras distribuídas por latitude. (LEPA-LAMMA/UFRJ e NASA: 1979-2003). Consultado no site: [www.lepa.ufrj.br](http://www.lepa.ufrj.br), em julho de 2008).

A principal importância de avaliar os efeitos danosos provocados pela radiação

UVB em organismos marinhos deve-se ao fato de que 50% da produção primária de biomassa do planeta é atribuída à atividade dos ecossistemas aquáticos (Houghton & Woodwell, 1989). Alterações na incidência de radiação UVB poderão ocasionar efeitos deletérios nesses organismos. Os efeitos observados correspondem a danos, reparos e aclimações, podendo gerar conseqüências no crescimento e na produção primária (Buma *et al.*, 2003). Dentre os efeitos negativos à exposição à UV destacam-se: i) fotoinibição e possível dano ao aparato fotossintetizante (Hanelt *et al.*, 1997; Harker *et al.*, 1999); ii) degradação fotoquímica de biomoléculas, inibindo importantes processos metabólicos (Franklin & Forster, 1997); iii) formação de dímeros de pirimidina-ciclobutano no DNA, interrompendo sua transcrição e replicação, e conseqüentemente, promovendo modificações no metabolismo e na divisão celular (Britt, 1995; Buma *et al.*, 1995, 2000; van de Poll *et al.*, 2001; Roleda *et al.*, 2006); e iv) produção de espécies reativas de oxigênio, responsáveis por danos oxidativos na célula (Rijstenbil *et al.*, 2000). Esses efeitos negativos podem levar a uma diminuição nas taxas de crescimento e na reprodução (Franklin & Forster, 1997; Häder *et al.*, 1998; Buma *et al.*, 2003).

Possíveis danos da radiação UV no aparato fotossintetizante podem ser decorrência das degradações dos pigmentos. Nas algas vermelhas, além da clorofila *a* e carotenóides, ocorrem as ficobiliproteínas que estão organizadas em estruturas denominadas de ficobilissomos e podem ser de três tipos: ficoeritrina, ficocianina e aloficocianina (Gantt, 1981; Zuber, 1986). A ficoeritrina é o primeiro pigmento a ser afetado pela radiação UV seguido da ficocianina, aloficocianina e carotenóides e, por último, a clorofila (Geber & Häder, 1993; Sinha *et al.*, 1995; Sinha *et al.*, 1998). Os carotenóides, além de captarem e transferirem energia luminosa para as moléculas de clorofila *a*, desempenham também, função de fotoproteção, evitando danos causados pelo excesso de energia solar. Esse padrão de destruição está de acordo com a distribuição desses pigmentos nos cloroplastos (Beach *et al.*, 2000). Tais dados sugerem uma importância maior do conteúdo pigmentar como biomarcador dos efeitos da radiação UV (Cordi *et al.*, 1997).

Defesas contra fatores estressantes em organismos fotossintetizantes são comuns. A sensibilidade e a tolerância à intensidade de radiação UVB dependerá da capacidade de prevenção e reparo dos danos causados, variando de acordo com a espécie e também com a idade (Dring *et al.*, 1996; Van de Poll *et al.*, 2001). Esporos são mais suscetíveis à radiação UV que plântulas jovens, e essas menos resistentes que

plântulas adultas (Navarro *et al.*, 2010a,b). Essa tolerância irá depender também da posição que a alga ocupa no costão. Algas de infra-litoral são afetadas em maior grau, quando comparadas àquelas que ocorrem no médio-litoral (Van de Poll *et al.*, 2001; Mansilla *et al.*, 2006).

Dentre as defesas fotoquímicas presentes nas algas contra os efeitos da radiação UV estão moléculas de atividade antioxidante, como os aminoácidos tipo micosporinas (“mycosporine-like amino acids”- MAAs) (Dunlap & Yamamoto, 1995; Franklin & Forster, 1997; Sick & Dunlap, 2002). Os MAAs são caracterizados por um ciclohexano ou cromóforo de ciclohexano conjugado com um ou dois aminoácidos e absorvem irradiâncias de 268 a 360 nm. Têm sido utilizados como produtos de proteção solar da pele humana e outros materiais não-biológicos, por exemplo, como aditivos fotoestabilizantes em plásticos, tintas e verniz (Cardozo *et al.*, 2006; Cardozo *et al.*, 2011). Foram isolados 19 MAAs, que ocorrem em maiores concentrações em espécies dos trópicos, pela provável exposição a quantidades maiores de UV (Shick & Dunlap, 2002).

Além dos MAAs, que exercem a função de proteção contra os efeitos induzidos da radiação UVB nas algas, destacam-se o acúmulo de carotenóides, enzimas desintoxicantes e antioxidantes, que combatem as espécies reativas de oxigênio (EROS), como ânion superóxido ( $O_2^-$ ), o peróxido de hidrogênio ( $H_2O_2$ ) e o radical hidroxila ( $HO^\cdot$ ) (Bowler *et al.*, 1992). As EROS são normalmente produzidas em organismos fotossintetizantes durante o metabolismo, porém esse processo pode ser estimulado na presença de fatores ambientais estressantes, como altos níveis de radiação UV (Papadakis & Roubelakis-Angelakis, 2002). Se o balanço oxidativo favorecer o estado pró-oxidante (desbalanço metabólico), o estresse oxidativo é desencadeado, provocando danos às estruturas celulares (Sies, 1993). Esses danos resultam da capacidade dos EROS em reagir e oxidar biomoléculas fundamentais, como lipídios de membranas, clorofilas, proteínas e ácidos nucleicos, podendo modificar funções biológicas, e até ocorrer a morte celular (Bowler *et al.*, 1992).

A capacidade de uma espécie em se aclimatar em ambientes que apresentem fatores abióticos distintos e condições heterogêneas, ao longo do dia, como é o caso de algas bentônicas dependerá da plasticidade fenotípica e da diversidade genotípica, o que acabará resultando em adaptações a distintas condições ambientais (Gerard, 1988).

### 3. Diversidade intraespecífica

Diversidade intraespecífica é o conjunto de expressões fenotípicas decorrentes de processos de aclimatação e adaptação. A aclimatação corresponde às diferentes expressões de ajustamento ao ambiente que um organismo pode sofrer dentro dos limites de seu genótipo. Já, a adaptação corresponde à expressão de ajustamento ao ambiente decorrente de alteração no genótipo (Plastino, 2004). Essa diversidade tem sido estudada para algumas espécies de algas bentônicas marinhas que têm ampla distribuição geográfica no Pacífico e no Atlântico. Esses estudos têm elucidado a presença de populações geneticamente isoladas ou espécies crípticas (Rebouças *et al.*, 2002).

O gênero *Gracilaria* (Gracilariales, Rhodophyta) apresenta um histórico de vida trifásico, no qual a fase gametofítica e a tetrasporofítica são isomórficas e independentes (Figura 3). Embora isomórficas, é possível que existam diferenças fisiológicas entre essas fases, como já reportado para algumas espécies (Aguilar-Rosas *et al.*, 1993; Guimarães, 2000; Ursi & Plastino, 2001; Barufi, 2004; Plastino, 2004; Costa, 2005; Espinoza-Avalos, 2005; Ursi, 2005; Ferreira, 2008).

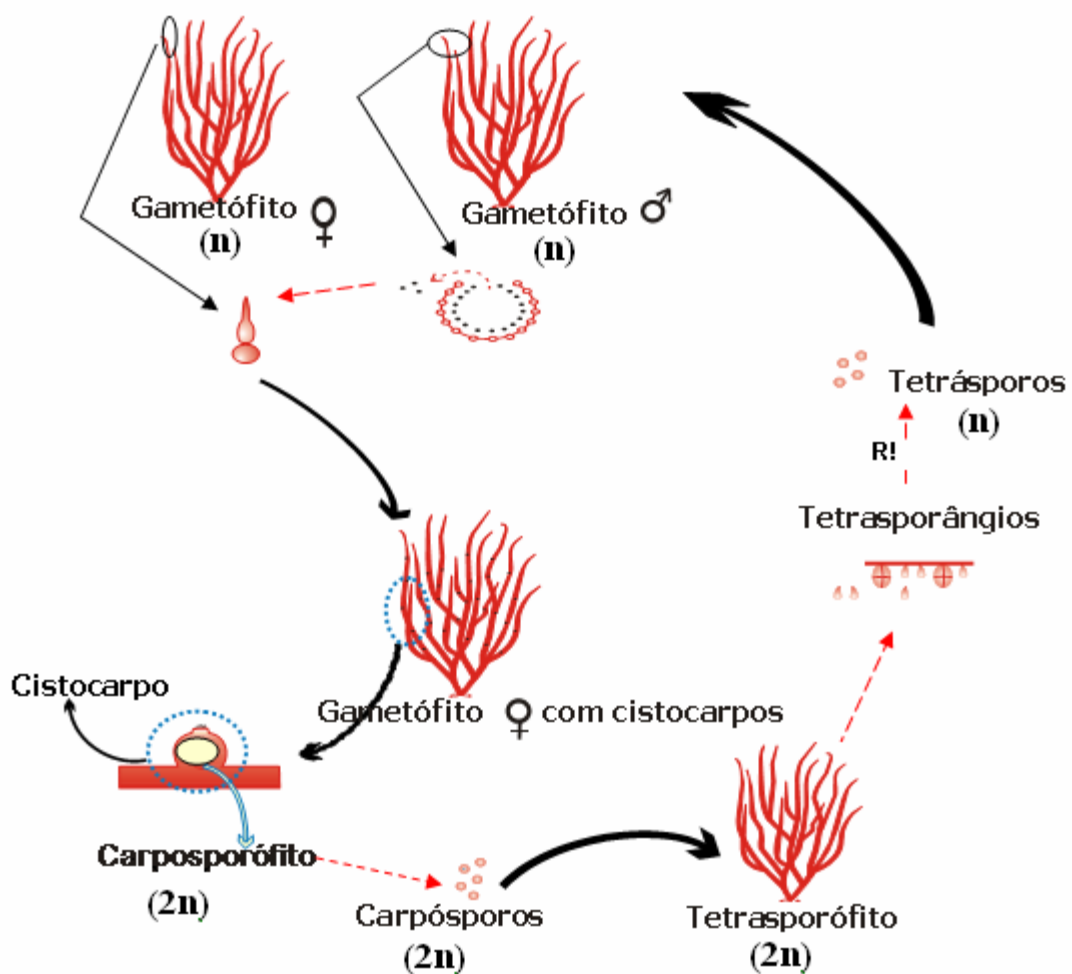


Figura 3. Histórico de vida de *Gracilaria* (modificado de Oliveira & Plastino, 1984).

As possíveis causas atribuídas às diferenças no desempenho fisiológico de fases isomórficas como gametófitos e tetrasporófitos são: i) organismos diplóides possuem duas cópias de cada gene, o que poderia acelerar o ritmo de adaptação a novos ambientes. Esses indivíduos possuem duas vezes mais probabilidades de ter uma nova mutação benéfica do que haplóides, conseqüentemente, diplóide evoluirá mais rápido; ii) diplóides mantêm maior variação genética porque as mutações persistem, e isto pode melhorar a capacidade de diplóides responderem às mudanças ambientais; iii) indivíduos diplóides estariam em desvantagem em relação aos haplóides devido ao maior gasto energético para replicação de seu DNA; e iv) as células haplóides podem ter uma vantagem nutricional em relação a células diplóides, especialmente em fases unicelulares (Lewis, 1985; Hughes & Otto, 1999). As células haplóides são geralmente menores do que as diplóides e apresentam uma relação superfície/volume maior



(Hughes & Otto, 1999). Considerando-se que a capacidade de transporte de nutrientes através da membrana celular depende da área de superfície, o aumento dessa relação pode levar a vantagens de melhores taxas de crescimento ou sobrevivência, especialmente, em condições limitadas de nutrientes (Lewis, 1985; Mable & Otto, 1998; Hughes & Otto, 1999). Destombe *et al.*, (1993) verificaram que a fase haplóide de *Gracilaria verrucosa* na presença de água do mar escassa em nutrientes teve maior crescimento, quando comparada com a fase diplóide, enquanto que em água do mar rica em nutrientes foi verificado o inverso. Dessa maneira, células haplóides poderiam ter vantagens de explorar com mais eficiência ambientes com escassez de nutrientes (Lewis, 1985).

Deve-se considerar que, além dos fatores intrínsecos, o desempenho das fases haplóides e diplóides pode variar de acordo com as condições ambientais. Por exemplo, em *Gracilaria birdiae*, foi verificado que num fotoperíodo de 8h de radiação PAR (100  $\mu\text{mol f\acute{o}tons. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ), a taxa de crescimento de tetrasporófitos foi maior que a de gametófitos (Barufi, 2004), enquanto que o oposto foi verificado quando cultivados em um fotoperíodo de 14h de radiação PAR (120  $\mu\text{mol f\acute{o}tons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) (Ursi & Plastino, 2001).

Populações procedentes de ambientes com características muito distintas podem ter desenvolvido adaptações que se tornam evidentes, quando esses indivíduos são submetidos às mesmas condições de cultivo. Indivíduos de *G. birdiae* procedentes dos Estados do Ceará e do Espírito Santo apresentaram diferenças quanto às taxas de fotossíntese e seus parâmetros. Tanto a irradiância de compensação quanto a saturação luminosa foram menores em indivíduos do sudeste, enquanto que a eficiência fotossintetizante foi maior para esses mesmos indivíduos (Ursi & Plastino, 2001). Diferenças nas taxas de crescimento entre indivíduos de *G. birdiae* procedentes do nordeste e do sudeste foram também verificadas, bem como respostas distintas à radiação UVB (Ayres, 2009). Indivíduos do nordeste apresentaram maior resistência a essa radiação do que indivíduos do sudeste.

#### **4. *Gracilaria caudata***

*Gracilaria caudata* J. Agardh apresenta ampla distribuição geográfica, ocorrendo desde o Caribe até o litoral sul do Brasil, Município de Laguna-Estado de Santa Catarina, 28°S

(Plastino & Oliveira, 1997). Trata-se de uma espécie de talo cilíndrico, coloração vermelho-vinácea, com até 34 cm de comprimento e 1,7mm de diâmetro (Figura 4). Do apressório, parte um ou mais ramos, que podem atingir até a quinta ordem (Plastino & Oliveira, 1997). O histórico de vida é trifásico (Oliveira & Plastino, 1984) e os gametófitos masculinos formam espermatângios do “*tipo-henriquesiana*” (Plastino & Oliveira, 1997). *G. caudata* é coletada no nordeste brasileiro para a produção de ágar e está sujeita a impacto por sua exploração (Miranda, 2000). A espécie possui potencial para cultivo no mar (Assad-Ludewigs, 1984) e tolera uma ampla variação de salinidade (10 a 60 ups) (Yokoya & Oliveira 1992a); *G. caudata* apresenta seus valores ótimos de crescimento em temperaturas de 26 e 30°C (Yokoya & Oliveira 1992b), e a atividade da nitrato redutase na espécie também foi avaliada (Chow *et al.*, 2007).



Figura 4. Aspecto geral de *Gracilaria caudata* na natureza. Escala, 1cm.

## II. Abstract

*Gracilaria caudata* is an agarophyte collected on the northeastern coast of Brazil. This study aimed to evaluate "in vitro" the effects of UVB radiation on growth, pigment content, and photosynthesis of gametophytes and tetrasporophytes of *G. caudata* from two distinct geographical areas of Brazilian coast (Ceará and São Paulo States). Our hypothesis was that individuals from the southeastern coast are more sensitive to UVB radiation than individuals from the northeastern coast. The general conditions of cultivation were: 23-25°C; 14L:10D;  $70 \pm 10 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ; 32 psu; seawater enriched with modified von Stosch solution; and aeration every 30 minutes. The apices were cultivated in two different conditions: i) control (PAR), similar to the general conditions; and ii) PAR+UVB ( $0.08 \text{ W m}^{-2}$  for 3 hours a day). Growth rates were assessed weekly for 28 days. The pigment content and photosynthesis were analyzed at the end of 28 days. Morphological changes were observed in algae exposed to UVB radiation. These algae showed lower growth rates when compared to those algae grown in PAR. The strains of São Paulo State showed higher growth rates than strains of Ceará State when cultivated in PAR, whereas in PAR+UVB, the strains from Ceará State presented higher rates. Tetrasporophytes, regardless of origin, showed higher growth rates when compared to the gametophytes. Strains showed lower concentrations of phycobiliproteins, chlorophyll *a*, and total carotenoids when exposed to UVB. All strains showed higher rates of photosynthesis when cultivated in the absence of UVB. The highest values of  $I_K$ ,  $F_{\text{max}}$ , and  $R_e$  were observed in PAR, while the highest values of  $I_C$  were observed in PAR+UVB. Regarding the parameters  $R_e$ ,  $I_C$ , and  $\alpha$ , there were no differences between the tested conditions. Strains from the São Paulo State showed lower rates of photosynthesis,  $F_{\text{max}}$ , and  $I_K$ . In summary, our findings support the hypothesis that the strains of *G. caudata* from regions near the equator are more tolerant to UVB radiation than strains from the southeastern coast. Moreover, they emphasize the vigor of tetrasporophytes when compared to gametophytes.

### III. Resumo

*Gracilaria caudata* é uma das principais agarófitas coletadas no nordeste brasileiro. Este estudo teve como objetivo avaliar “*in vitro*” os efeitos da radiação UVB no crescimento, conteúdo pigmentar e fotossíntese de gametófitos e tetrasporófitos de *G. caudata* procedentes de duas localidades distintas da costa brasileira: Estados do Ceará e São Paulo. Nossa hipótese foi que indivíduos procedentes da população do sudeste são mais sensíveis à radiação UVB que indivíduos da população do nordeste. As condições gerais de cultivo foram: 23-25°C; 14L:10E;  $70 \pm 10 \mu\text{mol f\acute{o}tons.m}^{-2}.s^{-1}$ ; 32 psu; água do mar enriquecida com solução de von Stosch modificada; e aeração a cada 30 minutos. Os ápices foram submetidos a duas condições distintas: i) controle (PAR), semelhante às condições gerais; e ii) PAR+UVB ( $0,08W.m^{-2}$  por 3h ao dia). O crescimento foi analisado semanalmente durante 28 dias. O conteúdo pigmentar e a fotossíntese foram analisados ao final dos 28 dias. Alterações morfológicas foram observadas em algas expostas à radiação UVB. Essas algas apresentaram menores taxas de crescimento quando comparadas às cultivadas em PAR. As linhagens procedentes do Estado de São Paulo apresentaram maiores taxas de crescimento que as linhagens do Estado do Ceará quando cultivadas em PAR, enquanto que na condição PAR+UVB, as procedentes do Estado do Ceará apresentaram maiores taxas. Tetrasporófitos, independentemente da procedência, apresentaram maiores taxas de crescimento, quando comparados a gametófitos. Linhagens cultivadas em PAR+UVB apresentaram menores concentrações de ficobiliproteínas, clorofila *a* e carotenóides totais que as verificadas para as cultivadas em PAR. As linhagens apresentaram maiores taxas de fotossíntese quando cultivadas na ausência de UVB. Os maiores valores de  $I_K$ ,  $F_{max}$  e  $R_e$  foram verificados em PAR, enquanto que os maiores valores de  $I_C$  foram observados em PAR+UVB. Quanto aos parâmetros  $R_e$ ,  $I_c$  e  $\alpha$ , não houve diferenças entre as condições testadas. As menores taxas de fotossíntese foram observadas para as linhagens provenientes do Estado de São Paulo e os parâmetros  $F_{m\acute{a}x}$  e  $I_K$  foram também inferiores. Os dados obtidos neste trabalho corroboram a hipótese de que linhagens procedentes de regiões próximas ao equador são mais tolerantes à radiação UVB do que linhagens oriundas do sudeste. Além disso, ressaltam o vigor da fase tetrasporófitica com relação à fase gametofítica, independentemente da procedência dos indivíduos.

#### IV. Considerações finais

O objeto de estudo do presente trabalho foia alga vermelha *Gracilaria caudata*, uma espécie de ampla distribuição geográfica, cuja ocorrência vai desde a região sul do Caribe até a região sul do Brasil (Estado de Santa Catarina). Teve como objetivos investigar a diversidade intraespecífica e os eventuais efeitos da radiação UVB na fisiologia da espécie. Os efeitos danosos dessa radiação em organismos marinhos, vêm sendo apontados à medida que novos estudos são realizados. Na natureza, a radiação UVB é parcialmente absorvida pelo ozônio atmosférico, e a diminuição desse gás possibilita que essa radiação atinja a superfície terrestre com mais intensidade. O desenho experimental do atual trabalho difere das condições encontradas na natureza, e os resultados não podem ser interpretados como semelhantes aos que ocorreriam no ambiente natural, porém podem fornecer indícios de efeitos fisiológicos da radiação UVB na espécie selecionada para os estudos.

Comparou-se pela primeira vez em *Gracilaria caudata* linhagens de tetrasporófitos e gametófitos procedentes de duas localidades distintas da costa brasileira (SP e CE), levando-se em consideração os efeitos da radiação UVB. Os parâmetros fisiológicos analisados foram crescimento, composição pigmentar e fotossíntese. Dessa forma, pudemos testar a hipótese de que indivíduos procedentes de localidades diferentes apresentam respostas adaptativas distintas em relação à radiação UVB, e que indivíduos procedentes do nordeste são mais resistentes aos possíveis efeitos de estresse provocado por tal radiação.

Tanto os resultados referentes às taxas de crescimento e conteúdo pigmentar quanto à fotossíntese corroboram essa hipótese de que indivíduos procedentes de regiões próximas ao equador são mais tolerantes à radiação UVB do que indivíduos oriundos do sudeste. Além disso, esses dados ressaltam o vigor da fase tetrasporofítica com relação à fase gametofítica, independentemente da procedência dos indivíduos. Entretanto, deve-se salientar que as linhagens de *Gracilaria caudata* estudadas no atual trabalho apresentaram alterações morfológicas, como despigmentação e enrolamento dos ápices, quando expostas à radiação UVB. Além disso, essa radiação promoveu quedas nas taxas de crescimento, conteúdo pigmentar e fotossíntese, provavelmente como consequência de alterações metabólicas promovidas pela absorção dessa radiação pelo DNA e proteínas (Hóllösy, 2002).

Os dados obtidos evidenciam que *Gracilaria caudata* provavelmente possua ecótipos. Ou seja, suas variações fenotípicas estão relacionadas a adaptações dos organismos a ambientes distintos, resultando em populações de uma mesma espécie geneticamente diferentes (Plastino, 2004). No entanto, deve-se ressaltar que as condições experimentais diferem em distintos aspectos das condições ambientais, e os resultados obtidos não podem ser interpretados como idênticos aos que ocorreriam no ambiente natural, caso houvesse um aumento dessa radiação UVB. Desta forma, o presente trabalho abre espaço para novas abordagens como estudos aprofundados com esta espécie, que permitam confirmar na natureza, as diferenças observadas *in vitro*, auxiliando na recuperação de áreas para preservação dessa diversidade.

## V. Referências bibliográficas

- Aguilar-Rosas, R.; Marcos-Ramirez, R.; Lobo-Niembro, J. M. & Zertuche Gonzalez, J. A. 1993. Seasonal variation of reproductive and vegetative phases of *Gracilaria pacifica* Abbott, in Estero de Punta Banda, Baja California, Mexico. *Ciencias Marinas* 19: 219–228.
- Assad-Ludewigs, I.Y. 1984. *Estudos sobre a biologia de uma espécie de Gracilaria (Rhodophyta, Gigartinales) do litoral norte do Estado de São Paulo, Brasil*. Tese. Univ. S. Paulo. São Paulo. 190 p.
- Ayres, L.M. 2009. *Efeitos da radiação UVB em variantes cromáticas de Gracilaria birdiae (Gracilariales, Rhodophyta): crescimento, conteúdo pigmentar, fotossíntese e ultra-estrutura*. Dissertação. Univ. São Paulo. 146p.
- Barufi, J.B. 2004. *Efeitos da luz na reprodução, no crescimento e no conteúdo pigmentar de Gracilaria birdiae (Gracilariales, Rhodophyta)*. Dissertação. Univ. S. Paulo. São Paulo. 112p.
- Beach, K.S.; Smith, C.M. & R. Okano. 2000. Experimental analysis of rhodophyte photoacclimation to PAR and UV-radiation using *in vivo* absorbance spectroscopy. *Bot. Mar.* 43: 525-536.
- Bischof, K.; Gómez, I.; Molis, M.; Halnet, D.; Karsten, U.; Lüder, U.; Roleda, M.Y.; Zacher, K. & Wiencke, C. 2006. Ultraviolet radiation shapes seaweed communities. *Rev. Environ. Sci. Biotechnol.* 5: 141-166.
- Britt, A.B. 1995. DNA damage and repair in plants. *Plant Mol. Biol.* 47: 75-100.

- Buma, A.G.J., Zemmeling, H.J., Sijlema, K. & Gieskes, W.W.C. 1995. UVB radiation modifies protein and photosynthetic pigment content, volume and ultrastructure of marine diatoms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 142: 47-54.
- Buma, A. G. J; Van Oijen, T; Van de Poll, W; Veldhuis, M. J. W; Gieskes, W.W.C. 2000. The sensitivity of *Emiliania Huxleyi* (Prymnesiophyceae) to ultraviolet-B radiation. *J. Phycol.* 36: 296–303.
- Buma, A.G.B.; Boelen, P. & Jeffrey, W.H. 2003. UVR-induced DNA damage in aquatic organism. *In: Horacio, W.B. & Zagarese, E. UV effects in aquatic organisms and ecosystems.* Royal Society of Chemistry (Great Britain) 291-320 p.
- Cabrera, S.; Bozzo, S. & Fuenzalida, H. 1995. Variation in UV radiation in Chile. *J. Photochem. Photobiol. B: Biol.* 28: 137-142.
- Camargo, A.P. & Camargo, M.B.P. 2005. Latitude e o tipo climático. *O Agrônômico, Campinas.* 57: 18-20.
- Cardozo, K.H.M.; Carvalho, V.M.; Pinto, E. & Colepicolo, P. 2006. Fragmentation of mycosporine-like amino acids by hydrogen/deuterium Exchange and electrospray ionisation tandem mass spectrometry. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* 20: 253-258.
- Cardozo, K.H.M.; Marques, L.G.; Carvalho, V.M.; Carignan, M.O.; Pinto, E.; Marinho-Soriano, E. & Colepicolo, P. 2011. Analyses of photoprotective compounds in red algae from the Brazilian coast. *Rev. Bras. Farmacogn.* 21: 202-208.
- Carvalho, L.R. & Roque, L.F. 2000. Fenóis halogenados e/ou sulfatados de macroalgas marinhas. *Química Nova* 26: 757-764.
- Carvalho Filho, J. 2004. Algas, uma alternativa para as comunidades pesqueiras? *Panorama da Aqüicultura* 14: 53-56.
- Chow, F.; Capociama, F.V.; Faria, R. & Oliveira, M.C. 2007. Characterization of nitrate reductase activity in vitro in *Gracilaria caudata* J. Agardh (Rhodophyta, Gracilariales). *Revista Brasileira de Botânica* 30: 123-129.
- Cordi, B. Depledge, M.; Price, D.; Salter, L. & Donkin, M. 1997. Evaluation of chlorophyll fluorescence, *in vivo* spectrophotometric pigment absorption and ion leakage as biomarkers of UVB exposure in marine macroalgae. *Mar. Bio.* 130: 41-49.
- Costa, V.L. 2005. *Diversidade intraespecífica em gametófitos de Gracilaria birdiae (Gracilariales, Rhodophyta): efeitos fisiológicos da concentração de nitrato no meio de cultura.* Tese. Univ. S. Paulo. São Paulo. 100p.
- Critchley, A.T. 1993. Gracilaria (Gracilariales, Rhodophyta): na economically important agarophyte. *In: Ohno, M. & Critchely, A.T. (eds). Seaweed cultivation and marine ranching.* Japan International Cooperation Agency 89-112 p.

- Critchley, A.T. 1997. *Gracilaria* (Rhodophyta, Gracilariales): an economically important agarophyte. In: Ohno, M. & Critchley, A.T. (eds) Seaweed Cultivation and Marine Research. Japan International Cooperation Agency. Yokosuka. Japan. 89-112 p.
- Destombe, C.; Godin, J.; Nocher, M.; Richerd, S. & Valero, M. 1993. Differences in response between haploid and diploid isomorphic phases of *Gracilaria verrucosa* (Rhodophyta: Gigartinales) exposed to artificial environmental conditions. *Hydrobiologia*. 260/261: 131-137.
- Dring, M.J.; Wagner, A.; Boeskov, J. & Lüning, K. 1996. Sensitivity of intertidal and subtidal red algae to UVA and UVB radiation, as monitored by chlorophyll fluorescence measurements: influence of collection depth and season, and length of irradiation. *Eur. J. Phycol.* 31: 293-302.
- Dunlap, W.C. and Yamamoto, Y. 1995. Small-molecule antioxidants in marine organisms antioxidant activity of mycosporine-glycine. *Comp. Biochem. Physiol.* 112B: 105-114.
- Espinoza-Avalos J., 2005. Fenología de macroalgas marinas. *Hidrobiologica* 15: 109-122.
- FAO. Training Manual on *Gracilaria* Culture and Seaweed Processing in China. FAO Training Manual 6. 1990, 107p.
- FAO. Bay of Bengal Programme Post-Harvest Fisheries. *FAO Fisheries Technical*. Agar and Alginate Production from seaweed in India 1991, 27p.
- FAO. Review of state of world aquaculture. *FAO Fisheries Circular* 886, Revision 2. FAO, Rome, Italy, 2003, 95p.
- Ferreira, L.B. 2008. *Diversidade intraespecífica em Gracilaria domingensis (Gracilariales, Rhodophyta): estudos fisiológicos na interpretação do polimorfismo de cor*. Tese. Univ. S. Paulo. São Paulo. 200p.
- Franklin, L. & Forster, R. 1997. The changing irradiance environment: consequences for marine macrophyte physiology, productivity and ecology. *Eur. J. Phycol.* 32: 207-232.
- Gantt, E. 1981. Phycobilisomes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32: 327-347.
- Garde, K. & Gustavson, K. 1999. The impact of UV-B radiation on alkaline phosphatase activity in phosphorus-depleted marine ecosystem. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 238: 93-105.
- Gerard, V.A. 1988. Ecotypic differentiation in light-related traits of the Kelp *Laminaria saccharina*. *Marine Biology* 97: 25-36.



- Guimarães, M. 2000. *Aspectos fisiológicos de Gracilaria domingensis (Gracilairales, Rhodophyta): subsídios para a compreensão da manutenção do polimorfismo pigmentar*. Tese. Univ. S. Paulo. São Paulo. 88p.
- Häder, D.P.; Kumar, H.; Smith, R. & Worrest, R. 1998. Effects on aquatic ecosystems. *J. Photochem. Photobiol. B: Biol.* 46: 53-68.
- Harker, M.; Berkaloff, C.; Lemoine, Y.; Britton, G.; Young, A.J.; Duval, J.; Rmiki, N. & Rousseau, B. 1999. Effects of high light and desiccation on the operation of the xanthophylls cycle in two marine brown algae. *Europ. J. Phycol.* 34: 35-42.
- Hólosy, F. 2002. Effects of ultraviolet radiation on plant cells. *Micron.* 33: 179-197.
- Hoyer, K.; Karsten, U.; Sawall, T. & Wiencke, C. 2001. Photoprotective substances in Antarctic macroalgae and their variation with respect to depth distribution, different tissues and developmental stages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 211: 117-129.
- Houghton, R.A. & Woodwell, G.M. 1989. Global climate change. *Sci. Am.* 260: 18-26.
- Hughes, J.S. & Otto, S.P. 1999. Ecology and the evolution of biphasic life cycles. *Am. Natural* 154: 306-320.
- Kim, S. & Sancar, A. 1993. Photobiology school: photochemistry, photophysics, and mechanism of pyrimidine dimer repair by DNA photolyase. *Photochem. Photobiol.* 57: 895-904.
- Kirchoff, V.W.J.H. & Echer, E. 2001. Erythema UV-B exposure near the Antarctic Peninsula and comparison with an equatorial site. *J. Photochem. Photobiol B: Biol.* 60: 102-107.
- Lewis, W. M. 1985. Nutrient scarcity as an evolutionary cause of haploid. *Am. Nat.* 125: 692-701.
- Mable, B.K. & Otto, S.P. 1998. The Evolution of life cycles with haploid and diploid phases. *Bioessays* 20: 453-462.
- Mansilla, A.; Werlinger, C.; Palacios, M.; Navarro, N.P. & Cuadra, P. 2006. Effects of UVB radiation on the initial stages of growth of *Gigartina skottsbergii*, *Sarcothalia crispata* and *Mazzaella laminarioides* (Gigartinales, Rhodophyta). *Journal of Applied Phycology.* 18: 451-459 p.
- Miranda, G.E.C., 2000. Avaliação do impacto da exploração (simulada) da alga agarófita *Gracilaria caudata* J. Agardh (Rhodophyta) no litoral do Estado da Paraíba. Tese de Mestrado. Univ. S. Paulo. São Paulo, 106 p.
- Navarro, N.P.; Mansilla, A. & Plastino, E.M. 2010a. UVB radiation induces changes in the ultra-structure of *Iridaea cordata*. *Micron* 41: 899-903.

- Navarro, N.P.; Mansilla, A. & Plastino, E.M. 2010b. *Iridae cordata* (Gigartinales, Rhodophyta): responses to artificial UVB radiation. *J. Appl. Phycol.* 22: 385-394.
- Neori, A.; Chopin, T.; Troell, M.; Buschmann, A.H.; Kramer, G.P.; Halling, C.; Shpigel, M.; Yarish, C. 2004. Integrated aquaculture: rationale, evolution and state of the art emphasizing seaweed biofiltration in modern mariculture. *Aquaculture.* 231: 361-391.
- Okuno, E.; Nakajima, T.; Yoshimura, E.M.; Hiodo, F.; Fausto, A.M.F.; Paes, W.S.; Umisedo, N.K. & Otsubo, S. 1996. Radiação ultravioleta solar em S. Paulo, Chiba, Calafate e Ilha de Pascoa. *RBE-Cuaderno de Ingenheria Biomedica* 12: 143-153.
- Oliveira, E.C. & Plastino, E.M. 1984. The life-history of *Gracilaria* (Rhodophyta) from Brazil. *Japanese Journal of Phycology.* 32: 203-208.
- Oliveira, E.C. & Aveal, K. 1990. The mariculture of *Gracilaria* (Rhodophyta) for the production of Agar. In: Akatsuka, I. (ed) *Introduction to Applied Phycology*, SPB Academic Publishing, The Hague, 553-564.
- Oliveira, E.C. & Plastino, E.M. 1994. Gracilariaceae. In: Akatsuka, I. (ed) *Biology of Economic Seaweeds*, SPB Academic Publishing, The Hague, 185-226.
- Oliveira, E.C.; Paula, E.J., Plastino, E.M. & Petti, R. 1995. Técnicas de cultivo de algas marinas in vitro. In: Alveal, K.; Ferrario, M.E.; Oliveira, E.C & Sar, E. (eds). *Manual de Métodos Ficológicos*. Universidad de Concepción, Concepción. 429-447.
- Oliveira, E.C. & Miranda, G.E.C. 1998. Aspectos sociais e econômicos da exploração de algas marinhas no Brasil. In: Paula, E.J.; Cordeiro-Marino, M.; Santos, D.P.; Plastino, E.M.; Fujii, M.T. & Yokoya, N.S. (eds). *Anais do IV Congresso Latino-Americano, São Paulo*. Sociedade Ficológica da América Latina e Caribe. II: 149-156.
- Oliveira, E.C.; Alveal, K. & Anderson, R. 2000. Mariculture of agar-producing Gracilarioid red algae. *Reviews in Fisheries Science.* 8: 345-378.
- Papadakis, A.K. & Roubelakis-Angelakis, K.A. 2002. Oxidative stress could be responsible for reaclitrance of protoplasts. *Plant Physiol. Biochem.* 40: 549-559.
- Plastino, E.M. & Oliveira, E.C, 1997. *Gracilaria caudata* J. Agardh (Gracilariales, Rhodophyta) – restoring an old name for a common western Atlantic algae. *Phycologia* 36: 225-232.
- Plastino, E.M. & Guimarães, M. 2001. Diversidad intraespecifica. In: Alveal, K. & Antezana, T. (eds.). *Sustentabilidad de la biodiversidad, un problema actual. Bases científico-tecnicas, teorizaciones y proyecciones*. Universidad de Concepcion, Concepcion, 19-27 p.

- Plastino, E.M. & Mansilla, A. 2004. Luz y Fotosíntesis. In: Werlinger, C. (ed.) *Biología Marina y oceanografía: conceptos y procesos*. Consejo Nacional del Libro y la Lectura-Universidad de Concepción. Trama Impresores S.A., Chile. 228 p.
- Plastino, E.M. 2004. *Diversidade intraespecífica em algas gracilarióides*. Tese de Livre-Docência. Univ. S. Paulo. São Paulo. 52 p.
- Plastino, E.M.; Ursi, S. & Fujii, M.T. 2004. Color inheritance, pigment characterization, and growth of rare light Green strain of *Gracilaria birdiae* (Gracilariales, Rhodophyta). *Phycological Research*. 52: 45-52.
- Ravishankara, A.R.; Daniel, J.S. & Portmann, R.W. 2009. Nitrous Oxide (N<sub>2</sub>O): The Dominant Ozone-Depleting Substance Emitted in the 21st Century. *Science* 325: 1147.
- Rebouças, H.J.; Torres, V.M.; Pontes, G.C.; Silva, F.H.O.; Rodrigues, J.A.G.; Neto, J. T.B.B. & Farias, W.R.L. 2002. Efeito da adição do polissacarídeo sulfatado da alga marinha *Botryocladia occidentalis* na ração de tilápia do Nilo, *Oreochromis niloticus*, submetidos à reversão sexual. *XII Simpósio Brasileiro de Aquicultura*. Goiânia/GO. 002p.
- Rijstenbil, J.W.; Coelho, S.M. & Eijsackers, M. 2000. A method for the assessment of light-induced oxidative stress in embryos of furoid algae via confocal laserscan microscopy. *Mar. Biol.* 137: 763–774.
- Roleda, M.Y.; Halnet, D.; Kräbs, G. & Wiencke, C. 2004a. Morphology, growth, photosynthesis and pigments in *Laminaria ochroleuca* (Laminariales, Phaeophyta) under ultraviolet radiation. *Phycol.* 43: 603-613.
- Sick, J.M. & Dunlap, W.C. 2002. Mycosporine-Like Amino Acids and Related Gadusols: Biosynthesis, Accumulation and UV-Protective Functions em Aquatic Organisms. *Annu. Rev. Physiol.* 64: 223–262.
- Sies, H. 1993. Strategies of antioxidant defense. *Eur. J. Biochem.* 215: 213-219.
- Silva, A. A. 2008. Medidas de radiação solar ultravioleta em Belo Horizonte e Saúde Pública. *Revista Brasileira de Geofísica* 26: 417-425.
- Sinha, R.P.; Lebert, M.; Kumar, A.; Kumar, H.D. & Häder; D.P. 1995. Spectroscopic and biochemical analyses of UV effects on phycobilisomes of *Anabaena sp.* and *Nostoc carmum*. *Bot. Acta* 108: 87-92.
- Sinha, R.P.; Klisch, M.; Gröniger, A. & Häder, D.P. 1998. Ultraviolet-absorbing/screening substances in cyanobacteria, phytoplankton and macroalgae. *J. Photochem. Photobiol. B: Biol.* 47: 83-94.
- Smith, R.C.; Prezelin, B.; Baker, K.; Bidigare, R.; Boucher, N.; Coley, T.; Karentz, D.; Macintyre, S.; Maltlick, H.; Menzies, D.; Ondrusek, M.; Wan, Z. & Waters, J.

1992. Ozone depletion: Ultraviolet radiation and phytoplankton biology in Antarctic Waters. *Science* 225: 952-959.
- Talarico, L. & Maranzana, G. 2000. Light and adaptative responses in red macroalgae: an overview. *J. Photochem. Photobiol. B: Biol.* 56: 1-11.
- Toledo, T.A.N. 1953. Estudo experimental do agar-agar brasileiro. Tese de Livre-Docência da cadeira de Farmacognosia. Univ. S. Paulo. São Paulo. 136p.
- Ursi, S. & Plastino, E.M. 2001. Crescimento *in vitro* de linhagens de coloração vermelha e verde clara de *Gracilaria sp.* (Gracilariales, Rhodophyta) em dois meios de cultura: análise de diferentes estádios reprodutivos. *Revta brasil. Bot.* 24: 587-594.
- Ursi, S. 2005. *Diversidade intraespecífica de Gracilaria birdiae (Gracilariales, Rhodophyta): crescimento, fotossíntese, pigmentos, polissacarídeos e genes da ficoeritrina de linhagens selvagens e variantes.* Tese. Univ. S. Paulo. São Paulo. 121p.
- Van de Poll, W.; Eggert, A.; Buma, A. & Breeman, A. 2001. Effects of UV-B induced DNA damage and photoinhibition on growth of temperate marine red macrophytes: habitat-relates differences in UV-B tolerance. *J. Phycol.* 37: 30-37.
- Weatherhead, E.C.; Tiao, G.C.; Reinsel, G.C.; Frederick, J.E.; Deluisi, J.J.; Choi, Dongseok, & Tam, W. 1997. Analysis of long-term behavior of ultraviolet radiation measured by Robertson-Berger meters at 14 sites in the United States. *Journal of Geophysical Research.* 102: 8737-8754.
- Weatherhead, E.C. & Webb, A.R. 1997. International response to the challenge of measuring solar ultraviolet radiation. *Radiat. Prot. Dosim.* 72: 223 -229.
- West, J. 2001. Agarophytes and carrageenophytes. In: Leet, W.S.; Dewees, C. M.; Klingbeil, R. & Larson, E.J. (eds.). California's Living *Marine Resource: A Status Report.* California, 286–287.
- 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 Marina* 18: 49-64.
- Yokoya, N.S. & Oliveira, E.C. 1992b. Temperature response of economically important red algae and their potential for mariculture in Brazilian Waters. *J. Appl. Phycol.* 4: 339-345.
- Xu, J. & Gao, K. 2007. Growth, pigments, UV-absorbing, compounds and agar yield of economic red seaweed *Gracilaria lemaneiformis* (Rhodophyta) grown at different depths in the coastal waters of south China sea. *J. of Appl. Phycol.* 20: 681-686.
- Xu, C. & Sullivan, J.H. 2010. Reviewing the Technical Designs for Experiments with Ultraviolet-B Radiation and Impact on Photosynthesis, DNA and Secondary Metabolism. *J. of Integrative Plant Biology* 52: 377-387 p.

Zuber, H. 1986. Structure of light-harvesting antenna complexes of photosynthetic bacteria, cyanobacteria and red algae. *Trends Biochem. Sci.* 11: 414-419.