

**ECOFISIOLOGIA DE MACROALGAS EXPOSTAS À ACIDIFICAÇÃO:
BIOENSAIOS FRENTE ÀS MUDANÇAS CLIMÁTICAS**

FERNANDA RIBEIRO DE FREITAS

São Vicente

2025

FERNANDA RIBEIRO DE FREITAS

**ECOFISIOLOGIA DE MACROALGAS EXPOSTAS À ACIDIFICAÇÃO:
BIOENSAIOS FRENTE ÀS MUDANÇAS CLIMÁTICAS**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, Campus do Litoral Paulista, UNESP, para obtenção do título de Doutora no Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade de Ambientes Costeiros.

Orientador(a): Dr Milton Lima Netto

Coorientador(a): Dr^a Franciane Pellizari

São Vicente

2025

CONSIDERAÇÕES FINAIS

F866e

Freitas, Fernanda Ribeiro de

ECOFISIOLOGIA DE MACROALGAS EXPOSTAS À
ACIDIFICAÇÃO: BIOENSAIOS FRENTE ÀS MUDANÇAS
CLIMÁTICAS / Fernanda Ribeiro de Freitas. -- São Vicente, 2025
62 p. : tabs., fotos, mapas

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP),
Instituto de Biociências, São Vicente

Orientador: Milton Lima Neto

Coorientadora: Franciane Pellizzari

1. Botânica. 2. Fisiologia vegetal. 3. Ecologia.

AO MEU QUERIDO FILHO,

BENJAMIN,

DEDICO

AGRADECIMENTOS

A **Deus** por me dar forças e proporcionar a realização de mais esse sonho;

À **NS do Rocio** por nunca me desamparar nos momentos mais difíceis.

À minha **família** pela paciência, auxílio e compreensão, em especial ao meu marido Jeferson Mendes, que sempre esteve ao meu lado me apoiando nos momentos felizes e tristes, sempre me incentivando a nunca desistir.

Ao meu **filho** Benjamin pela paciência e entendimento de minhas ausências.

Ao meu **orientador** Dr Milton Lima pelos ensinamentos, acolhida e apoio nessa jornada.

À minha **coorientadora** Profª Drª Franciane Pellizzari pela amizade, companheirismo, incentivo e a todos os ensinamentos acadêmicos e de vida;

Ao **professor** Ítalo Braga por ceder seu laboratório para os experimentos.

Aos **alunos** do laboratório que auxiliaram nas análises bioquímicas.

Letícia Barboza, minha IC que ajudou nas análises de fluorescência.

Aos **meus alunos** do ensino médio que me tem como espelho em suas jornadas e torcem muito por essa conquista.

Às meninas **do Laquamar** que sempre se ajudaram de alguma forma, seja com literatura, coletas ou palavras de apoio.

Um agradecimento especial a todos que me ajudaram, pois foram muitas pessoas, praticamente nada do que está aqui eu fiz sozinha, com a graça de Deus tive a sorte de ter pessoas incríveis proativas que me ajudaram muito! Obrigada de coração, o mérito desse trabalho também é de vocês.

RESUMO

A acidificação do oceano influencia a composição química do mar e pode causar efeitos consideráveis nos ecossistemas aquáticos. A *Ulva lactuca*, uma macroalga essencial nos ecossistemas costeiros, pode ser impactada de várias formas pela acidificação, incluindo a diminuição da taxa de crescimento, mudanças na composição química e alterações na estrutura do ecossistema. A capacidade desta espécie de tolerar mudanças de temperatura e luminosidade é extensivamente pesquisada. Esta característica tem sido observada em regiões com temperaturas que oscilam entre 0° C e 28°C, sendo a maior taxa de crescimento registrada entre 10 e 15 °C. Em temperaturas que variam de 7°C a 10°C, *U. lactuca* é capaz de se adaptar a níveis reduzidos de radiação luminosa, além de tolerar uma ampla gama de variações de salinidade. Portanto, levando em conta a tolerância a alterações ambientais a vasta distribuição mundial e a abundância de algas do gênero *Ulva*, esses seres parecem ser modelos promissores para a avaliação de agentes estressores ambientais, tais como a acidificação dos oceanos. As macroalgas, seres que realizam fotossíntese e têm um papel fundamental nos ecossistemas costeiros, surgem como potenciais parceiras na atenuação dos impactos da acidificação. Ademais, a variedade funcional das macroalgas possibilita que diversas espécies ocupem diversos nichos, fortalecendo a resiliência dos ecossistemas marinhos. A alteração do pH pode afetar a cadeia alimentar marinha e a biodiversidade, comprometendo a pesca e a segurança alimentar. A compreensão e mitigação da acidificação oceânica são essenciais para a preservação dos oceanos e dos serviços que eles fornecem ao planeta. Com as mudanças climáticas e a acidificação dos oceanos, as algas estão enfrentando novos desafios. A ecofisiologia das algas investiga como essas mudanças afetam a sua fisiologia, distribuição geográfica e suas interações com outros organismos. Entender as funções ecológicas dos oceanos e fomentar sua preservação é crucial para lidar com os desafios trazidos pela acidificação e assegurar a sustentabilidade marinha.

Palavras-chave: Ecofisiologia, Macroalgas, Metabolismo, antioxidantes.

ABSTRACT

Ocean acidification influences the chemical composition of the sea and can have significant effects on aquatic ecosystems. *Ulva lactuca*, an essential macroalgae in coastal ecosystems, can be impacted in several ways by acidification, including decreased growth rate, changes in chemical composition, and alterations in ecosystem structure. The ability of this species to tolerate changes in temperature and light is extensively researched. This characteristic has been observed in regions with temperatures ranging from 0°C to 28°C, with the highest growth rate recorded between 10 and 15°C. At temperatures ranging from 7°C to 10°C, *U. lactuca* is able to adapt to reduced levels of light radiation, in addition to tolerating a wide range of salinity variations. Therefore, considering the tolerance to environmental changes, the vast worldwide distribution and the abundance of algae of the genus *Ulva*, these beings appear to be promising models for the evaluation of environmental stressors, such as ocean acidification. Macroalgae, beings that perform photosynthesis and play a fundamental role in coastal ecosystems, emerge as potential partners in mitigating the impacts of acidification. Furthermore, the functional variety of macroalgae allows several species to occupy different niches, strengthening the resilience of marine ecosystems. Changes in pH can affect the marine food chain and biodiversity, compromising fisheries and food security. Understanding and mitigating ocean acidification are essential for the preservation of the oceans and the services they provide to the planet. With climate change and ocean acidification, algae are facing new challenges. The ecophysiology of algae investigates how these changes affect their physiology, geographic distribution and their interactions with other organisms. Understanding the ecological functions of the oceans and promoting their preservation is crucial to dealing with the challenges brought by acidification and ensuring marine sustainability.

Keywords: Ecophysiology, Macroalgae, Metabolism, Antioxidants.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Média mensal de dióxido de carbono globalmente calculada sobre locais de superfície marinha. Fonte: Global Monitoring Laboratory, (NOAA 2023).....	13
Figura 2: Reações da química do carbono na água e a relação com fotossíntese algal, respiração algal e animal, e calcificação de organismos com conchas ou acúmulo de íons carbonato. (Adaptado de Schneider, 2021).....	15
Figura 3. Bombas físicas e biológicas do dióxido de carbono. (Fonte da imagem https://theoceanexplained.wordpress.com/2021/07/13/the-three-carbon-pumps-of-the-ocean-biological-carbonate-and-physical/).....	16
Figura 4: <i>Ulva lactuca</i> Linnaeus, imagem obtida no costão da Ilha do Mel no litoral do Paraná em 2023.....	24
Figura 5: <i>Petalonia fascia</i> (OF Muller) Kuntze coletada na Ilha do Mel, litoral do Paraná em 2023.	25
Figura 6: Localização do ponto de amostragem de organismos da espécie <i>Ulva fasciata</i> e <i>Petalonia fascia</i> na Ilha do Mel, Litoral do Paraná.....	44
Figura 7: Desenho experimental do projeto realizado com <i>Ulva lactuca</i> e <i>Petalonia fascia</i> em três cenários de acidificação.....	45
Figura 8: Rendimento quântico potencial de PSII (Fv/Fm), (Valores de média ± erro padrão) para algas da espécie <i>Ulva fasciata</i> e <i>Petalonia fascia</i> experimentalmente expostas a diferentes cenários de acidificação.....	49
Figura 9: Eficiência quântica efetiva de PSII (YII) (Valores de média ± erro padrão) para algas da espécie <i>Ulva fasciata</i> e <i>Petalonia fascia</i> experimentalmente expostas a diferentes cenários de acidificação.....	50
Figura 10: Taxa de transporte de elétrons (ETR), (Valores de média ± erro padrão) em espécies de <i>Ulva fasciata</i> e <i>Petalonia fascia</i> experimentalmente expostas a diferentes cenários de acidificação.....	51
Figura 11: Extinção não fotoquímica (NPQ), (Valores de média ± erro padrão) para algas da espécie <i>Ulva fasciata</i> e <i>Petalonia fascia</i> experimentalmente expostas a diferentes cenários de acidificação.....	51
Figura 12: Teor de peróxido de hidrogênio (A) e peroxidação lipídica (B) em <i>Petalonia</i> e <i>Ulva</i> expostas em diferentes cenários de acidificação. Dados são média e DP (n=3).....	53
Figura 13: Superóxido dismutase SOD (A), catalase CAT (B), peroxidase do ascorbato APX (C) e glutatona reduzida GR (D) em <i>Petalonia</i> e <i>Ulva</i> expostas em diferentes cenários de acidificação. Dados são média e DP (n=3).....	55
Figura 14: Diagramas de ordenação de PCA (A) Os dois primeiros componentes explicaram 32,2% e 36,9% das variâncias, respectivamente.....	57

LISTA DE TABELAS

1. Comparação de espécies de *Ulva* spp analisadas em diferentes concentrações de CO₂21
2. Matéria fresca, conteúdo de clorofila a e proteína solúvel total em *Ulva lactuca* e *Petalonia fasciata* expostas a diferentes pHs. Diferentes letras maiúsculas representam diferença significativa para a mesma espécie entre os diferentes pHs. Diferentes letras minúsculas representam diferença significativa para espécies diferentes no mesmo pH (P<0.05).....49

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	10
CAPÍTULO 1: MACROALGAS MARINHAS NÃO CALCIFICANTES E SUAS POSSÍVEIS RESPOSTAS FRENTE À ACIDIFICAÇÃO DOS OCEANOS	11
1. INTRODUÇÃO	12
2. DESENVOLVIMENTO	14
2.1 <i>BIOGEOQUÍMICA MARINHA VS ACIDIFICAÇÃO DOS OCEANOS</i>	14
2.2 <i>EFEITOS DA ACIDIFICAÇÃO DA ÁGUA DO MAR EM ALGAS NÃO CALCIFICANTES</i>	18
3. ALGAS COMO BIOINDICADORAS AMBIENTAIS	23
3.1 ACIDIFICAÇÃO E SEUS EFEITOS NO GÊNERO DE ALGAS MARINHA COSMOPOLITA, <i>ULVA</i> .	23
3.2 ACIDIFICAÇÃO E SEUS EFEITOS EM GÊNERO DE ALGAS MARINHA PARDAS (PHAEOPHYCEAE) FOLIÁCEAS	25
3.3 <i>ESTRESSE ECOFISIOLÓGICO EM MACROALGAS NÃO CALCIFICANTES VS CONDIÇÕES DE ACIDIFICAÇÃO</i>	26
CONCLUSÃO	28
REFERÊNCIAS	28
CAPÍTULO 2: IMPACTOS DO PH SOBRE <i>ULVA LACTUCA</i> E <i>PETALONIA FASCIA</i>: ESTUDO DA PEROXIDAÇÃO LIPÍDICA E ATIVIDADES ENZIMÁTICAS	39
INTRODUÇÃO	40
2. MATERIAL & MÉTODOS	44
2.1 ÁREA DE ESTUDO	44
2.2 DESING EXPERIMENTAL	44
2.3 ANÁLISE DE FLUORESCÊNCIA DE CLOROFILA	46
2.4 CONTEÚDO RELATIVO DE ÁGUA (C.R.A)	46
2.5 DANO DE MEMBRANA E PROTEÍNAS SOLÚVEIS TOTAIS.	46
2.6 DETERMINAÇÃO DOS TEORES DE CLOROFILA <i>A</i>	47
2.7 TEOR DE PERÓXIDO DE HIDROGÊNIO E PEROXIDAÇÃO LIPÍDICA	47
2.8 <i>ATIVIDADE CATALASE, SOD, APX, GR E CAT</i>	47
2.9 <i>ANÁLISE ESTATÍSTICA</i>	48
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	48
CONSIDERAÇÕES FINAIS	58
REFERÊNCIAS	59

Introdução Geral

Os níveis de CO₂ atmosférico aumentam constantemente desde a revolução industrial. Atualmente a concentração de CO₂ atmosférico é de 412 ppm, um aumento de 47% desde o início da Revolução Industrial (OMM, 2023). Este aumento de CO₂ é considerado um dos principais fatores responsáveis pelas alterações climáticas em vigência (Kabir *et al*, 2023). Além disso, a alta concentração de dióxido de carbono atmosférico pode resultar em mudança na composição química dos oceanos, uma vez que na interface atmosfera/oceano há absorção de aproximadamente 25 a 30% do CO₂ antropogênico pelos oceanos. Os oceanos cobrem mais de 70% da superfície da Terra e sustentam 97% da superfície terrestre. Ao absorver mais de 90% do excesso de calor libertado no ambiente do globo e quase um terço das emissões de dióxido de carbono (CO₂), retarda o aquecimento global e regula o clima global. No entanto, os ecossistemas marinhos são altamente vulneráveis às atividades humanas (Landrigan *et al.*, 2020). À medida que o CO₂ atmosférico aumenta, a interação com a superfície do oceano alterará a química da água do mar, resultando no conhecido processo de acidificação.

As algas marinhas são vulneráveis a mudanças físicas e químicas no ambiente marinho, e os impactos das mudanças climáticas, e antropogênicas (atuais e futuras) em ecossistemas dominados por grandes bancos de macroalgas está cada vez melhor elucidado (Harley *et al*, 2012, Pellizzari *et al.* 2014, 2017, 2020a, b 2013). Embora se saiba que a acidificação dos oceanos tem impacto na fisiologia das algas marinhas, os efeitos nas fases iniciais das macroalgas são desconhecidos devido à falta de dados (Navarro *et al.* 2020). Biomarcadores de relevância molecular podem estimular respostas enzimáticas nas células das algas *Ulva lactuca* e *Petalonia fascia*. Muitas vezes, essas respostas são diretamente afetadas pelas espécies reativas de oxigênio (EROs), bioprodutos resultantes do metabolismo do oxigênio. O complexo formado pela catalase (CAT), ascorbato peroxidase (APX), superóxido dismutase (SOD) e glutathione redutase (GR) é um exemplo de enzima com atividade antioxidante.

A proposta foi investigar os efeitos da acidificação oceânica sobre as macroalgas. No capítulo 1, foi realizada uma revisão de literatura abordando como a acidificação oceânica afeta as comunidades de macroalgas não-calcárias fisiologicamente e ecologicamente. No capítulo 2, são apresentados os dados de experimentos com as espécies *Ulva lactuca* Linnaeus e *Petalonia fascia* (O.F.Müller) Kuntze, 1898, em três cenários de acidificação oceânica previsto pelo IPCC para o ano de 2100.

Capítulo 1.

MACROALGAS MARINHAS NÃO CALCIFICANTES E SUAS POSSÍVEIS RESPOSTAS FRENTE À ACIDIFICAÇÃO DOS OCEANOS

Resumo: A presente revisão de literatura trata-se dos efeitos da acidificação no desenvolvimento de algas marinhas não calcificantes. A acidificação dos oceanos é um problema ambiental complexo, oriundo das mudanças climáticas, e que se intensificou como resultado do aumento das emissões de CO₂ causado pela atividade humana. O CO₂ atmosférico é absorvido pelos oceanos, causando alterações químicas na água, e consequente redução no pH. Esta diminuição do pH contribui para a acidificação em determinadas áreas, e afetando negativamente os organismos marinhos, incluindo as macroalgas. Os ecossistemas costeiros, onde as algas habitam são altamente produtivos e fornecem uma gama de serviços ecossistêmicos. As algas marinhas, como produtoras primárias, sequestram e acumulam carbono, que podem ser exportados e depositados em regiões mais profundas. No entanto, à medida que os níveis atmosféricos de dióxido de carbono aumentam, a acidificação dos oceanos (AO) afetará negativamente comunidades marinhas inteiras. As respostas fisiológicas das algas marinhas não calcárias à AO são intraespecíficas e variáveis para os diferentes estágios de desenvolvimento, principalmente devido às diferentes estratégias de absorção de carbono para o processo fotossintético. Além disso, os efeitos integrados da AO e de outras variáveis ambientais, como temperatura e salinidade, desafiam qualquer previsão e ou modelagem sobre os impactos dos efeitos da AO nas macroalgas não calcificantes. Embora a AO seja uma questão global urgente, os estudos *in vitro* e *in situ* sobre os potenciais impactos ecológicos ou econômicos nas populações de algas marinhas naturais ou cultivadas ainda são incipientes, especialmente para as espécies do Atlântico Sul, e são sobre estes dados que esta revisão integra e reporta.

Palavras-chave: Carbono, algas bentônicas, fisiologia, pH, mudanças climáticas.

NON-CALCIFYING MARINE MACROALGAE AND THEIR POSSIBLE RESPONSES TO OCEAN ACIDIFICATION

Abstract: This literature review focuses on the effects of acidification on the development of non-calcifying marine algae. Ocean acidification is a complex environmental problem that has arisen from climate change and has intensified as a result of increased CO₂ emissions caused by human activity. Atmospheric CO₂ is absorbed by the oceans, causing chemical changes in the water and a consequent reduction in pH. This decrease in pH contributes to acidification in certain areas, negatively affecting marine organisms, including macroalgae. Coastal ecosystems where algae inhabit are highly productive and provide a range of ecosystem services. Marine algae, as primary producers, sequester and accumulate carbon, which can be exported and deposited in deeper regions. However, as atmospheric carbon dioxide levels increase, ocean acidification (OA) will negatively affect entire marine communities. The physiological responses of non-calcareous seaweeds to AO are intraspecific and variable for the different developmental stages, mainly due to the different strategies of carbon uptake for the

photosynthetic process. Furthermore, the integrated effects of AO and other environmental variables, such as temperature and salinity, challenge any prediction and/or modeling on the impacts of AO effects on non-calcifying macroalgae. Although AO is an urgent global issue, in vitro and in situ studies on the potential ecological or economic impacts on natural or cultivated seaweed populations are still incipient, especially for species from the South Atlantic, and it is on these data that this review integrates and reports.

Keywords: Carbon, benthic algae, physiology, pH, climate change.

1. INTRODUÇÃO

Na atmosfera, o CO₂ é o gás dominante contendo carbono, com uma concentração atual de aproximadamente 421 ppm (NOAA, 2024). Atualmente, o aporte extra de CO₂ antropogênico é uma das principais questões relacionadas às mudanças climáticas. As atuais emissões de dióxido de carbono estão mudando a biogeoquímica do oceano afetando a conservação da biota marinha, com consequências na pesca e aquicultura, e incluso na saúde humana (IPCC, 2022). De acordo com Sousa (2021) aproximadamente 25% do CO₂ emitido por atividades antrópicas é atualmente absorvido pelos produtores primários dos oceanos, ou seja, fitoplâncton, macroalgas e gramas marinhas.

Segundo o IPCC (IPCC 2021 e 2022) o AR6 fornece a visão geral mais recente sobre a compreensão atual do sistema climático, que está fortemente associado aos sistemas biológicos, e estima-se uma diminuição de pH de aproximadamente 0,3 até o ano de 2100, o que poderá agravar a acidificação dos oceanos e seus efeitos nos organismos marinhos (Fabry *et al.* 2008; Roleda *et al.* 2012). Nesse sentido, a poluição marinha e as mudanças climáticas, que resultam em acidificação dos oceanos, estão entre as maiores causas de perda de biodiversidade (Young *et al.*, 2016). O pH padrão e esperado das águas marinhas (entre 8,1-8,2) possibilita que relevante parcela de CO₂ seja passivamente convertida em compostos carbonatados pelas reações de equilíbrio físico-químico (princípio da solubilidade) (Hoegh-Guldberg *et al.* 2007, Hoegh-Guldberg & Bruno 2010).

O aumento da concentração de CO₂ atmosférico é acompanhado pelo aumento proporcional na temperatura média global (Hansen *et al.*, 2005). Isto deve-se ao aumento da concentração dos gases de efeito estufa (GEEs) – dentre os quais o CO₂ é um dos abundantes, seguido do metano (CH₄) e outros em menores concentrações, como Dióxido de Carbono (CO₂), Metano (CH₄), Óxido Nitroso (N₂O), Clorofluorcarbonetos (CFCs) e Vapor de Água (H₂O). Estes gases ocasionam um aprisionamento da radiação solar na atmosfera do planeta gerando assim maior

retenção de calor pela troposfera, desta forma, aumentando a temperatura média atmosférica e consequentemente a temperatura da superfície dos oceanos (SST – seawater surface temperature) (NOAA, 2024).

Trocas oceano-atmosfera regulam o clima do globo, e mudanças no equilíbrio das variáveis meteorológicas e oceanográficas podem provocar alterações nos padrões termo-halinos, e consequentemente, nas velocidades e direção da circulação oceânica (correntes) (Pellizzari *et al.* 2020, 2023). A circulação termo-halina refere-se à circulação oceânica global movida pelas diferenças de densidade das águas dos oceanos devido a variações de temperatura ou salinidade em camadas superficiais e sub-superficiais.

O Global Monitoring Laboratory (GML) mediu dióxido de carbono e outros gases de efeito estufa por várias décadas (**Figura 1**) desde 1980 até 2024. As concentrações de CO₂ atmosférico evitam que o planeta esteja completamente congelado, com uma temperatura média 33°C, inferior a atual. A fixação fotossintética do CO₂ ao longo do tempo geológico também é responsável pela existência das concentrações atuais de oxigênio na atmosfera (Ferreira, 2021).

No ciclo biológico do carbono no oceano, o processo é dinâmico e rápido, envolvendo a fotossíntese, a respiração das algas e a decomposição natural da matéria orgânica. Sendo o CO₂ existente na atmosfera ou o CO₂ presente em acúmulos de massas de água, absorvido pelas algas fotossintetizantes, transformando-os em compostos orgânicos através da utilização da energia solar nas reações fotossintéticas.

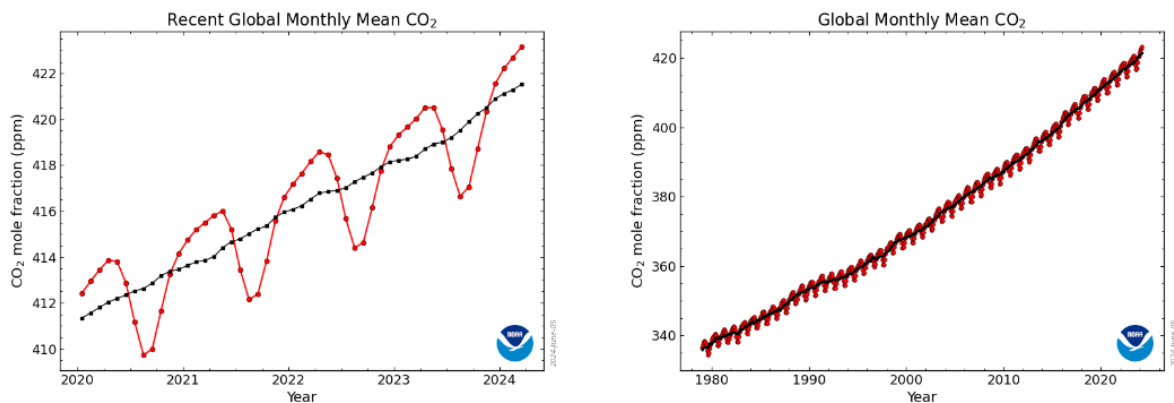


Figura 1: Média mensal de dióxido de carbono globalmente calculada sobre locais de superfície marinha. Fonte: Global Monitoring Laboratory, (NOAA 2023).

As algas marinhas bentônicas além de base da teia alimentar, incluem muitas espécies de importância econômica, usadas tanto diretamente como alimento, como pela síntese de compostos de usos nas indústrias alimentícia, cosmética e de fármacos (Pellizzari & Reis 2016;

Graham 2004). Portanto, estes organismos estão conectados à sistemas culturais e econômicos humanos. A sobrevivência, crescimento e reprodução algal dependem de diversas variáveis abióticas, sendo suas populações limitadas por temperatura, salinidade, pH, dessecação, hidrodinamismo, concentração de nutrientes e aporte de dióxido de carbono ou íons carbonatados para a fotossíntese (Harley *et al.*, 2012). Desta forma são reconhecidas bioindicadoras da qualidade ambiental (Pellizzari *et al.* 2017, 2020b, 2023) e sofrem com mudanças abruptas dos parâmetros abióticos, como a variação de termo-halina e de pH vigentes nos oceanos. Embora algumas macroalgas demonstrem alta tolerância a estressores ambientais, ou até mesmo se beneficie de certas mudanças termo-halinas, a acidificação em zonas costeiras em geral traz mudanças drásticas no crescimento e reprodução das comunidades bentônicas (Hengjie *et al.*, 2023).

2. DESENVOLVIMENTO

2.1 Biogeoquímica marinha vs acidificação dos oceanos

A acidificação dos oceanos (AO) afeta a biota marinha, de um modo geral, em termos de funcionalidade, produtividade, crescimento e reprodução dos organismos (Bijma *et al.*, 2013). Em contrapartida, o pH da água do mar também é influenciado pela fotossíntese, calcificação e respiração. É conhecido, que organismos calcificadores, como recifes de corais, macroalgas calcáreas, e moluscos com conchas, estão entre os organismos mais afetados pela AO (Triginelli, 2020), porém, os efeitos em organismos não calcificadores são diversos, embora menos estudados. Como consequência, a AO também afetará diversos setores econômicos como pesca, aquicultura, turismo (Duarte *et al.*, 2017) e atividades de subsistências artesanais de comunidades costeiras, com fortes efeitos indiretos em segmentos mais amplos da economia global, assim como saúde e qualidade de vida das populações humanas. Já a alcalinidade total pode ser afetada por processos de precipitação e dissolução, a concentração de CaCO_3 , a concentração de íons H^+ e pH, HCO_3^- , CO_3^{2-} e CO_2 são afetados pela fotossíntese e pela respiração (Jokiel *et al.*, 2016). A entrada de dióxido de carbono na água do mar contribui para o aumento do carbono inorgânico dissolvido (CID) mas não altera a alcalinidade total. O processo fotossintético também ajuda a reduzir o CID e ocasionando a diminuição da alcalinidade total devido à absorção de nutrientes e carbono inorgânico (Zeebe & Wolf-Gladrow, 2001).

Água e dióxido de carbono (atmosférico), ou ainda íons carbonatados do meio marinho, combinam-se para formar ácido carbônico (H_2CO_3), um ácido fraco que dissocia em íons

hidrogênio (H^+) e íons bicarbonato (HCO_3^-). De acordo com o Representative Concentration Pathway (RCP 6.0) a emissão atmosférica de CO_2 aumentará para 700 ppm até o ano 2100. Espera-se que o pH dos oceanos diminua em 0,3-0,5 unidades ao final do século, com um aumento correspondente estimado de 100-150% em $[H^+]$ (Garcia-Soto *et al.*, 2021).

A relação entre a concentração de dióxido de carbono (CO_2) atmosférico e o sistema carbonato marinho está esquematizada na **Figura 2**. O CO_2 atmosférico reage com a água, tornando-se parte do sistema carbonato aquático. Águas naturais (rios, lagos e oceanos) são tamponadas com respeito às mudanças no pH devido às espécies de carbono inorgânico dissolvidas na água.

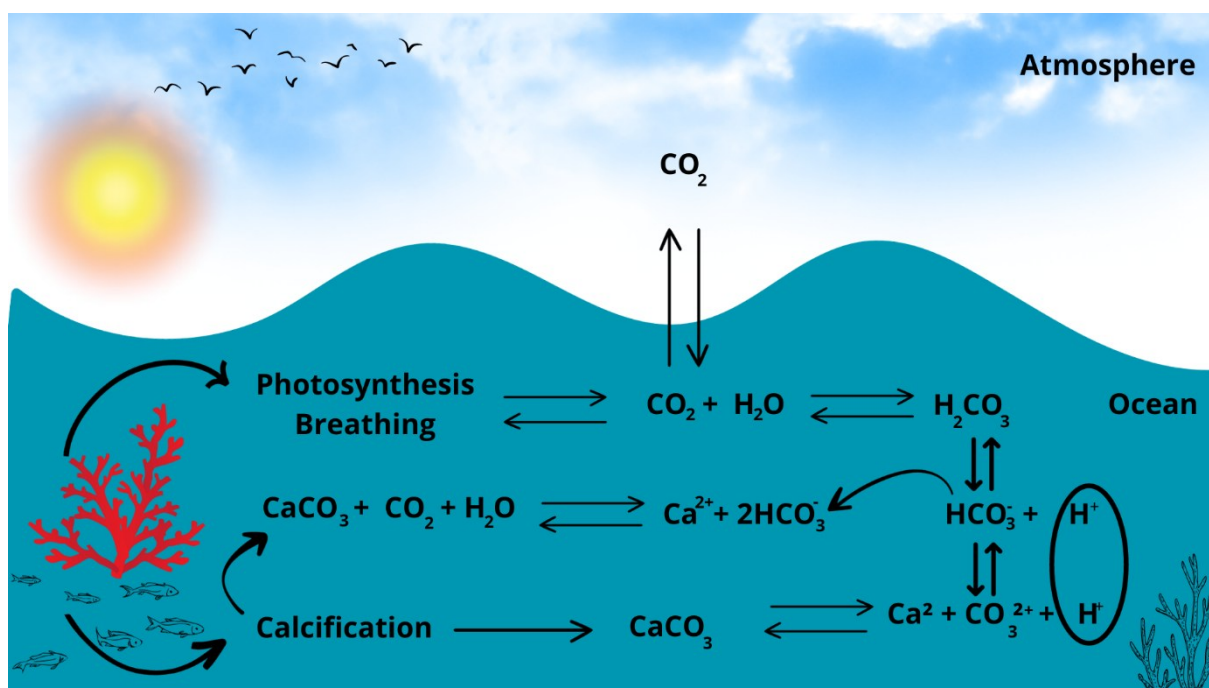


Figura 2: Reações da química do carbono na água e a relação com fotossíntese algal, respiração algal e animal, e calcificação de organismos com conchas ou acúmulo de íons carbonato. (Adaptado de Schneider, 2021).

Ao longo das eras geológicas, uma parte do carbono depositado nos sedimentos é capaz de ser liberada novamente para a atmosfera através de eventos naturais, como erupções vulcânicas em zonas de subducção, colisões de placas tectônicas e fontes hidrotermais profundas (Williams *et al.* 2011).

Como representado na **Figura 3**, o fluxo líquido de CO_2 na interface oceano-atmosfera pode ser controlado através de três mecanismos principais conhecidos como “bomba física”, “bomba do carbonato” e “bomba biológica” (*biological pump*). A bomba física é produzida pela troca de CO_2 na interface oceano-atmosfera e pelo transporte vertical de CO_2 no oceano

profundo. Esta captação física de CO_2 é especialmente intensa nas águas superficiais frias porque a solubilidade dos gases é maior em baixas temperaturas. A água mais densa desce para o assoalho oceânico, levando consigo o carbono dissolvido. O carbono dissolvido pode ficar retido ali por centenas de anos, enquanto se move lentamente pelas partes mais profundas dos oceanos, antes de retornar gradualmente à atmosfera. Em altas latitudes, a água armazena CO_2 com mais facilidade, porque as baixas temperaturas facilitam a dissolução atmosférica do CO_2 . A bomba física é menos sensível a perturbações, mas é afetada em longo prazo (CEMBRA, 2024).

A bomba biológica é um processo de sequestro de carbono oceânico que é impulsionado principalmente pelos autótrofos, eg. fitoplâncton e macroalgas, que habitam a zona eufótica. A fotossíntese, converte CO_2 (que compõe a fração de CID) em biomassa orgânica (carbono orgânico particulado ou POC) (Sigman & Hain, 2012). A fotossíntese é o método inicial de trazer carbono para a bomba biológica. Ele é ainda transportado por todo o oceano ao entrar na cadeia alimentar depois que o fitoplâncton e as macroalgas, produtores primários no nível trófico mais baixo, são consumidos. O carbono pode então permanecer na cadeia alimentar à medida que níveis tróficos mais elevados consomem continuamente os organismos, ou pode ser libertado da cadeia alimentar sob a forma de defecação ou tecido morto (Passow & Carlson, 2012). Desta forma a bomba biológica contribui para o armazenamento de carbono nas bacias oceânicas do planeta (Hain & Sigman, 2014; Hauck, 2015).

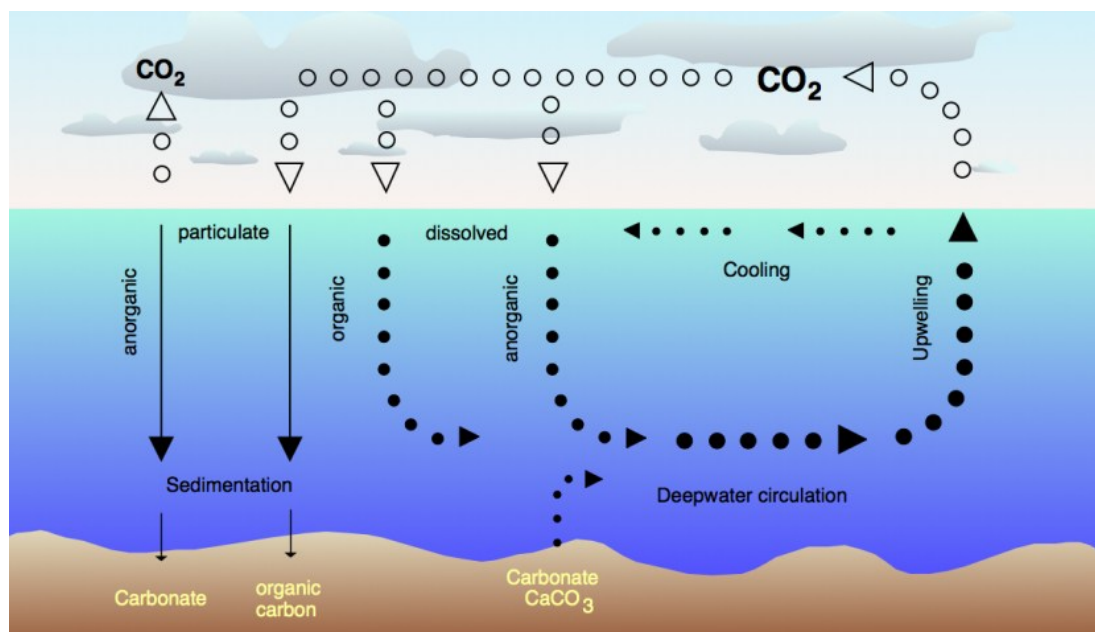
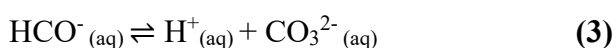


Figura 3. Bombas físicas e biológicas do dióxido de carbono. (Fonte da imagem <https://theoceanexplained.wordpress.com/2021/07/13/the-three-carbon-pumps-of-the-ocean-biological-carbonate-and-physical/>)

Já a bomba de carbonato é uma extensão da bomba biológica, mas em vez disso sequestra carbono inorgânico particulado (CIP) e é acionada por organismos calcificantes (organismos que produzem conchas de carbonato de cálcio). O principal contribuinte para a bomba de carbonato é o plâncton calcificante conhecido como cocolitoforídeos devido à grande biomassa global, além de algas calcáreas, corais e moluscos com conchas. A produção de íons carbonatados através da absorção de carbono inorgânico dissolvido e cálcio produz CaCO_3 e CO_2 , daí o nome alternativo de bomba contadora de carbonato ($\text{Ca}^{2+} + 2\text{HCO}_3^- \rightarrow \text{CaCO}_3 + \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$).

A circulação termo-halina (THC) faz parte de uma rede transportadora oceânica global, impulsionada por fluxos de calor e de água continental, onde a temperatura e a salinidade determinam a densidade da água do mar (Rahmstorf, 2003). A água do mar com maior salinidade é mais densa do que a água do mar com menor teor de sal. A água do mar com menor densidade flutua sobre a água do mar mais densa; isso é conhecido como estratificação estável (Maiti *et al.* 2008). Quando massas densas de água do mar são formadas inicialmente, elas não são estratificadas de forma estável e procurarão localizar-se verticalmente corretamente pela sua densidade e tornar-se estratificadas de forma estável. Este processo de estratificação é a principal força motriz por trás das correntes oceânicas profundas, que transportam carbono que afundou das camadas superficiais, sequestrando-o.

A água do mar é um excelente sistema tampão. Os equilíbrios ácido-base primários responsáveis pelo efeito tampão da água do mar são aqueles dentro do sistema carbonático. A ausência deste sistema tampão resultaria numa redução mais severa do pH da água do mar após a introdução de CO_2 . Com o passar do tempo, a diminuição gradual do pH da água do mar leva à acidificação dos oceanos - fenômeno documentado nos estudos de Gattuso & Hansson (2012) e Riebesell *et al.* (2011).



A Equação (1) está relacionada ao equilíbrio de solubilidade do dióxido de carbono entre ar e água. Com a dissociação do ácido carbônico (Equação 2), há a liberação de íon hidrogênio, o que aumenta sua concentração na água do mar. Consequentemente, leva à diminuição do pH (Dickson, 2011). Com o consumo do íon carbonato (CO_3^{2-}) a concentração do carbonato diminui em coluna d'água do mar, o que prejudica organismos marinhos que o utilizam na formação de

suas estruturas (McLaughlin *et al.*, 2015). Formas biológicas de sais de carbonato de cálcio podem ocorrer em duas formas principais: aragonita e calcita, ambas são cristais polimórficos de carbonato de cálcio. A aragonita possui uma estrutura cristalina ortorrômbica, em comparação com a estrutura trigonal da calcita. Essa diferença de estrutura resulta em propriedades físicas distintas, bem como solubilidades diferentes. (Asmil & Zulfia, 2017).

Fatores como o aquecimento e a acidificação dos oceanos estão causando a reorganização das comunidades marinhas à medida que as espécies são adicionadas ou excluídas e as interações entre as espécies de importância (Wootton *et al.* 2008; Harley, 2011). Segundo relatório do IPCC (2022/3) a água do mar acidificada (em níveis de pH previstos para o final deste século) é encontrada em alguns habitats marinhos naturais influenciados por emissões de CO₂ de aberturas vulcânicas subaquáticas.

A acidificação dos oceanos pode interagir com uma ampla gama de estressores ambientais como temperatura, salinidade, hipóxia, contaminantes orgânicos e inorgânicos de dado ecossistema aquático (Jenny & Chiu, 2020). A química básica da acidificação oceânica está sendo bem compreendida, e as projeções futuras são confiáveis para a superfície do oceano, em uma determinada pressão de CO₂ atmosférico (Orr, 2011).

2.2 Efeitos da acidificação da água do mar em algas não calcificantes

Considerando a relevância ecológica e econômica das algas marinhas, é fundamental investigar os possíveis impactos da diminuição do pH oceânico na taxa fotossintética e de crescimento das macroalgas. Experimentos com “diving PAM”, um fluorímetro que mede a atividade fotossintética *in situ* ou *in vitro* (Terada *et al.* 2016) proporcionam informações sobre a capacidade de algumas espécies algais em tolerar condições de stress biológico, incluso por variação de pH, e identificar quando o aparato fotossintético foi danificado por dado estresse ambiental (Zhang, Shou Yu *et al.* 2018).

A análise de fluorescência em macroalgas permite medir vários parâmetros, como Fv/Fm (uma estimativa da eficiência quântica máxima da atividade fotoquímica do PSII), o valor potencial que representa o cenário em que todos os centros de reação PSII estão presentes, ou seja, o “rendimento quântico potencial”, ou a máxima eficiência fotossintética (Maxwell; Johnson, 2000). Y(II) é o “rendimento quântico efetivo”, um parâmetro que representa a quantidade de energia realmente usada para realizar a fotossíntese. Em condições normais, parte da energia luminosa absorvida pela clorofila é utilizada para realizar reações fotossintéticas como transporte de elétrons, produção de ATP e NADPH (Buschmann, 2007). No entanto, ao

contrário de F_v/F_m , acredita-se que $Y(II)$ sofre dissipação de energia luminosa caracterizada por extinção não fotoquímica (NPQ) (Holzwarth *et al.* 2013).

A eficiência da fotossíntese em várias espécies de macroalgas que foram submetidas a diferentes estressores ambientais, como alta irradiância, radiação ultravioleta, dessecação e acidificação da água foi estudada amplamente (Beer e Björk, 2000; Häder *et al.*, 1998, Häder *et al.*, 2001; Porzio *et al.*, 2017, Porzio *et al.*, 2018a, Porzio *et al.*, 2018b), incluso em algas brasileiras (Chaloub *et al.* 2010, Scherner *et al.* 2013)). O fotossistema II (PSII) é o alvo principal dos danos induzidos pelo estresse (Beer e Björk, 2000; Häder e Figueroa, 1997). Especificamente, fatores ambientais podem reduzir a eficiência do PSII e provocar um aumento nos processos de dissipação não fotoquímica como mecanismo fotoprotetor (Häder *et al.*, 2001; Ralph e Gademann, 2005). A extinção não fotoquímica está normalmente associada à regulação de pigmentos fotossintéticos, principalmente xantofilas, durante períodos de estresse e recuperação (Häder *et al.*, 2001).

O aumento da pressão de CO_2 e o consequente aumento da acidez da água do mar afetam o desempenho fotossintético das algas marinhas devido ao aumento da fotoinibição durante o transporte de elétrons, conforme evidenciado por uma diminuição no rendimento quântico efetivo de PSII (Y_{II}) e um aumento em NPQ (Gao *et al.*, 2010) assim como um aumento em Y_{II} (eficiência quântica) e uma diminuição em (extinção não-fotoquímica) NPQ (Chen, 2014). O NPQ é um mecanismo de fotorregulação importante e rapidamente indutível para otimizar a utilização da luz, servindo para prevenir ou reduzir a fotoinibição crônica e maximizar a eficiência fotossintética sob altas irradiâncias (Müller *et al.*, 2001; Wilhelm & Selmar, 2011; Lavaud & Lepetit, 2013).

O CO_2 dissolvido tem difusibilidade limitada na água do mar e sua baixa disponibilidade para autótrofos marinhos pode limitar a fotossíntese. As algas desenvolveram mecanismos de concentração de carbono (CCM) através dos quais utilizam íons bicarbonato como fonte de carbono para a fotossíntese (Koch *et al.* 2013). O CCM é um processo que consome energia e, portanto, as algas marinhas podem transformar em CO_2 dissolvido se sua disponibilidade aumentar em condições climáticas futuras (Raven *et al.* 2014). A maioria das macroalgas marinhas verdes e pardas (Ulvophyceae e Phaeophyceae), embora não calcificantes, também usam bicarbonato (HCO_3^-) convertendo-o em CO_2 . Porém, espécies com CCM clivam o bicarbonato para CO_2 quando as concentrações de dióxido de carbono são mais elevadas que os padrões de dado ecossistema. Isto é um mecanismo de otimização da fotossíntese que reduz gastos energéticos através do CCM (Cornwall *et al.* 2012). Desta forma, muitas espécies de

macroalgas não calcificantes poderão responder positivamente ao aumento das concentrações globais de CO₂ (Cornwall *et al.* 2017).

A presença de CCMs em macroalgas sugere que a acidificação dos oceanos pode não beneficiar as macroalgas de talo terete carnoso (ou grupo morfo-funcional “fleshy”), uma vez que o DIC nem sempre é limitante para o crescimento ou para a fotossíntese (Gaylord 2015). Em contraste, as macroalgas que não possuem mecanismos de concentração de carbono (“não-CCM”), ou que possuem CCMs com baixas afinidades por carbono inorgânico dissolvido (DIC), podem sofrer impactos positivos da acidificação dos oceanos, uma vez que aliviarão qualquer problema relacionado com a limitação de CO₂ (Raven, 2014). Além disso, o custo da captação de DIC através de um CCM é apenas um pouco mais desgastante energeticamente do que a captação de CO₂ via difusão (Hennon, 2015), especialmente quando se consideram os custos mais baixos associados à fotorrespiração (ou seja, atividade de oxigenase em vez de atividade de carboxilase com subsequente desperdício de energia).

Se os níveis de dióxido de carbono na água do mar excederem os níveis que um organismo fotossintético pode produzir internamente através dos seus mecanismos de concentração de carbono (CCM), a espécie pode poupar energia. Neste caso, o CCM pode ser substituído pela entrada difusiva de CO₂ para a Rubisco, o que pode acontecer dentro de uma ou algumas gerações (Raven, 2014). Isto resulta na regulação negativa do CCM e na economia de energia a longo prazo. Esta economia manifesta-se através de benefícios que podem incluir altas taxas de crescimento, síntese de compostos do metabolismo secundário (químicos defensivos), ou vantagens competitivas que surgem da acidificação marinha (Hepburn *et al.* 2011).

Connell (2013) sugere que macroalgas capazes de utilizar CO₂ adicional podem beneficiar-se à custa de espécies que não são capazes de utilizar o aumento do dióxido de carbono. Porém, determinar quais espécies irão utilizar CO₂ é impossível sem uma compreensão da fisiologia do organismo. Já Hepburn *et al.* (2015) propuseram um modelo para prever futuras respostas de riqueza, abundância, e ou biomassa de macroalgas ao CO₂ elevado com base na fisiologia da assimilação do carbono inorgânico. Segundo estes autores, apesar das respostas serem intra-específicas, algumas espécies de algas calcárias diminuirão, as espécies não-CCM aumentarão, e as espécies CCM não serão afetadas ou poderão aumentar.

O baixo pH geralmente regula negativamente os CCMs de CO₂ em macroalgas, sugerindo menos energia necessária para acionar os CCMs (Gao *et al.* 2018). Porém, a regulação negativa do CCM em *Ulva linza* não afetou sua resposta às mudanças no pH da água do mar, mas resultou em uma redução na fotossíntese líquida, o que pode ser devido à fotoinibição e ou ao fotodano causado por uma combinação de regulação negativa do CCM e a economia de energia devido

ao excesso de energia (Gao *et al.* 2016). Algas que apresentam este mecanismo são capazes de captar tanto o CO₂ difuso na água, quanto o HCO₃⁻ disponível, e fazem a conversão do HCO₃⁻ à CO₂ pela ação enzimática da anidrase carbônica, utilizando o CO₂ como substrato para a Rubisco no processo de fotossíntese (Gordillo *et al.* 2016).

Contudo, nem todos os ecossistemas apresentam os mesmos resultados quando sujeitos a este efeito (Sunday *et al.*, 2016) especialmente nas regiões tropicais (Bender, 2014). O termo "turf" algal, engloba uma associação de espécies, na base da formação, de calcáreas articuladas e filamentosas, cobertas por foliáceas e outras teretes de menor porte, abrangendo uma gama diversificada de táxons com fisiologias adaptadas e únicas (Connell, 2014), levando a respostas variadas ao aumento dos níveis de CO₂.

Em *Feldmannia* sp., uma alga parda filamentosa, foi observado maior massa seca e rendimento quântico efetivo quando submetida a maiores concentrações de CO₂ e nitrogênio. Entretanto, na alga calcária *Lithophyllum* sp., esses parâmetros foram menores nas condições elevadas de CO₂ e nitrogênio, devido a redução da estrutura de carbonato de cálcio causada pela diminuição do pH da água (Russell *et al.* 2009). Por outro lado, as taxas de crescimento e fotossíntese de *Ecklonia radiata* (uma parda de maior porte do grupo morfofuncional coriáceo) foram maiores sob o tratamento experimental que simulou flutuações de pH em ca. de 7,4, sugerindo que está fisiologicamente adaptada a essas condições de acidificação (Britton *et al.*, 2019) e isto possivelmente acontece com muitas algas de mangue, que já vivem em áreas naturalmente acidificadas (Pellizzari *et al.* 2020).

Tabela 1: Comparação de espécies de *Ulva* spp analisadas em diferentes concentrações de CO₂.

Alga	Autor	Resultado
<i>U. australis</i>	Gao <i>et al.</i> 2016	A exposição ao baixo pH tem sido associada à redução da fotossíntese e aumento da respiração.
<i>U. lactuca</i>	Gao <i>et al.</i> 2018	Diminuição de crescimento e fotossíntese.
<i>U. lactuca</i>	Chen <i>et al.</i> 2017	A taxa de fotossíntese em foi reduzida à medida que os níveis de pH diminuíram de 8,2 para 6,5
<i>U. linza</i>	Xu & Gao, 2012	O aumento de CO ₂ e a diminuição de pH também reduziram o transporte fotossintético de elétrons e a taxa fotossintética.

<i>U. prolifera</i> e <i>U. linza</i>	Gao <i>et al.</i> 2016	Tiveram aumento de crescimento e fotossíntese
<i>U. compressa</i>	Vinuganesh <i>et al.</i> , 2022	Houve aumento na produtividade primária em amostras acidificadas, sendo associada aos níveis elevados de pigmentos fotossintéticos.
<i>U. prolifera</i>	Han <i>et al.</i> 2022.	Verificaram que plantas jovens de foram menos tolerantes ao estresse ácido em comparação com a fase adulta.
<i>U. fasciata</i>	Barakat <i>et al.</i> , 2021	Aumento de crescimento.
<i>U. lactuca</i>	Xu <i>et al.</i> , 2025	Aumento da fotossíntese.

Já Sousa *et al.* (2021) verificaram que *U. lactuca* quando expostas simultaneamente a situações de estresse ambiental resultantes da redução de pH e da presença do biocida Irgarol 1051 sofrem redução da eficiência quântica.

Para macroalgas não calcárias (filamentosas, terete carnosas e foliáceas), os efeitos da AO são variados, aumentando o crescimento e as taxas fotossintéticas em algumas espécies (Rautenberger *et al.* 2013), diminuindo as taxas de crescimento de outras (Johnson *et al.* 2014), ou não ocorrendo nenhum efeito detectável (Fernandez *et al.* 2015; Rautenberger *et al.* 2015). Já as macroalgas formadoras de dossel, como as Kelps, ou as espécies que podem sobreviver em massas flutuantes ou à deriva, como as pardas do gênero *Sargassum*, possuem um papel fundamental no cenário de mudanças no clima ao sequestrar grande quantidade de carbono atmosférico para realização da fotossíntese (Krause-Jensen & Duarte 2016; Gouvêa *et al.* 2020).

O impacto do CO₂ na água do mar no metabolismo e taxas de crescimento das algas foi estudado sob condições de cultivo controladas (Israel & Hophy 2002; Swanson & Fox 2007; Suárez-Álvarez *et al.* 2012; Gordillo *et al.* 2016), taxas fotossintéticas (Gao *et al.* 1993; Mercado *et al.* 1999; Russell *et al.* 2009; Egilisdottir *et al.* 2016) e concentração de pigmentos como clorofila e carotenoides (Johnson *et al.* 2012; Pellizzari *et al.* 2023). Martins *et al.* (2016) também contribuíram para este campo de estudo através de suas pesquisas sobre os níveis de atividade da Rubisco, nitrato redutase, anidrase carbônica e conteúdo de carboidratos.

3. Algas como bioindicadoras ambientais

3.1 Acidificação e seus efeitos no gênero de algas marinha cosmopolita, *Ulva*.

Devido as suas rápidas respostas fisiológicas e populacionais (eg. riqueza e biomassa) as algas marinhas são sensíveis bioindicadores de diversos parâmetros ambientais nas regiões costeiras e marinhas, como é o caso das espécies cosmopolitas e oportunistas pertencentes ao gênero *Ulva* (Chlorophyta, Ulvophyceae). Sua ampla distribuição só é possível em razão de sua tolerância a amplo gradiente termo-halino e incluso de pH, assim como por suas adaptações fisiológicas, bioquímicas e moleculares para lidarem com tais oscilações (Mantri *et al.* 2020).

Ulva lactuca. é um gênero cosmopolita de macroalga verde que ocorre globalmente em oceanos e estuários, desde zonas polares a tropicais. O gênero possui 407 espécies para o mundo e 199 nomes intraespecíficos, porém apenas 130 são atualmente válidos (Guiry & Guiry 2024). O sequenciamento de espécimes levou à resolução de problemas taxonômicas antigos com espécies cosmopolitas como a *Ulva fasciata* é sinônimo heterotípico de *Ulva lactuca* (Hughey *et al.* 2019). Além disso, as espécies *Ulva* também são frequentemente usados como organismo modelo em estudos de fluorescência do fotossistema II, fotoquímica produtividade de algas (Beer *et al.* 2000, Longstaff *et al.* 2002, Liu *et al.* 2012), e temperatura (Rautenberger e Bischof 2006, Chaloub *et al.* 2010)

É um gênero oportunista e de rápido crescimento, com ciclo de vida curto, comum em áreas poluídas e com altos impactos antrópicos. Elas são tolerantes a grandes variações de salinidade, temperatura, intensidade de luz, dessecação, altas concentrações de metais, eutrofização e dentre outros fatores (Eismann *et al.* 2020), e por isso, o gênero é conhecido por formar grandes florações (“*green tides*” ou marés verdes) ao redor do globo.

De acordo com Vinuganesh *et al.* (2022), *U. compressa* se beneficiará da acidificação da água do mar, melhorando a produtividade e sua fotofisiologia sem sofrer estresse oxidativo. Além disso, algumas espécies de *Ulva* possuem compostos bioativos com potencial biotecnológicos que podem ser utilizados em produtos alimentícios, nutracêuticos, fármacos-cosméticos e materiais de biorrefinaria (Simon *et al.* 2022). Portanto, o gênero *Ulva* (Figura 4) é considerado um organismo modelo para análise das respostas algais sob condições de estresse (Wichard *et al.*, 2015).



Figura 4: *Ulva lactuca* Linnaeus, imagem obtida no costão da Ilha do Mel no litoral do Paraná em 2023.

O crescimento excessivo de *Ulva* sp. em resposta ao elevado $p\text{CO}_2$ em estuários eutróficos pode ser diretamente promovido pela acidificação (Young & Gobler, 2016a). Chen *et al.* (2017) sugerem que tanto o aumento quanto a diminuição de pH da água do mar exercem estresse fisiológico significativo em *U. lactuca*. Harrysson *et al.* (2019), demonstraram que a mudança de pH de *Ulva* sp. aumenta a concentração de alguns nutrientes, melhorando a qualidade nutricional de espécies de Ulvales consumidas desidratadas em países asiáticos. Em testes laboratoriais, em cenário moderado de acidificação ($p\text{CO}_2=750 \mu\text{atm}$) sugeriu-se maior produção de compostos bioativos, incluindo fenólicos, flavonóides e ácidos graxos, bem como antibacterianos e antioxidantes em *Ulva lactuca* em ambiente aquicultural (El-Sayed, 2022). Barakat *et al.* (2021) mostraram aumento na produção de proteínas, carboidratos e lipídios em *U. lactuca* (previamente *U. fasciata*) cultivada em condições de acidificação, melhorando também a taxa de crescimento desta clorofícea.

Estudos com *Ulva compressa* às condições previstas para 2100, indicaram que o pH acidificado reduziu o estado oxidativo da alga, levando a menos danos e níveis reduzindo os metabólitos antioxidantes e atividades enzimáticas, ou seja, o pH futuro estimulará a produtividade das algas marinhas (Vinuanesh *et al.*, 2022). Contudo, Souza *et al.* (2021) não relataram estresse oxidativo em *U. lactuca* quando expostas à condição acidificada, porém, algas apresentaram estresse oxidativo ao serem expostas ao poluente irgarol em condição acidificada.

3.2. Acidificação e seus efeitos em gênero de algas marinha pardas (Phaeophyceae) foliáceas

Entre as espécies de macroalgas, as algas pardas são as mais difundidas em pH inferior a 8.2/8.3 (padrão tampão dos oceanos), revelando uma alta capacidade de tolerar cenários de acidificação (Porzio *et al.* 2011, 2017). Ao contrário de outras algas pardas, que são encontradas exclusivamente em pHs padrão da água do mar, *Dictyota dichotoma* var. *intricata* parece ser altamente tolerante à acidificação dos oceanos, pois é a única espécie que vive ao longo de todo o gradiente de pH, com maior fartura no pH mais baixo (6,7) (Porzio *et al.* 2011). Um estudo realizado na mesma área revelou que a parda *Sargassum vulgare* não está presente no nível de pH padrão na Costa do Mediterrâneo indicando que esta espécie se adaptou ao ambiente local a valores de pH de aproximadamente 6,7. A alteração de algumas características fisiológicas pode ter contribuído para essa adaptação, conforme reportado por Porzio *et al.* (2017).

A feofíceia *Petalonia fascia* Kuntze (Scytosiphonales) é uma alga sazonal com maior biomassa e ou cobertura durante inverno e primavera (Fletcher 1987), que apresenta talo laminar (Figura 5), cresce em zona entremarés inferior e infralitoral raso. No Brasil, são encontradas em Santa Catarina, Rio Grande do Sul, Rio de Janeiro, Paraná e São Paulo (Guiry & Guiry 2024) O gênero inclui globalmente apenas quatro espécies: *P. binghamiae* (J. Agardh) Vinogradova, *P. fascia* (OF Muller) Kuntze, *P. filiformis* (Batters) Kuntze e *P. zosterifolia* (Reinke) Kuntze (Wynne 1969; Fletcher 1987). Estudos ecofisiológicos com o gênero *Petalonia* são incipientes, e ausentes no Brasil.

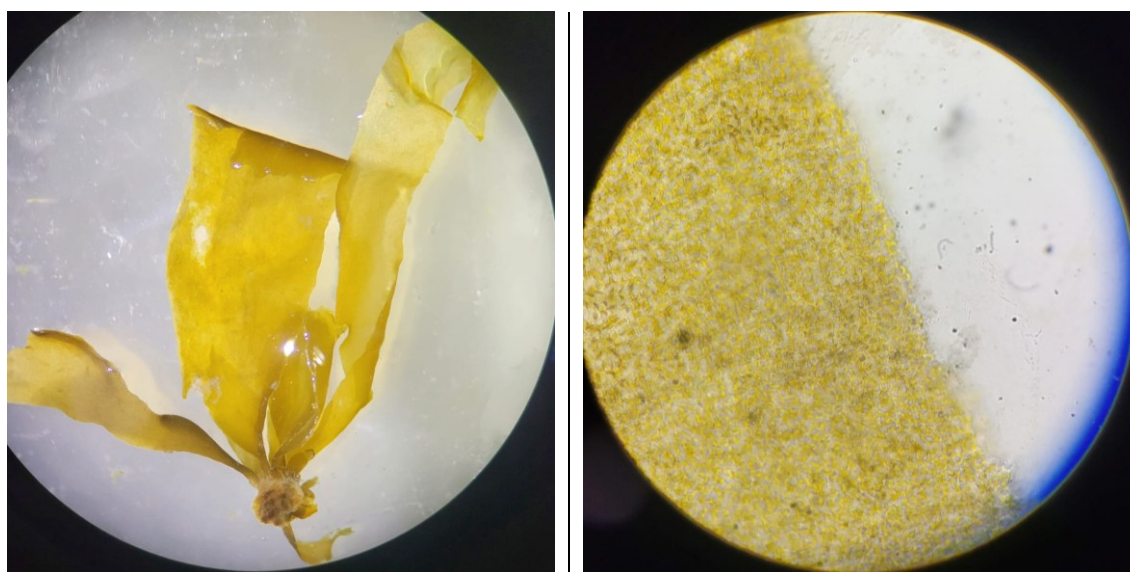


Figura 5: *Petalonia fascia* (OF Muller) Kuntze coletada na Ilha do Mel, litoral do Paraná em 2023.

A maioria dos estudos ecofisiológicos dentre Phaeophyceae foram realizados com a espécie modelo *Fucus vesiculosus*, extremamente abundante em zonas temperadas do Hemisfério Norte e no sub-Ártico. O aumento do pCO₂ não teve efeito significativo no peso, mas aumentou significativamente a área de superfície do talo (Kinnby *et al.* 2021). Estudos anteriores com *F. vesiculosus* relataram crescimento inalterado (Ober *et al.*, 2017; Takolander *et al.*, 2019) ou reduzido (Gutow *et al.*, 2014), sob níveis elevados de pCO₂. Além disso, a gravidade do impacto da acidificação dos oceanos nas algas é fator dependente de interação com outros parâmetros ambientais, incluindo os nutrientes (Gao *et al.*, 2018), padrão termo-halino, dentre outros. Portanto, é importante compreender melhor como a AO impactará as propriedades metabólicas e fisiológicas das algas marinhas.

3.3 Estresse ecofisiológico em macroalgas não calcificantes vs condições de acidificação

Alterações de pH da água modificam a fisiologia algal e o ciclo bio-assimilatório do carbono, e dos níveis de metabólitos primários e secundários, incluso de compostos bioativos e de valor nutricional (Yousefzadi & Mirjalili, 2017). Um aumento na concentração de CO₂ leva a um aumento na quantidade de açúcares, aminoácidos essenciais, fenólicos e vitaminas, o que por sua vez aumenta a capacidade antioxidante total e a bioatividade antibacteriana e anti-cancer (Al Jaouni *et al.*, 2018; Ghasemzadeh e Jaafar, 2011; Idso *et al.*, 2000; Jaafar *et al.*, 2012).

A acidificação dos oceanos (AO) pode inibir ou reduzir a eficiência fotossintética das macroalgas devido a mudanças abruptas, e ou quedas no pH. Quando o pH está ácido, as macroalgas têm dificuldades em sequestrar quantidades suficientes de dióxido de carbono necessárias para a síntese de compostos orgânicos essenciais ao seu metabolismo, comprometendo suas taxas de crescimento e reprodução. Além disso, a AO também pode afetar o equilíbrio ácido-base dentro das células de dada espécie algal, prejudicando ainda mais seu funcionamento fisiológico.

O pH intracelular de vários órgãos ou organismos unicelulares são fortemente regulados, mas os mecanismos reguladores são energeticamente custosos. Um dos mecanismos reguladores de pH ocorre por meio de mudanças moleculares, as quais são substratos em processos fisiológicos essenciais.

Segundo Riebesell & Tortell (2011) a AO pode estimular a produção primária, uma vez que as concentrações de CO₂ e HCO₃ são maiores em pH mais baixos. Por outro lado, qualquer

alteração de pH em ecossistemas e organismos altamente dependentes de carbonato de cálcio (ver subitem 1 desta revisão).

O aumento das concentrações de CO₂ atmosférico afeta a dissipação do calor, resultando em aumento de temperatura; assim como reduz o pH da água do mar, ambos fatores que regem a fisiologia das algas marinhas, e que resultam em aumento da respiração, e na dissipação térmica devido ao excesso de energia absorvida (Lobban & Harrison 2004). Os efeitos do aporte de CO₂ na fotossíntese algal e no seu crescimento são limitados pelo aporte de carbono, o que por sua vez, varia entre os tipos de habitat e táxons (Wernberg *et al*, 2011b).

Nas reações de luz da fotossíntese, a energia do fóton é convertida a energia química armazenada em duas etapas: o fotossistema II (PSII) oxida a água formando elétrons e O₂ e funciona em série com fotossistema I (PSI) para gerar ATP e NADPH, sendo este último usado para reduzir o CO₂ no Ciclo de Calvin (Bhatla & Lal, 2023)

O processo conhecido como ciclo de Calvin, ou ciclo redutivo da pentose fosfato, ocorre no estroma do cloroplasto dos eucarióticos e no citosol dos organismos procarióticos. Seu principal produto é um composto de três carbonos chamado gliceraldeído 3-fosfato (GAP), é a molécula base para a produção de açúcares. O ciclo depende de compostos de alta energia, especificamente ATP e fosfato de dinucleotídeo de nicotinamida adenina reduzido (NADPH), para funcionar de maneira eficaz. Uma vez formados, esses produtos são posteriormente liberados no estroma do cloroplasto, onde podem ser utilizados nas etapas subsequentes da fotossíntese (Sharma *et al*, 2020).

Em macroalgas, a função fotoprotetora do NPQ (quenching não fotoquímico) tem sido amplamente estudada, enquanto informações sobre a regulação do transporte de elétrons fotossintéticos ainda são escassas e precisam ser melhor elucidadas. NPQ é um *proxy* dos processos de ciclagem da xantofila que dissipam o excesso de energia de irradiância como calor para proteger o aparelho fotossintético da superexcitação (Hanelt *et al.*, 1993; Franklin e Forster, 1997; Lavaud *et al.*, 2002a, b; Ruban *et al.*, 2007; Lavaud & Lepetit, 2013).

Além disso, são conhecidos três tipos químicos de carotenóides, da classe das xantofilas, envolvidos neste mecanismo NPQ: violaxantina (V), anteroxantina (A) e zeaxantina (Z) (Taiz & Zeiger 2010). Sob condições de alta luminosidade (ou devido a outro tipo de estresse que provoque limitação na fixação de CO₂, como dessecação ou stress halino), V é convertido em Z, passando pelo intermediário A, pela ação da enzima Violaxantina deepoxidase (VDE). O ciclo da xantofila é um mecanismo de extinção não fotoquímica (NPQ) ou dissipação térmica do excesso de energia das clorofilas (Eismann *et al*, 2020). As xantofilas (violaxantina, teraxantina e zeaxantina) são carotenoides responsivos aos fatores abióticos, principalmente

para algas verdes e pardas. Consequentemente, o NPQ induzido pelo ciclo da xantofila deve desempenhar um papel importante na fotoproteção de algas marrons contra flutuações ambientais (Guo-Ning *et al.*, 2022).

O PSII é um complexo multiproteico de plantas, algas e cianobactérias incorporados na membrana tilacóide desses organismos. O complexo proteico solar de divisão da água, fotossistema II (PSII), catalisa uma das reações mais exigentes energeticamente na natureza, usando a energia da luz para acionar um catalisador capaz de oxidar a água (Barbato *et al.*, 2020). Já o PSI está entre os sistemas de membrana mais complexos, composto por dois complexos distintos: um centro de reação (P_{700}), e um complexo de coleta de luz, LHCI. Este fotossistema é comparável em estrutura ao PSII e é um complexo pigmento-proteína significativo da cadeia fotossintética de transferência de elétrons. Ele pode transformar com eficiência a energia luminosa. A_0 é a molécula aceptora primária de *clorofila a* em PSI, enquanto P_{700} serve como doador primário de elétrons (Barbato *et al.*, 2020).

Conclusão

As algas marinhas são componentes vitais dos ecossistemas costeiros. As algas oceânicas e os seres humanos sempre estiveram conectados, desde tempos antigos, servindo principalmente como um recurso alimentar, além de fornecer fibras, substâncias bioquímicas, medicina tradicional, materiais decorativos, inspiração para a arte e valores estéticos em várias comunidades litorâneas. Além disso, atualmente, estão sendo investigadas por seu potencial no armazenamento de carbono, sua função como carbono verde, como uma possível fonte para os setores biomédico e farmacêutico e em estudos ecológicos envolvendo acidificação oceânica.

As mudanças previstas de AO pelo IPCC (2023) podem ocorrer mais rapidamente do que o esperado, e mais rápido do que as espécies consigam se adaptar. Dessa forma é crucial compreender como as algas marinhas são impactadas em meio as mudanças climáticas.

Referências

AL JAOUNI, Soad *et al.* (2018). Elevated CO₂ induces a global metabolic change in basil (*Ocimum basilicum* L.) and peppermint (*Mentha piperita* L.) and improves their biological activity. Journal of plant physiology, v. 224, p. 121-131.

ASMIL, D.; ZULFIA, A (2017). Blood Cockle Shells Waste as Renewable Source for the Production of Biogenic CaCO_3 and Its Characterisation. IOP Conference Series: Earth and Environmental Science, v. 34, n. 1, p. 012049.

BARBATO, R. (2020). UVB and UVB/White-Light-Induced Inhibition of Thylakoid Electron Transfer Reactions Studied by Fluorescence Induction and Fluorescence Decay: Damage to Donor and Acceptor Side Components of PSII. In: Hasanuzzaman, M. (eds) Plant Ecophysiology and Adaptation under Climate Change: Mechanisms and Perspectives I. Springer, Singapore.

BARAKAT, K. M., *et al.* (2021). Effects of ocean acidification on the growth and biochemical composition of a green alga (*Ulva fasciata*) and its associated microbiota, Saudi Journal of Biological Sciences, Volume 28, Issue 9, Pages 5106-5114, ISSN 1319-562X,.

BHATLA, S.C., LAL, M.A. (2023). Photosynthesis. In: Plant Physiology, Development and Metabolism. Springer, Singapore.

BEER, S; BJÖRK, M. (2000). Measuring rates of photosynthesis of two tropical seagrasses by pulse amplitude modulated (PAM) fluorometry. Aquatic Botany, v. 66, n. 1, p. 69-76.

BENDER, M. G., *et al.* (2014) Local Ecological Knowledge and Scientific Data Reveal Overexploitation by Multigear Artisanal Fisheries in the Southwestern Atlantic. PLOS ONE 9(10): e110332.

BHATLA, SC.; LAL, MA (2023). Photosynthesis. In: Plant Physiology, Development and Metabolism. Springer, Cingapura.

BIJMA, J. *et al.* (2013). Climate change and the oceans–What does the future hold?. Marine pollution bulletin, v. 74, n. 2, p. 495-505.

BRITTON AJ, GIBBS S, FISHER JM, HELLIWELL RC. (2019) Impacts of nitrogen deposition on carbon and nitrogen cycling in alpine *Racomitrium* heath in the UK and prospects for recovery. Environ Pollut. 2019 Nov;254(Pt A):112986. Epub 2019 Jul 31. PMID: 31394340.

BUSCHMANN, C. Variability and application of the chlorophyll fluorescence emission ratio red/far-red of leaves. Photosynthesis Research, v. 92, p. 261-271, 2007.

CEMBRA (Centro de Excelência para o mar brasileiro). Disponível em: https://www.cembra.org.br/publicacao/brasil_e_o_mar_no_seculo_xxi/mobile/index.html
Acesso em: 18/08/2024

CHALOUB, R. *et al.* (2010). Photosynthetic properties of three Brazilian seaweeds. Brazilian Journal of Botany, v. 33, p. 371-374.

CHEN, S; BEARDALL, J; GAO, K. (2014). A red tide alga grown under ocean acidification upregulates its tolerance to lower pH by increasing its photophysiological functions. Biogeosciences, v. 11, n. 17, p. 4829-4837.

- CHEN, B., ZOU, D., & ZHU, M. (2017). Growth and photosynthetic responses of *Ulva lactuca* germlings (Ulvales, Chlorophyta) to different pH levels. *Marine Biology Research*, 13 (3), 351–357.
- CONNELL, S. *et al.* (2013). The other ocean acidification problem: CO₂ as a resource among competitors for ecosystem dominance. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological SCIENCES*, V. 368, N. 1627, P. 20120442.
- CONNELL, S. *et al.*, (2018), The duality of ocean acidification as a resource and a stressor. *Ecology*, 99: 1005-1010.
- CORNWALL, C. *et al.* (2012). Carbon-use strategies in macroalgae: Differential responses to lowered ph and implications for ocean acidification 1. *Journal of Phycology*, v. 48, n. 1, p. 137-144.
- CORNWALL, C. *et al.* (2017). Inorganic carbon physiology underpins macroalgal responses to elevated CO₂. *Scientific Reports*, v. 7, n. 1, p. 46297.
- DICKSON, A. G. (2011). The carbon dioxide system in seawater: equilibrium chemistry and measurements. In: Guide to best practices for ocean acidification. [s.l.] Office for Official Publications of the European Communities. p. 17–40.
- DUARTE, M. C.; (2017). Reviews and syntheses: Hidden forests, the role of vegetated coastal habitats in the ocean carbon budget. *Biogeosciences*, v. 14, n. 2, p. 301-310.
- EL-SAYED, Heba S. *et al.* (2022). Ocean acidification induced changes in *Ulva fasciata* biochemistry may improve *Dicentrarchus labrax* aquaculture via enhanced antimicrobial activity. *Aquaculture*, v. 560, p. 738474.
- EGILSDOTTIR, H., OLAFSSON, J., & MARTIN, S. (2016). Photosynthesis and calcification in the articulated coralline alga *Ellisolandia elongata* (Corallinales, Rhodophyta) from intertidal rock pools. *European Journal of Phycology*, 51(1), 59-70.
- EISMANN, I. A.; *et al.* (2020). *Ulva* spp. carotenoids: Responses to environmental conditions. *Algal research*, v. 48, p. 101916.
- FABRY, V.J.; SEIBEL, B.A.; FEELY, R.A.; ORR, J.C. (2008). Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes. *Journal of Marine Science* 65: 414–432.
- FERREIRA, A. (2021). Comunidade de macroalgas e sua fauna associada em um cenário de mudanças no clima: efeitos sobre a diversidade, comportamento e fisiologia. Campinas, SP : [s.n.].
- FERNÁNDEZ, P. A., ROLEDA, M. Y., & HURD, C. L. (2015). Effects of ocean acidification on the photosynthetic performance, carbonic anhydrase activity and growth of the giant kelp *Macrocystis pyrifera*. *Photosynthesis Research*, 124, 293-304.
- FRANKLIN, L. & R, FORSTER, 1997. The changing irradiance environment: consequences for marine macrophyte physiology, productivity and ecology. *Eur. J. Phycol.* 32: 207-232

GAO, K., & Zheng, Y. (2010). Combined effects of ocean acidification and solar UV radiation on photosynthesis, growth, pigmentation and calcification of the coralline alga *Corallina sessilis* (Rhodophyta). *Global Change Biology*, 16(8), 2388-2398.

GAO, G. *et al.* (2016). An ocean acidification acclimatised green tide alga is robust to changes of seawater carbon chemistry but vulnerable to light stress. *PLoS One*, v. 11, n. 12, p. e0169040.

GAO, G. *et al.* (2018). Global warming interacts with ocean acidification to alter PSII function and protection in the diatom *Thalassiosira weissflogii*. *Environmental and Experimental Botany*, v. 147, p. 95-103.

GAO, G., BEARDALL, J., BAO, M., WANG, C., REN, W., & XU, J. (2018). Ocean acidification and nutrient limitation synergistically reduce growth and photosynthetic performances of a green tide alga *Ulva linza*. *Biogeosciences*, 15(11), 3409-3420.

GARCIA-SOTO, C. *et al.* An overview of ocean climate change indicators: Sea surface temperature, ocean heat content, ocean pH, dissolved oxygen concentration, arctic sea ice extent, thickness and volume, sea level and strength of the AMOC (Atlantic Meridional Overturning Circulation). *Frontiers in Marine Science*, v. 8, p. 642372, 2021.

GATTUSO, J.-P.; HANSSON, L. (2012). Ocean acidification: background and history. In: Gattuso, J.-P.; Hansso, L. (Eds.). *Ocean Acidification*. 2. ed. New York: Oxford University Press, p. 1–20.

GAYLORD, B. *et al.* (2015). Ocean acidification through the lens of ecological theory. *Ecology*, v. 96, n. 1, p. 3-15.

GHASEMZADEH, A; JAAFAR, H. (2011). Effect of CO₂ enrichment on synthesis of some primary and secondary metabolites in ginger (*Zingiber officinale* Roscoe). *International Journal of Molecular Sciences*, v. 12, n. 2, p. 1101-1114.

GORDILLO, F. *et al.* (2016). Effects of simultaneous increase in temperature and ocean acidification on biochemical composition and photosynthetic performance of common macroalgae from Kongsfjorden (Svalbard). *Polar Biology*, v. 39, p. 1993-2007.

GOUVÊA LP, ASSIS J, GURGEL CFD, SERRÃO EA, SILVEIRA TCL, *et al.* (2020). Golden carbon of Sargassum forests revealed as an opportunity for climate change mitigation. *Sci Total Environ*. 2020 Aug 10;729:138745. Epub, Apr 17. Erratum in: *Sci Total Environ*. 2021 Apr 15;765:144696. PMID: 32498159.

GRAHAM, L. *et al.* Early land plant adaptations to terrestrial stress: a focus on phenolics. In: *The evolution of plant physiology*. Academic Press, 2004. p. 155-169.

GUO-NING *et al.* (2022). Xanthophyll cycle-related non-photochemical quenching protects *Sargassum thunbergii* from high light-induced photoinhibition. - *Frontiers in Marine Science*. <https://www.frontiersin.org/journals/marine-science/articles/10.3389/fmars.2022.1067596>

- GUTOW, L. *et al.* (2014). Ocean acidification affects growth but not nutritional quality of the seaweed *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae, Fucales). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 453, p. 84-90.
- HAIN, M. P.; SIGMAN, D. M. (2014). *The Biological Pump in the Past*. 2. ed. [s.l.] Elsevier Ltd., v. 8
- HAN, H. *et al.* Population differentiation in the dominant species (*Ulva prolifera*) of green tide in coastal waters of China. *Acta Oceanologica Sinica*, v. 41, n. 11, p. 108-114, 2022.
- HANELT, D (1993). Photoinhibition as a regulative mechanism of photosynthesis in marine algae of Antarctica. *Ser. Cient. INACH*.
- HANSEN, J., *et al.* (2005), Efficacy of climate forcings, *J. Geophys. Res.*, 110, D18104.
- HENGJIE, T. *et al.* (2023). Ocean acidification and aquacultured seaweeds: progress and knowledge gaps. *Journal of Marine Science and Engineering*, v. 11, n. 1, p. 78.
- HADER, D.; FIGUEROA, F. (1997). Invited review. Photoecophysiology of marine macroalgae. *Photochemistry and Photobiology*, v. 66, n. 1, p. 1-14.
- HARLEY, C.,D.G. (2011). Climatage chage, keystone predation, and biodiversity loss. *Science* 334:1124–7
- HARLEY, C.,D.G.; ANDERSON, KM.; DEMES. KW.; *et al.* (2012). Efeitos da mudança climática em comunidades globais de algas marinhas. *Journal of Phycology*. 2012;48:1064-1078
- HARRYSSON, H (2019). Strategies for Improving the Protein Yield in pH-Shift Processing of *Ulva lactuca* Linnaeus: Effects of Ulvan Lyases, pH-Exposure Time, and Temperature. *ACS Sustainable Chemistry & Engineering*
- HAUCK, J. (2015). On the Southern Ocean CO₂ uptake and the role of the biological carbon pump in the 21st century. *Global Biogeochemical Cycles*, v. 29, n. 9, p. 1451–1470, 2015
- HENNON, G. *et al.* (2015). Diatom acclimation to elevated CO₂ via cAMP signalling and coordinated gene expression. *Nature Climate Change*, v. 5, n. 8, p. 761-765.
- HEPBURN, C. D. *et al.* (2011). Diversity of carbon use strategies in a kelp forest community: implications for a high CO₂ ocean. *Global Change Biology*, v. 17, n. 7, p. 2488-2497.
- HEPBURN, C. D. A harvest method informed by traditional Knowledge maximises yield and regeneration post-harvest for karengo (Bangiaceae). *Journal Of applied phycology*, v. 27, n. 1, p. 447-454, 2015.
- HOEGH-GULDBERG, O; MUMBY, P J; HOOTEN, A J; STENECK, R S; GREENFIELD, P; GOMEZ, E *et al.* 2007. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science* 318: 1737–1742.

HOEGH-GULDBERG, O; BRUNO, J. 2010. The impact of climate change on the world's marine ecosystems. *Science*, v. 328, n. 5985, p. 1523-1528.

HOLZWARTH, A.; LENK, D; JAHNS, P. (2013). On the analysis of non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching curves: I. Theoretical considerations. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, v. 1827, n. 6, p. 786-792.

HUGHEY, J. *et al.* (2019). Genetic analysis of the Linnaean *Ulva lactuca* (Ulvales, Chlorophyta) holotype and related type specimens reveals name misapplications, unexpected origins, and new synonymies. *Journal of Phycology*, v. 55, n. 3, p. 503-508.

IDSO, Sherwood *et al.* (2000) CO₂ GLOBAL WARMING AND CORAL REEFS: PROSPECTS FOR THE FUTURE. Technology.

IPCC, 2021 Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change ed V Masson-Delmotte et al (Cambridge: Cambridge University Press) Summary for policymakers accepted

IPCC, 2022. Intergovernmental Panel on Climate Change. (2022). Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.

ISRAEL, A., & HOPHY, M. (2002). Crescimento, propriedades fotossintéticas e atividades de Rubisco e quantidades de macroalgas marinhas cultivadas sob concentrações atuais e elevadas de CO₂ na água do mar. *Global Change Biology*, 8 (9), 831-840.

JAAFAR, H; IBRAHIM, M; KARIMI, E. (2012). Phenolics and flavonoids compounds, phenylalanine ammonia lyase and antioxidant activity responses to elevated CO₂ in *Labisia pumila* (Myrsinaceae). *Molecules*, v. 17, n. 6, p. 6331-6347.

JENNY, C.Y., CHIU, J.M.Y., 2020. Changes in biofilm bacterial communities in response to combined effects of hypoxia, ocean acidification and nutrients from aquaculture activity in three Fathoms cove. *Mar. Pollut. Bull.* 156, 111256.

JOHNSON, G. N., CARDOL, P., MINAGAWA, J., & FINAZZI, G. (2014). Regulation of electron transport in photosynthesis. *Plastid biology*, 437-464.

JOHNSON, E (2012). A possible role for lutein and zeaxanthin in cognitive function in the elderly12345, *The American Journal of Clinical Nutrition*, Volume 96, Issue 5, 2012, Pages 1161S-1165S, ISSN 0002-9165, <https://doi.org/10.3945/ajcn.112.034611>.

JOKIEL, P.; JURY, C.; KUFFNER, I. (2016). Coral calcification and ocean acidification. *Coral reefs at the crossroads*, p. 7-45.

KRAUSE-JENSEN, D., DUARTE, C (2016). Substantial role of macroalgae in marine carbon sequestration. *Nature Geosci* 9, 737–742.

- KINNBY A, WHITE JCB, TOTH GB, PAVIA H (2021). Ocean acidification decreases grazing pressure but alters
- KOCH, M. *et al.* (2013). Climate change and ocean acidification effects on seagrasses and marine macroalgae. *Global change biology*, v. 19, n. 1, p. 103-132.
- LANDRIGAN, P. J., *et al.* "Human Health and Ocean Pollution." *Annals of global health* vol. 86,1 151. 3 Dec. 2020, doi:10.5334/aogh.2831
- LAVAUD, J; LEPETIT, B. (2013). An explanation for the inter-species variability of the photoprotective non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching in diatoms. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, v. 1827, n. 3, p. 294-302.
- LIU, F *et al.* Quantitative, molecular and growth analyses of *Ulva* microscopic propagules in the coastal sediment of Jiangsu province where green tides initially occurred. *Marine Environmental Research*, v. 74, p. 56-63, 2012.
- LOBBAN CC, HARRISON PJ. 2004. Seaweed ecology and physiology. Cambridge University Press, Cambridge. 336 p
- LONGSTAFF, B. *et al.* (2002). An in situ study of photosynthetic oxygen exchange and electron transport rate in the marine macroalga *Ulva lactuca* (Chlorophyta). *Photosynthesis Research*, v. 74, p. 281-293.
- MANTRI, V. A., KAZI, M. A., BALAR, N. B., GUPTA, V., & GAJARIA, T. (2020). Concise review of green algal genus *Ulva Linnaeus*. *Journal of Applied Phycology*, 32, 2725-2741.
- MARTINS, A. P., YOKOYA, N. S., & COLEPICOLO, P. (2016). Biochemical modulation by carbon and nitrogen addition in cultures of *Dictyota menstrualis* (Dictyotales, Phaeophyceae) to generate oil-based bioproducts. *Marine biotechnology*, 18, 314-326.
- MAXWELL, K; JOHNSON, G. (2000). Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *Journal of experimental botany*, v. 51, n. 345, p. 659-668, 2000.
- MCLAUGHLIN, K. *et al.* Core principles of the California Current Acidification Network: Linking chemistry, physics, and ecological effects. *Oceanography*, v. 28, n. 2, p. 160-169, 2015.
- MERCADO, J. M., JAVIER, F., GORDILLO, L., XAVIER NIELL, F., & FIGUEROA, F. L. (1999). Effects of different levels of CO₂ on photosynthesis and cell components of the red alga *Porphyra leucosticta*. *Journal of applied phycology*, 11, 455-461.
- MULLER, P; LI, Xiao-Ping; NIYOGI, K. Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. *Plant physiology*, v. 125, n. 4, p. 1558-1566, 2001.
- M.D. Guiry in Guiry, M.D. & Guiry, G.M. 17 October 2024. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org>; searched on 4 February 2025.

Navarro, M. *et al* (2021) Spatio-temporal variability of amphipod assemblages associated with rhodolith seabeds. *Marine and Freshwater Research*, 76-83.

NISSEN, C. *et al* (2024). Severe 21st-century ocean acidification in Antarctic Marine Protected Areas. *Nature Communications*, v. 15.

ORR, C. J.; 'Recent and Future Changes in Ocean Carbonate Chemistry', in Jean-Pierre Gattuso, and Lina Hansson (eds), *Ocean Acidification* (Oxford, 2011; online edn, Oxford Academic, 12 Nov. 2020).

OBER, G.; THORNBUR, C. (2017). Divergent responses in growth and nutritional quality of coastal macroalgae to the combination of increased pCO₂ and nutrients. *Marine environmental research*, v. 131, p. 69-79.

PELLIZZARI, F., DE MELLO, J., SANTOS-SILVA, M., OSAKI, V., BRANDINI, F., CONVEY, P., & ROSA, L. (2023). New records and updated distributional patterns of macroalgae from the South Shetland Islands and northern Weddell Sea, Antarctica. *Antarctic Science* ©. Published by Cambridge.

PELLIZZARI, F., ROSA, L. H. E. YOKOYA, N. S. (2020a). Biogeografia das algas antárticas enfrentando as mudanças climáticas. Em I. Gómez e P. Huovinen (Eds), *Algas marinhas antárticas: diversidade, adaptação e serviços ecossistêmicos* (pp. 83-102). Cham: Springer International Publishing.

PELLIZZARI, F., OSAKI, V. S., SANTOS-SILVA, M. C. (2020) New records of seaweeds and filamentous cyanobacteria from Trindade island: an updated checklist to support conservation guidelines and monitoring of environmental changes in the Southern Atlantic archipelagos. *Scientia Marina*, 84:227-242.

PELLIZZARI, F., SANTOS-SILVA, M. C., MEDEIROS, A., OLIVEIRA, M. C., YOKOYA, N. S., PUPO, D., ROSA, L., 2017. Diversity and spatial distribution of seaweeds in the South Shetland Islands, Antarctica: an updated database for environmental monitoring under climate change scenarios. *Biol Polar*.

PELLIZZARI *et al.* 2014. Parana – Benthic marine algae from the insular areas of Paraná, Brazil: new database to support the conservation of marine ecosystems. *Biota Neotropica*.

PORZIO, L., BUIA, M. C., FERRETI, V., LORENTI, M., ROSSI, M., TRIFUOGGI, M., VERGARA, A., ARENA, C. (2018). Photosynthesis and mineralogy of *Jania rubens* at low pH/high pCO₂: A future perspective. *Science of the Total Environment* 628–629, 375–383.

PORZIO, L., BUIA, M. C., LORENTI, M., DE MAIO, A., & ARENA, C. (2017). Respostas fisiológicas de uma população de *Sargassum vulgare* (Phaeophyceae) a alto pCO₂/baixo pH: implicações para sua distribuição de longo prazo. *Science of the Total Environment*, 576, 917-925.

PORZIO, L; BUIA, M; HALL-SPENCER, J. Effects of ocean acidification on macroalgal communities. *Journal of experimental marine biology and ecology*, v. 400, n. 1-2, p. 278-287, 2011.

RAHMSTORF, S. (2003). Timing of abrupt climate change: A precise clock. *Geophysical Research Letters*, v. 30, n. 10.

RALPH; GADEMANN,. Rapid light curves: A powerful tool to assess photosynthetic activity, *Aquatic Botany*, Volume 82, Issue 3, 2005, Pages 222-237, ISSN 0304-3770.

RAUTENBERGER, R., WIENCKE, C., & BISCHOF, K. (2013). Acclimation to UV radiation and antioxidative defence in the endemic Antarctic brown macroalga *Desmarestia anceps* along a depth gradient. *Polar biology*, 36, 1779-1789.

RAUTENBERGER, R. *et al.* (2015). Saturating light and not increased carbon dioxide under ocean acidification drives photosynthesis and growth in *Ulva rigida* (Chlorophyta). *Ecology and evolution*, v. 5, n. 4, p. 874-888, 2015.

RAUTENBERGER, R & BISCHOF, K (2006). Impact of temperature on UV-susceptibility of two *Ulva* (Chlorophyta) species from Antarctic and Subantarctic regions. *Polar Biology*.

RAVEN, J; BEARDALL, J; GIORDANO, M. (2014). Energy costs of carbon dioxide concentrating mechanisms in aquatic organisms. *Photosynthesis Research*, v. 121, p. 111-124.

RIEBESELL, U. *et al.* 2011. Guide to best practices for ocean acidification research and data reporting. 1st. ed. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities.

RIEBESELL, U; TORTELL, D. (2011). Effects of ocean acidification on pelagic organisms and ecosystems. *Ocean acidification*, p. 99-121.

RIEBESELL, U., LEE, K., & NEJSTGAARD, J. C. (2010). Pelagic mesocosms. *Guide to best practices in ocean acidification research and data reporting. Luxembourg*, 95-112.

ROLEDA, MY, MORRIS, JN, MCGRAW, CM, & HURD, CL (2012). Acidificação oceânica e reprodução de algas: aumento de CO₂ melhora o efeito negativo do pH reduzido na germinação de meiosporos na alga gigante *Macrocystis pyrifera* (Laminariales, Phaeophyceae). *Global Change Biology*, 18 (3), 854-864.

ROLEDA, MY.; DETHLEFF, D. (2011). Storm-generated sediment deposition on rocky shores: Simulating burial effects on the physiology and morphology of *Saccharina latissima* sporophytes. *Marine Biology Research*, v. 7, n. 3, p. 213-223.

RUSSELL, B. *et al.* (2009). Synergistic effects of climate change and local stressors: CO₂ and nutrient-driven change in subtidal rocky habitats. *Global Change Biology*, v. 15, n. 9, p. 2153-2162.

SHARMA, S.; KUNDU, A.; BASU, S.; SHETTI, N.; AMINABHAVI, T.; (2020). Sustainable environmental management and related biofuel technologies, *Journal of Environmental Management*, Volume 273, 111096, ISSN 0301-4797.

SHARMA, S; *et al* (2020). Effect of galvanotaxic graphene oxide on chloroplast activity: Interaction quantified with Biolayer-Interferometry coupled confocal microscopy, *Carbon*, Volume 162, 2020, Pages 147-156, ISSN 0008-6223.

SCHERNER, F.; VENTURA, R.; BARUFI, J. B.; HORTA, P.; A. (2013). Salinity critical threshold values for photosynthesis of two cosmopolitan seaweed species: Providing baselines for potential shifts on seaweed assemblages, *Marine Environmental Research*, Volume 91, Pages 14-25, ISSN 0141-1136.

SIGMAN, D.; HAIN, M. (2012). The biological productivity of the ocean. *Nature Education Knowledge*, v. 3, n. 10, p. 21, 2012.

SIMON, C.; MCHALE, M.; SULPICE, R.(2022). Applications of *Ulva* biomass and strategies to improve its yield and composition: a perspective for *Ulva* aquaculture. *Biology (Basel)* 11:1593.

SOUSA, G. T.; NETO, M. C. L.; CHOUERI, R. B.; CASTRO, I. B. Photoprotection and antioxidative metabolism in *Ulva lactuca* exposed to coastal oceanic acidification scenarios in the presence of Irgarol. *Aquatic Toxicology* 230, 105717, 2021

SUÁREZ-ÁLVAREZ, S., GÓMEZ-PINCHETTI, J. L., & GARCÍA-REINA, G. (2012). Effects of increased CO₂ levels on growth, photosynthesis, ammonium uptake and cell composition in the macroalga *Hypnea spinella* (Gigartinales, Rhodophyta). *Journal of applied phycology*, 24, 815-823.

SUNDAY, S. *et al.* (2016). Analysis of photosynthetically active radiation over six tropical ecological zones in Nigeria. *Journal of Geography, Environment and Earth Science International*, v. 7, n. 4, p. 1-15.

SOUSA, G. T.; NETO, M. C. L.; CHOUERI, R. B.; CASTRO, I. B. Photoprotection and antioxidative metabolism in *Ulva lactuca* exposed to coastal oceanic acidification scenarios in the presence of Irgarol. *Aquatic Toxicology* 230, 105717, 2021

SWANSON, A. K., & FOX, C. H. (2007). Altered kelp (Laminariales) phlorotannins and growth under elevated carbon dioxide and ultraviolet-B treatments can influence associated intertidal food webs. *Global Change Biology*, 13(8), 1696-1709.

TAIZ, L. E ZEIGER, E. (2010) *Plant Physiology*. 5ª edição, Sinauer Associates Inc., Sunderland, 782 p.

TAKOLANDER, A; CABEZA, M; LESKINEN, E. (2019). Seasonal interactive effects of pCO₂ and irradiance on the ecophysiology of brown macroalga *Fucus vesiculosus* L. *European Journal of Phycology*, v. 54, n. 3, p. 380-392, 2019.

TERADA, R., VO, T.D., NISHIHARA, G.N. *et al.* (2016). The effect of irradiance and temperature on the photosynthesis and growth of a cultivated red alga *Kappaphycus alvarezii* (Solieriaceae) from Vietnam, based on in situ and in vitro measurements. *J Appl Phycol* 28, 457-467 .

TRIGINELLI, M. *et al.* (2020). Effects of washing and sanitization with peracetic acid or ultraviolet light on shell ultrastructure and microbiological characteristics of table eggs.

VINUGANESH, A. *et al.* (2022). Influence of seawater acidification on biochemical composition and oxidative status of green algae *Ulva compressa*. *Science of the Total Environment*, v. 806, p. 150445.

YOUNG, CS.; GOBLER, CJ. (2016). Ocean acidification accelerates the growth of two bloom-forming macroalgae. *PloS one*, v. 11, n. 5, p. e0155152.

YOUSEFZADI, M., MIRJALILI, M.H. (2017). Effect of Climate Change on Algae Valuable Source of Medicinal Natural Compounds. In: Ghorbanpour, M., Varma, A. (eds) *Medicinal Plants and Environmental Challenges*. Springer, Cham.

XU, D *et al.* Allelopathic interactions between the opportunistic species *Ulva prolifera* and the native macroalga *Gracilaria lichvoides*. *Plos one*, v. 7, n. 4, p. e33648, 2012.

ZHANG, SHOU YU *et al.* (2018). “Photosynthetic fluorescence characteristics of six macroalgae species in seaweed beds of Gouqi Island, Zhejiang, China.” *Ying yong sheng tai xue bao* = The journal of applied ecology vol. 29,10: 3441-3448.

ZEEBE, R. E.; WOLF-GLADROW, D. (2001). CO₂ in Seawater: equilibrium, kinetics, isotopes. Chapter 1 Equilibrium. *Elsevier Oceanography Series*, v. 65, p. 1–341.

WERNBERG, T.; RUSSELL, B.; MOORE, P.; LING, S.; SMALE, D.; CAMPBELL, A.; COLEMAN, M.; STEINBERG, P.; KENDRICK, G.; CONNELL, S. (2011) Impacts of climate change in a global hotspot for temperate marine biodiversity and ocean warming, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Volume 400, Issues 1–2, Pages 7-16, ISSN 0022-0981.

WERNBERG, T., M. S. THOMSEN, F. TUYA, AND G. A. KENDRICK. 2011b. Biogenic habitat structure of seaweeds change along a latitudinal gradient in ocean temperature. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 400: 264–271.

WICHARD, T. (2015). Exploring bacteria-induced growth and morphogenesis in the green macroalga order Ulvales (Chlorophyta). *Frontiers in plant science*, v. 6, p. 86.

WILLIAMS, R. G.; FOLLOWS, M. J.; (2011). *Ocean Dynamics and the Carbon Cycle*; Cambridge University Press: Cambridge.

WILHELM, C; SELMAR, D. (2011). Energy dissipation is an essential mechanism to sustain the viability of plants: the physiological limits of improved photosynthesis. *Journal of plant physiology*, v. 168, n. 2, p. 79-87.

WOOTTON, J. T; PFISTER, C.; FORESTER, J. 2008. Dynamic patterns and ecological impacts of declining ocean pH in a high-resolution multi-year dataset. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 105, n. 48, p. 18848-18853.

IMPACTOS DO PH SOBRE *ULVA LACTUCA* E *PETALONIA FASCIA*: ESTUDO DA PEROXIDAÇÃO LIPÍDICA E ATIVIDADES ENZIMÁTICAS

Resumo

A acidificação oceânica é a diminuição do pH da água do mar e altera a química de carbonatos e tem consequências significativas para a fisiologia dos táxons fotossintéticos. Investigamos os efeitos do pH da água do mar (6,5; 7,5 e 8,2) sobre a macroalga *Ulva lactuca* e *Petalonia fascia* por 9 dias em aquários contendo água do mar sob condições controladas de temperatura (25°C), salinidade (35). Foram avaliados dano de membrana, peroxidação lipídica, teor de peróxido de hidrogênio, atividades de SOD, APX, CAT e GR. Adicionalmente, duas classes de métodos multivariados foram empregadas. A primeira delas foi a análise de componentes principais (PCA) e a outra o escalonamento multidimensional (MDS). A indução de NPQ foi diretamente influenciada pelo baixo pH, assim como o dano à membrana aumentou em baixo pH. Para evitar os efeitos nocivos do alto H₂O₂, *U. lactuca* aumentou as atividades das enzimas antioxidantes em tratamentos sob pH baixo. Nossos resultados indicam que *U. lactuca* é tolerante ao pH baixo induzindo NPQ, alterando o conteúdo de pigmentos e aumentando as defesas antioxidantes. Cabe ressaltar que as respostas induzidas durante a execução do presente experimento ocorreram em concentrações ambientalmente relevantes aos cenários previstos de acidificação, sugerindo que algas das espécies *Ulva lactuca* e *Petalonia fascia* habitantes de área onde ocorrem simultaneamente essas alterações ambientais podem estar sob ameaça. Pesquisas são necessárias para determinar se outras espécies de macroalgas responderão às flutuações de pH previstas para o futuro semelhante a *U. lactuca* e *P. fascia*, ou se esta é uma resposta específica das espécies.

Palavras – chave: fotoproteção, fotossíntese, macroalgas, pH

Ph impacts on *Ulva lactuca* and *Petalonia fascia*: study of lipid peroxidation and enzymatic activities.

Abstract

Ocean acidification is the decrease in seawater pH that alters carbonate chemistry and has significant consequences for the physiology of photosynthetic taxa. We investigated the effects of seawater pH (6.5, 7.5 and 8.2) on the macroalgae *Ulva lactuca* and *Petalonia fascia* for 9 days in aquaria containing seawater under controlled conditions of temperature (25°C) and salinity (35°C). Membrane damage, lipid peroxidation, hydrogen peroxide content, SOD, APX, CAT and GR activities were evaluated. Additionally, two classes of multivariate methods were employed. The first was principal component analysis (PCA) and the other was multidimensional scaling (MDS). NPQ induction was directly influenced by low pH, as membrane damage increased at low pH. To avoid the harmful effects of high H₂O₂, *U. lactuca* increased the activities of antioxidant enzymes in low pH treatments. Our results indicate that *U. lactuca* is tolerant to low pH by inducing NPQ, altering pigment content and increasing antioxidant defenses. It is worth noting that the responses induced during the execution of the

present experiment occurred at environmentally relevant concentrations to the predicted acidification scenarios, suggesting that algae of the species *Ulva lactuca* and *Petalonia fascia* living in areas where these environmental changes occur simultaneously may be under threat. Research is needed to determine whether other macroalgal species will respond to the predicted future pH fluctuations similarly to *U. lactuca* and *P. fascia*, or whether this is a species-specific response.

Keywords: photoprotection, photosynthesis, macroalgae, pH

INTRODUÇÃO

De acordo com as previsões climáticas, espera-se que o ambiente marinho sofra mudanças significativas, incluindo aquecimento (Fischetti, 2013), acidificação (Wang *et al.*, 2014) e aumento do nível do mar (Church e White, 2006). O impacto negativo das alterações climáticas é particularmente evidente na perda de biodiversidade (Pires *et al.*, 2018), que é considerado uma das suas consequências mais devastadoras.

O aumento dos impactos antrópicos juntamente com as mudanças climáticas vem tornando-se uma realidade, e a Organização das Nações Unidas com a Organização Meteorológica Mundial criaram em 1988 o Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). O IPCC tem como principal objetivo medir e estimar as mudanças climáticas provenientes das atividades humanas e mensurar os efeitos negativos dessas alterações do clima no meio ambiente (IPCC, 1992; Vilas-Boas, 2016). Com base nessas informações, foram projetados cenários futuros, denominados de Representative Concentration Pathways (RCPs), para as mudanças climáticas. Os RCPs foram elaborados através de modelos matemáticos que preveem os picos de radiação para os anos de 2081 a 2100 contrapondo com o de 1850 (IPCC, 2013; 2014). Foram elaborados quatro cenários possíveis RCP 2.6, que seria o cenário mais otimista; 4.5 e 6.0, que são os cenários moderados; e 8.5 sendo o mais extremo, o qual pode ser alcançado caso as emissões de gases de efeito estufa não cessem e continuem a crescer exponencialmente (IPCC, 2013; 2014).

A acidificação oceânica (AO) ocorre quando o CO₂ é absorvido pela água do mar, formando ácido carbônico e diminuindo o pH. Isso afeta diretamente os organismos marinhos, principalmente aqueles que possuem conchas e esqueletos de carbonato de cálcio, como corais, moluscos e alguns tipos de plâncton. Além disso, a acidificação também pode afetar a produção de macroalgas, que são importantes para a cadeia alimentar marinha. Estudos mostram que a acidificação pode alterar o crescimento e a reprodução dessas algas, o que pode afetar toda a cadeia alimentar. A AO é um fenômeno cada vez mais presente em todo o mundo, devido ao

aumento da concentração de dióxido de carbono (CO₂) na atmosfera. Esse aumento do CO₂ é resultado da atividade humana, como a queima de combustíveis fósseis e o desmatamento. A acidificação da água do mar pode induzir estresse oxidativo geral em organismos marinhos devido à superprodução de espécies reativas de oxigênio (ROS) que oxidam biomoléculas, causando disfunção celular (Kumar *et al.*, 2017). Ela também afeta a biodisponibilidade de minerais oligoelementos o que potencialmente afeta as algas marinhas. Por exemplo, o aumento da disponibilidade do Ferro (Fe) ocasiona no aumento da fotossíntese (Vinuganesh, 2022).

Como importantes produtores costeiros, o crescimento e a fotossíntese de macroalgas também são afetados pela AO (Anto *et al.*, 2022). A alta concentração de CO₂ pode aumentar a taxa de crescimento de *Hypnea spinella* (C.Agardh), Kutzing, *Ulva lactuca* Linnaeus e *Ulva fasciata* Delile (Suárez-álvarez *et al.*, 2012; Olischläger *et al.*, 2013; Barakat *et al.*, 2021; Kang *et al.*, 2021). Estudos mostraram que o CO₂ elevado aumentou o conteúdo de pigmentos fotossintéticos e proteínas nas algas verdes *Ulva fasciata* (Barakat *et al.*, 2021). Além disso, também foi verificado, embora a alta concentração de CO₂ tenha melhorado a eficiência do transporte de elétrons nas algas verdes *Ulva ohnoi*, sua taxa fotossintética líquida permaneceu basicamente inalterada (Kang *et al.*, 2021). Portanto, diferentes espécies de macroalgas têm diferentes sensibilidades a altos níveis de CO₂ e AO (Riebesell *et al.*, 2007).

A fotossíntese é o processo fundamental pelo qual as plantas fixam dióxido de carbono em açúcares, transformando luz em energia química (Calzadilla, *et al* 2023). Isto depende de reações primárias de dois fotossistemas, PSI e PSII, que recebem energia luminosa de clorofilas excitadas e usam para conduzir transferências de elétrons. Quando o fluxo de elétrons a jusante do PSII é limitado, pode ocorrer a destruição dos centros de reação do PSII por fotoinibição (Murata *et al*, 2007).

A eficiência fotossintética resulta de uma rede integrada de muitas características das plantas. Portanto, a consideração das interações complexas entre as plantas e seu ambiente, especialmente os fatores que outros recursos podem desempenhar, também deve ser levada em conta (Neto *et al*, 2021). A partir das análises de fluorescência, é possível mensurar diversos parâmetros como o Fv/Fm, que é o “rendimento quântico potencial”, ou seja, a eficiência fotossintética máxima, um valor potencial que representa um cenário em que todos os centros de reações do PSII estivessem abertos (Maxwell; Johnson, 2000). O Y(II) é o “rendimento quântico efetivo”, parâmetro que demonstra a quantidade de energia que, de fato, é utilizada na realização da fotossíntese. Porém, ainda assim, diferentemente do Fv/Fm, no Y(II) é considerado que há dissipação da energia luminosa, parâmetro representado pelo NPQ (quenching não fotoquímico) (Higo *et al.*, 2017, Holzwarth; Lenk; Jahns, 2013).

O ETR é um parâmetro que possibilita a análise da eficiência fotossintética por um meio diferente do Fv/Fm, Y(II) e NPQ, já que possui como foco quantificar o transporte de elétrons que ocorre ao longo da cadeia transportadora de elétrons, e não avaliar o uso e perda de energia (Barboza, 2023). Já o qP representa a proporção de centros abertos do PSII, sendo que quanto mais moléculasceptoras de elétrons estejam reduzidas, menor será o valor de qP (Kramer *et al.*, 2004).

Alterações no aparato fotossintético são principalmente devidos ao aumento do conteúdo de espécies reativas de oxigênio (ROS) nos cloroplastos (Bonifácio *et al.*, 2014), principalmente radical superóxido (O_2^-) e peróxido de hidrogênio (H_2O_2) produzido durante transferência de elétrons entre PSII e PSI, o que pode levar a danos no PSII (Foyer & Noctor, 2011). O H_2O_2 é uma espécie reativa do oxigênio (ROS), sendo uma importante molécula sinalizadora em processos biológicos específicos de vegetais em seu sistema de defesa, que é composto por compostos enzimáticos e não enzimáticos (Sousa, 2019). Já a peroxidação lipídica se refere a degradação oxidativa de lipídios, um processo onde radicais livres roubam elétrons dos lipídios que constituem as membranas celulares, resultando em danos celulares (Sousa, 2019).

A catalase (CAT) é uma enzima tetramétrica, com quatro subunidades idênticas de 60 kDa, contendo um grupo heme que catalisa a redução do H_2O_2 para H_2O e O_2 , protegendo a célula dos danos oxidativos oriundos da acumulação excessiva do H_2O_2 (Mhamdi *et al.*, 2012). O método largamente utilizado para aferir a atividade da CAT se baseia no consumo de H_2O_2 , monitorado conforme decaimento em sua absorbância a 240 nm (Beers and Sizer, 1952; Havir and McHale, 1987). As peroxidases do ascorbato (APX, EC 1.11.1.11) auxiliam na remoção do excesso de H_2O_2 celular, utilizando ascorbato reduzido (ASC) como doador específico de elétrons. A ascorbato peroxidase (APX) é responsável pela degradação do H_2O_2 utilizando o ascorbato como substrato, a enzima é importante na defesa de tecidos fotossintético contra o estresse fotooxidativo.

Macroalgas são organismos encontrados em diferentes regiões do oceano, presentes em toda a plataforma continental. Esses organismos são importantes para diversas funções dos ecossistemas marinhos, como fornecer abrigo, alimentação, ciclagem de nutrientes, produção de oxigênio, sequestro de carbono (CO_2), etc (Marinho-Soriano e Carneiro, 2021). A sobrevivência, o crescimento, a eficiência fotossintética e a reprodução das macroalgas estão diretamente relacionadas aos fatores ambientais regulados pelo clima, como temperatura, disponibilidade de nutrientes, salinidade, pH, dessecação, etc (Marinho-Soriano e Carneiro, 2021). Portanto, as alterações resultantes das alterações climáticas descritas acima podem ter

um impacto dramático na fisiologia desses organismos. Elas são importantes componentes dos ecossistemas marinhos, fornecendo habitat e alimento para muitas espécies marinhas. Além disso, as macroalgas são importantes para a produção de oxigênio e para a remoção de dióxido de carbono da água do mar. Estudos mostram que a acidificação reduz a taxa de crescimento das macroalgas e pode afetar a sua capacidade de se reproduzir, assim como reduzir a concentração de nutrientes nas macroalgas, o que pode afetar a sua qualidade como alimento para outras espécies marinhas.

Nos costões rochosos as comunidades algais são bastante ricas e diversificadas. As algas pardas, *Phaeophyceae*, são majoritariamente marinhas e existem sob as formas macroscópica e/ou microscópica, e sua morfologia apresentam uma incrível diversidade. No Brasil as algas pardas estão representadas por 88 táxons infragenéricos agrupados em 39 gêneros e oito ordens (Horta *et al.*, 2001). São organismos exclusivamente multicelulares, o que permitiu que esses indivíduos pudessem chegar próximo à região costeira, suportando as ações mecânicas, são seres fotossintetizantes, que possuem clorofila *a* e *c* e o pigmento fucoxantina. As espécies de *Phaeophyta* são abundantes em áreas temperadas e regiões tropicais (Zubia *et al.* 2007). No entanto, ambientes complexos dominados por espécies relativamente sensíveis como as macroalgas pardas, são substituídos por ambientes menos complexos dominados por espécies oportunistas e/ou tolerantes como as do gênero *Ulva Linnaeus* (Ulvaceae, Chlorophyta).

O gênero *Ulva* é cosmopolita existindo em todos os oceanos e estuários do mundo, sendo comum em praias de climas tropicais e temperados, podendo apresentar indivíduos excepcionalmente grandes com comprimento igual ou superior a 1 m. Apresentam ciclo de vida diplobionte, e do ponto de vista reprodutivo, o gênero *Ulva* é anisogâmico, apresentando alternância de gerações (Algaebase, 2011; Graham; Graham; Wilcox, 2009b). A *Ulva* possui clorofilas *a* e *b*, e como pigmentos acessórios carotenos e xantofilas, principalmente β -caroteno e luteína (Sousa, 2011). Desta forma, nos últimos anos, muitos estudos foram realizados com pH para entender como *Ulva spp.* responde às condições previstas de mudanças climáticas (Gao *et al.*, 2019a). Contudo, o presente trabalho testou pH mais ácido 6,5 ainda não testado em nenhuma pesquisa.

Nesse contexto, este trabalho tem como objetivo principal avaliar o efeito de diferentes pH oceânico associada na fisiologia das macroalgas *Ulva lactuca* e *Petalonia fasciata*. Com esse estudo buscaremos responder algumas perguntas: As espécies em estudo poderão ser utilizadas como um bioindicador para acidez do oceano? Qual a plasticidade fisiológica destas espécies, frente ao cenário de acidificação da água do mar? Que mecanismos fisiológicos essas espécies ativam para promover aclimação a acidez do oceano?

Em resumo, a acidificação da água do mar é um fenômeno preocupante que afeta não apenas organismos com esqueletos calcários, mas também as macroalgas. É importante continuar estudando os efeitos da acidificação do oceano nas macroalgas e em outros organismos marinhos, a fim de desenvolver estratégias eficazes para mitigar os seus efeitos.

2. MATERIAL & MÉTODOS

2.1 Área de estudo

A Ilha do Mel – PR (Figura 6), situada a 15 milhas do Porto de Paranaguá-PR, tendo seu ponto mais próximo do continente a 4 km de Pontal do Sul, no município de Pontal do Paraná, litoral do estado do Paraná, Brasil (Vieira, 2016).

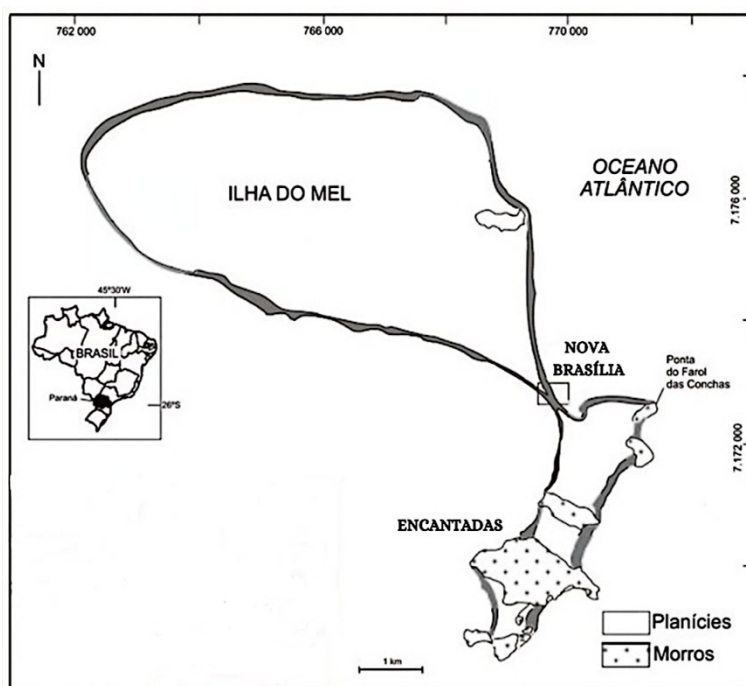


Figura 6: Localização do ponto de amostragem de organismos da espécie *Ulva fasciata* e *Petalonia fascia* na Ilha do Mel, Litoral do Paraná.

2.2 Desing experimental

As macroalgas *Ulva lactuca* e *Petalonia fascia* foram coletadas no costão rochoso de Encantadas na Ilha do Mel - PR durante a maré baixa, em temperatura de 19°C. As amostras foram transportadas em sacos plásticos (com água do mar da coleta), posteriormente foram acondicionadas em aquários contendo água do mar com salinidade 35 e aeração constante. O

experimento foi realizado no laboratório da UNIFESP e as análises bioquímicas foram realizadas no Laboratório de Plantas na UNESP. Antes dos experimentos, quaisquer organismos e sedimentos aparentes foram cuidadosamente retirados.

Os tratamentos de pH empregados no presente estudo contemplaram três cenários de acidificação, 8,2; 7,5 e 6,5. Foram montados dentro de cada aquário 2 beakers de 5L. Para todos os tratamentos com pH, três réplicas de aquários contendo água do mar sob condições controladas de temperatura (25°C), salinidade (35) e aeração onde foram expostos 5 talos de algas (~5g) da espécie *Ulva lactuca* e *Petalonia fascia* em água sem suplementação. O experimento teve duração de 9 dias.

Os níveis de pH foram testados de acordo com os diferentes cenários previstos pelo IPCC para o cenário atual e os Modelos CMIP5 e RCP 8.5 previstos para 2100 (IPCC, 2013). As amostras foram cultivadas em temperatura de 25°C e combinada ao pH. A variação de pH foi realizada por meio de um sistema de injeção automática de CO₂. O sistema compreende uma série de aquários, onde CO₂ gasoso pode ser injetado a uma pressão determinada, sob condições controladas e de forma independente (Figura 7). A redução do pH é atingida pelo aumento da concentração de CO₂ e monitorado através de um software (Aqua Medic). Este sistema permite o controle adequado do pH em faixas muito estreitas (0,01).

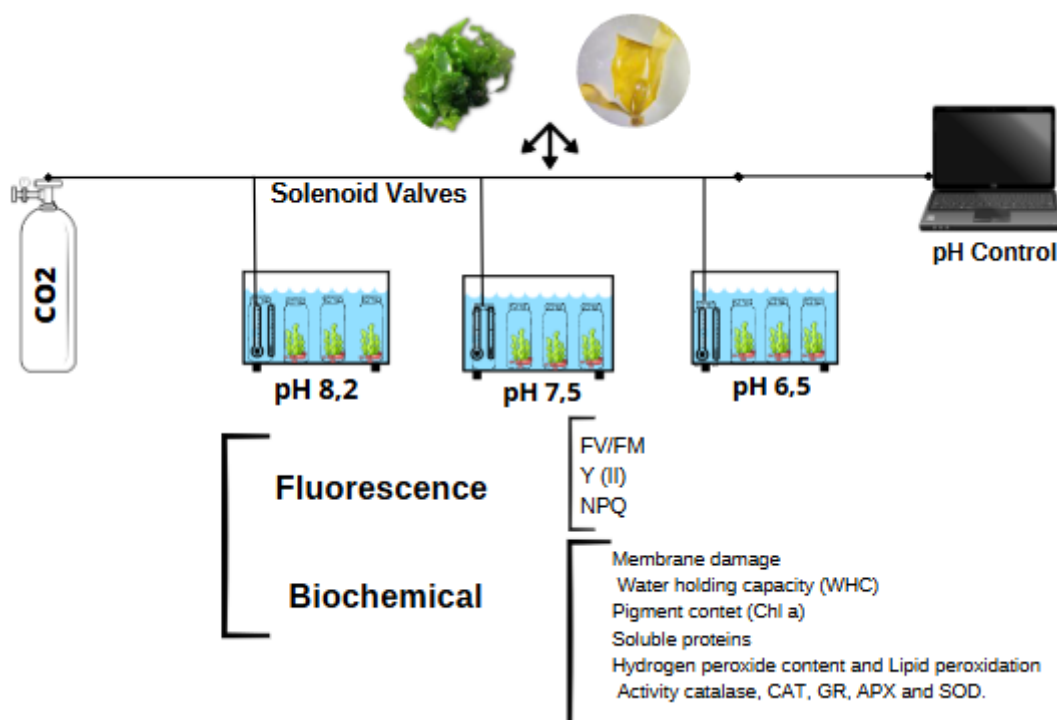


Figura 7: Desenho experimental do projeto realizado com *Ulva lactuca* e *Petalonia fascia* em três cenários de acidificação.

Após os experimentos, amostras de todas as macroalgas e suas respectivas repetições foram inseridas em tubos criogênicos e armazenadas em freezer para posterior avaliação das respostas dos biomarcadores.

2.3 Análise de fluorescência de clorofila

A fluorescência da clorofila foi mensurada a cada dois dias com o JrPAM (WALZ, Alemanha). As algas foram previamente adaptadas ao escuro, por aproximadamente 30 minutos, para determinação do F_o e F_m . Posteriormente, as algas foram expostas a luz actínica ($250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), com o primeiro pulso de saturação após 1 minuto da ativação da luz actínica e o segundo, terceiro e quarto pulso foram aplicados pulsos de saturação a cada 3 minutos por 10 minutos para a determinação dos parâmetros do claro. Foram calculados os parâmetros de eficiência quântica potencial do PSII (F_vF_m), a eficiência quântica efetiva do PSII [$Y(II)$], a taxa aparente de transporte de elétrons (ETR), o quenching não fotoquímico (NPQ) e a proporção de centros abertos (qP) (Maxwell e Johnson, 2000).

2.4 Conteúdo relativo de água (C.R.A)

O conteúdo relativo de água (C.R.A) da macroalga foi calculado a partir de sua massa fresca (MF), massa túrgida (MT) e massa seca (MS), utilizando-se a fórmula: $\text{C.R.A} = [(MF - MS)/(MT - MS)] \times 100$. A biomassa fresca das algas foi mensurada em balança analítica, já para MT as macroalgas foram separadas em tubos Falcon com água destilada onde permaneceram no escuro por 6 horas. Após, o material foi acondicionado em estufa de aeração forçada a 65°C até atingir o peso constante para a determinação da massa seca (Lima Neto *et al.*, 2014).

2.5 Dano de membrana e proteínas solúveis totais.

O dano de membrana foi determinado através do vazamento de eletrólitos (Lima Neto *et al.*, 2014). Os segmentos do talo foram colocados em tubos contendo 10 mL de água deionizada e incubados em banho-maria por 25°C com agitação ocasional por 6h. Posteriormente as amostras foram fervidas a 100°C por um período de 60 min, com subsequente resfriamento até alcançar a temperatura ambiente de 25°C , quando ocorreu a segunda leitura de condutividade elétrica da solução (C2). O dano de membrana foi determinado por meio da equação: $\text{DM} (\%) = C1/C2 \times 100$.

Amostras de macroalgas foram moídas em N_2 líquido, 100 mM de K-tampão fosfato (pH 7,5) contendo EDTA 1 mM, e ascorbato 1 mM (ASC). Toda a extração foi realizada em

4°C. O conteúdo de proteína solúvel total foi medido usando um padrão curva padrão de BSA (Bradford 1976).

2.6 Determinação dos teores de clorofila *a*

Os pigmentos foram extraídos em acetona 80% e o teor de clorofila-*a* foi determinado em espectrofotômetro de acordo com metodologia proposta por Lichtenthaler, (1987). No equipamento, para a obtenção dos teores de clorofilas *a*, utilizou-se as leituras de absorbâncias nos seguintes comprimentos de onda: 663 nm.

2.7 Teor de peróxido de hidrogênio e peroxidação lipídica

O teor de H₂O₂ foi medido pelo método de oxidação Amplex Red. Após o preparo das soluções, 150 mg de matéria fresca com N₂ líquido foi macerado e homogeneizado em banho de gelo com 1 mL de tampão MOPS 10 mM pH 7,5 para posterior centrifugação a 12000 g por 30 min a 4°C. Para a quantificação de H₂O₂ a partir da absorbância do espectrofotômetro, a curva padrão foi calculada baseada em concentrações conhecidas de H₂O₂ na solução estoque e na alíquota a 560 nm (Zhou *et al.*, 1997).

Os TBARS (substâncias reativas ao Ácido Tiobarbitúrio) são formados como subprodutos da peroxidação lipídica pela utilização do ácido tiobarbitúrico (TBA). O preparo do extrato consiste em aproximadamente 200 mg de massa fresca (MF) macerada em N₂ com 1,5 mL de TCA 5% (ácido tricloroacético). O extrato então foi centrifugado a 12000 g por 20 minutos a 4°C. Em tubos de ensaio 500 µL do extrato foram adicionados a 2 mL de solução de TBA e mantidos por 1 hora a 100°C em banho maria. O sobrenadante foi adicionado a uma solução de TCA 20% + TBA 0,5% aquecidos por 1 hora a 100°C em banho maria. Ao atingirem a temperatura ambiente, foram centrifugados por 5 minutos em 10000 g. No espectrofotômetro as leituras foram realizadas em 532 nm e 660 nm. A concentração de TBARS foi calculada pelo seu coeficiente de absorção (155 Mm.cm⁻¹) expressa em nmol TBA MDA / g MF.

2.8 Atividade catalase, SOD, APX, GR e CAT

A atividade da catalase (EC 1.11.1.6) foi medida após a oxidação de H₂O₂ a 240 nm ao longo de 300 s na presença de 50 mM de tampão K-fosfato (pH 7,0) contendo 20 mM de H₂O₂ a 30 °C. A atividade da CAT foi determinada de acordo com o coeficiente de extinção molar de H₂O₂ (36 M⁻¹ cm⁻¹) e foi expressa como µmol H₂O₂ mg⁻¹ proteína min⁻¹. A atividade da superóxido dismutase (SOD) (EC 1.15.1.1) foi determinada a partir da inibição da produção de formazana azul pela fotorredução do cloreto de tetrazólio nitroazul (NBT). A atividade

enzimática foi expressa como a quantidade da enzima necessária para 50% de inibição da redução de NBT por mg de proteína solúvel total (Li *et al.*, 2020). A quantificação de glutathione redutase a partir de 2,2 mg de proteína/mL e 205 U/mg de proteína, diluindo com tampão fosfato de potássio 100 mM pH 7,0.

2.9 Análise estatística

Para análise estatística dos resultados obtidos pela avaliação da atividade fotossintética foram realizadas análises de variância ANOVA e teste de comparação de médias. Todos os testes foram realizados empregando nível de significância de 0,05. Duas classes de métodos multivariados foram empregadas. A primeira delas foi a análise de componentes principais (PCA), e outra análise foi o escalonamento multidimensional (MDS), onde os dados são traduzidos em mapas aplicados à matriz de distância, gerando agrupamentos (Fisher, 1936).

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 Rendimento quântico fotossintético, dissipação de energia e pigmentos fotossintéticos.

O pH baixo diminuiu a massa fresca, assim como teor de proteínas solúveis e Clorofila *a* (Tabela 1). O pH reduzido da água do mar perturba o equilíbrio ácido-base na superfície celular e dentro das células, afetando o desempenho fotossintético das algas e o equilíbrio redox (GAO *et al.*, 2018). O aumento de CO₂ e o declínio do pH também reduziram o transporte fotossintético de elétrons e a taxa fotossintética de *Ulva linza* (Xu e Gao, 2012). A variação de pH pode afetar a atividade da redutase de nitrato em algas marinhas (Sousa, 2021) afetando diretamente o conteúdo de proteínas.

A clorofila- *a* é o principal pigmento fotossintético nas algas, e o conteúdo de clorofila- *a* também pode ser considerado como um índice de reflexão do potencial de fotossíntese das algas (Wang *et al.*, 2016; Zhou *et al.*, 2017). Além disso, os parâmetros de fluorescência da clorofila também podem refletir variações na fotossíntese sob estresse de H₂ O₂ (Zhang, Haihan *et al.* 2022).

Tabela 2: Matéria fresca, conteúdo de clorofila *a* e proteína solúvel total em *Ulva lactuca* e *Petalonia fascia* expostas a diferentes pHs. Diferentes letras maiúsculas representam diferença significativa para a mesma espécie entre os diferentes pHs. Diferentes letras minúsculas representam diferença significativa para espécies diferentes no mesmo pH (P<0.05).

Spp	pH	Matéria fresca (g)	Clorofila <i>a</i> (mg g ⁻¹ MF)	Proteína Solúvel (mg g ⁻¹ MF)
<i>Ulva lactuca</i>	8,2	5,026 ± 0,28 Aa	29,76 ± 0,28 Aa	27,80 ± 3,11 Aa
	7,5	3,89 ± 0,26 Ba	17,76 ± 0,42 Ba	23,83 ± 2,85 Aa
	6,5	3,35 ± 0,28 Ba	14,76 ± 0,35 Ca	9,99 ± 1,37 Ba
<i>Petalonia fascia</i>	8,2	5,20 ± 0,52 Aa	8,68 ± 0,50 Ab	20,11 ± 2,50 Ab
	7,5	4,03 ± 0,32 Ba	8,21 ± 0,39 Ab	16,78 ± 2,63 Bb
	6,5	2,84 ± 0,38 Cb	4,24 ± 0,41 Bb	3,48 ± 0,87 Cb

O rendimento quântico potencial de PSII (Fv/Fm) apresentou declínio conforme a acidificação do pH nas duas espécies de estudo (figura 8), ocorrendo o mesmo com Y(II).

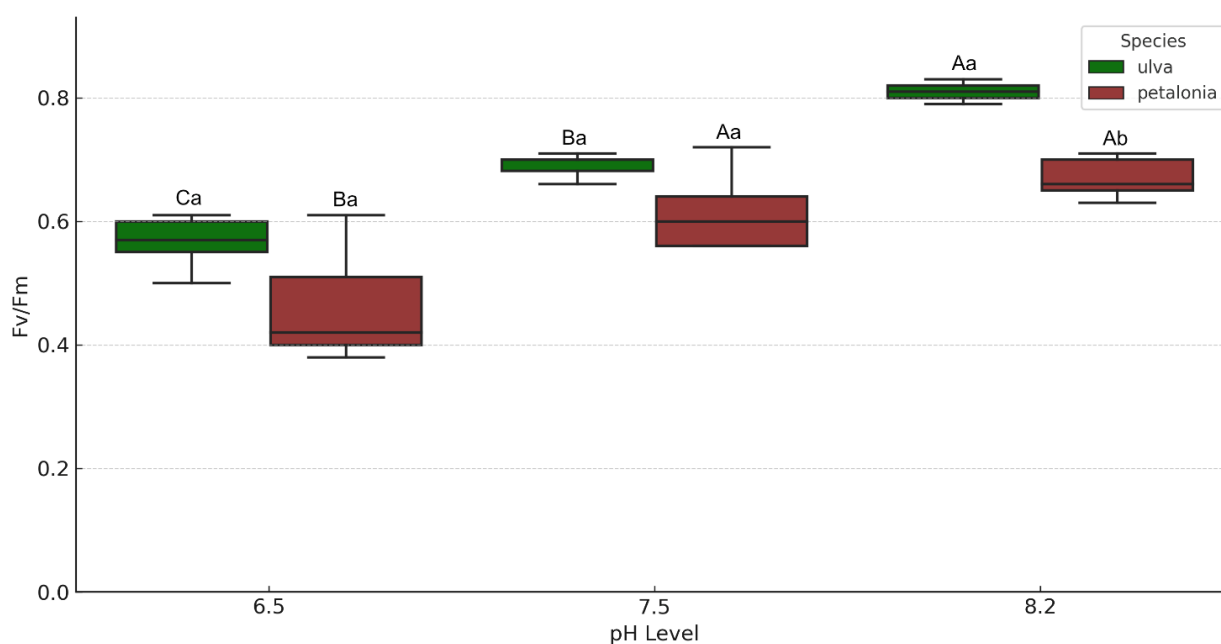


Figura 8: Rendimento quântico potencial de PSII (Fv/Fm), (Valores de média ± erro padrão) para algas da espécie *Ulva fasciata* e *Petalonia fascia* experimentalmente expostas a diferentes cenários de acidificação. Diferentes letras minúsculas representam diferença significativa para espécies diferentes no mesmo pH (P<0.05).

O YII é crucial pois possibilita a avaliação da integridade do fotossistema e do aproveitamento de energia pela planta para a realização dos processos fotoquímicos. Na figura 9, observa-se uma redução acentuada da atividade da *Ulva lactuca* em pH mais ácidos em relação a macroalga *Petalonia fascia*.

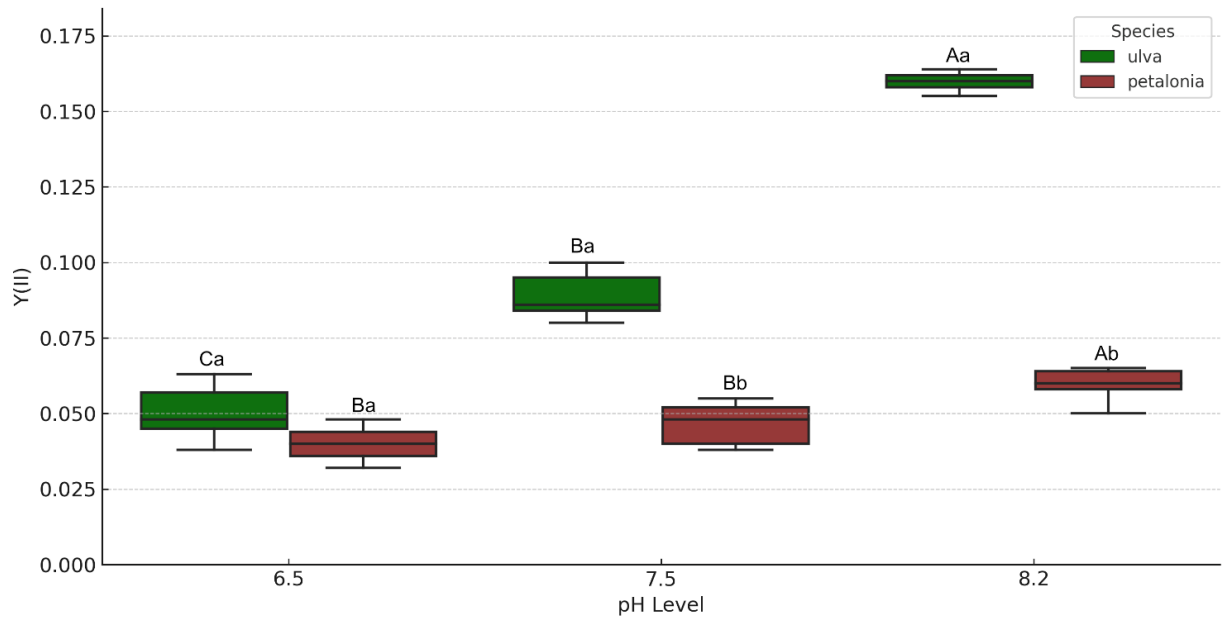


Figura 9: Eficiência quântica efetiva de PSII (YII) (Valores de média $\pm$ erro padrão) para algas da espécie *Ulva fasciata* e *Petalonia fasciata* experimentalmente expostas a diferentes cenários de acidificação. Diferentes letras minúsculas representam diferença significativa para espécies diferentes no mesmo pH ($P < 0.05$).

A extinção não fotoquímica (NPQ), um indicador da dissipação do excesso da energia nos tilacoides, aumentou em *Ulva* em pH 7,5 (Fig. 11), sugerindo que aumentar o NPQ pode ser um indicador de aclimação ao baixo pH da água do mar. As taxas fotossintetizantes de *P. fasciata* são menores que *U. lactuca*, principalmente em relação à taxa de transporte de elétrons (ETR) (Fig.10).

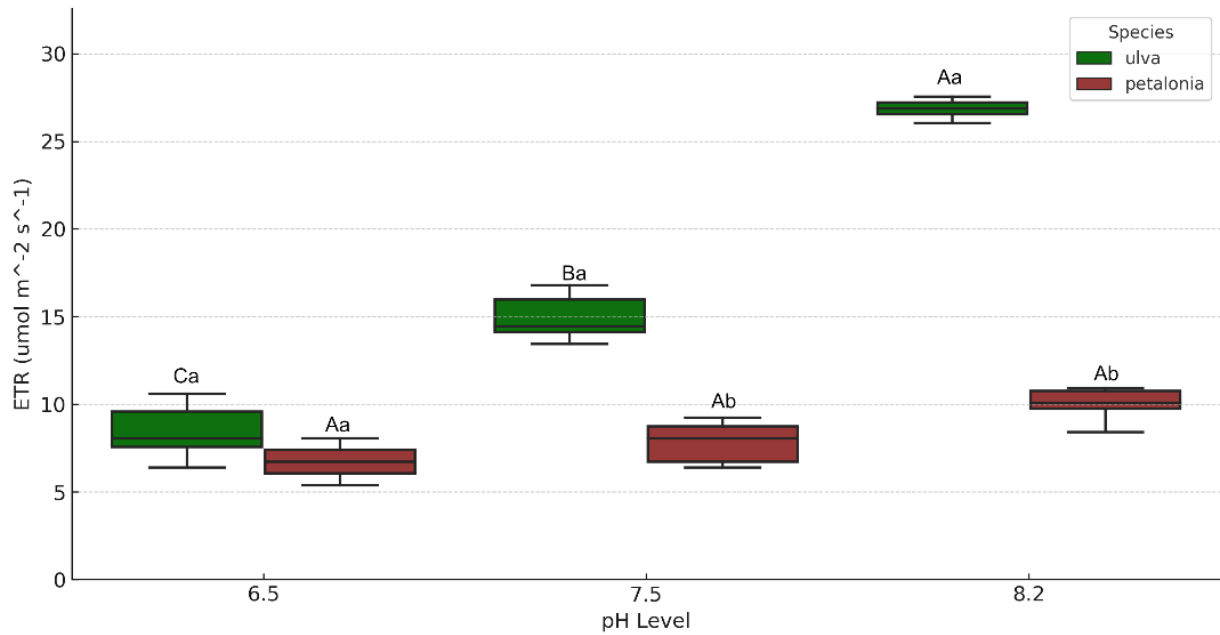


Figura 10: Taxa de transporte de elétrons (ETR), (Valores de média $\pm$ erro padrão) em espécies de *Ulva fasciata* e *Petalonia fasciata* experimentalmente expostas a diferentes cenários de acidificação. Diferentes letras minúsculas representam diferença significativa para espécies diferentes no mesmo pH ($P < 0.05$).

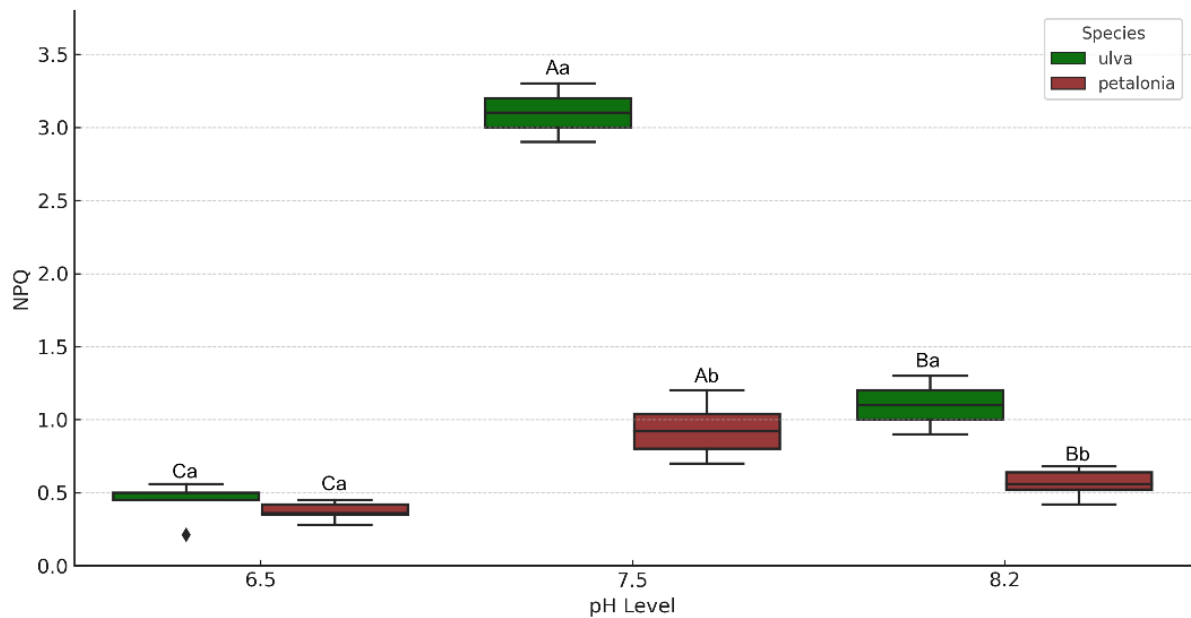


Figura 11: Extinção não fotoquímica (NPQ), (Valores de média $\pm$ erro padrão) para algas da espécie *Ulva fasciata* e *Petalonia fasciata* experimentalmente expostas a diferentes cenários de acidificação. Diferentes letras minúsculas representam diferença significativa para espécies diferentes no mesmo pH ($P < 0.05$).

O aumento do NPQ resultou em decréscimos no rendimento quântico efetivo de PSII [YII], aliviando a cadeia de transportes de elétrons fotossintéticos (Fig. 11). A relação entre rendimento quântico efetivo de produção de oxigênio com rendimento quântico de fluorescência foi demonstrada em plantas superiores e micro e macroalgas. Esta relação valida a fluorescência da clorofila como uma determinação indireta do desempenho fotossintético de *Ulva* e *Petalonia* (Longstaff *et al*, 2002).

A concentração de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS) é um indicador da quantidade de malondialdeído nas células (subproduto que leva modificações de lipídios pelo aumento de ROS. O teor de H₂O₂ foi afetado pelo baixo pH (Figura 12A), aumentando também a peroxidação lipídica (TBARS) em ambas as espécies de macroalgas (Figura 12B). O conteúdo de clorofila-*a* e os parâmetros de fluorescência da clorofila diminuíram significativamente sob concentrações de H₂O₂ em pH acidificado, o que indicou que H₂O₂ suprimiu a biossíntese de clorofila em *Ulva* e *Petalonia*, corroborando com o trabalho de Zhang *et al* (2022) com *S. obliquus*.

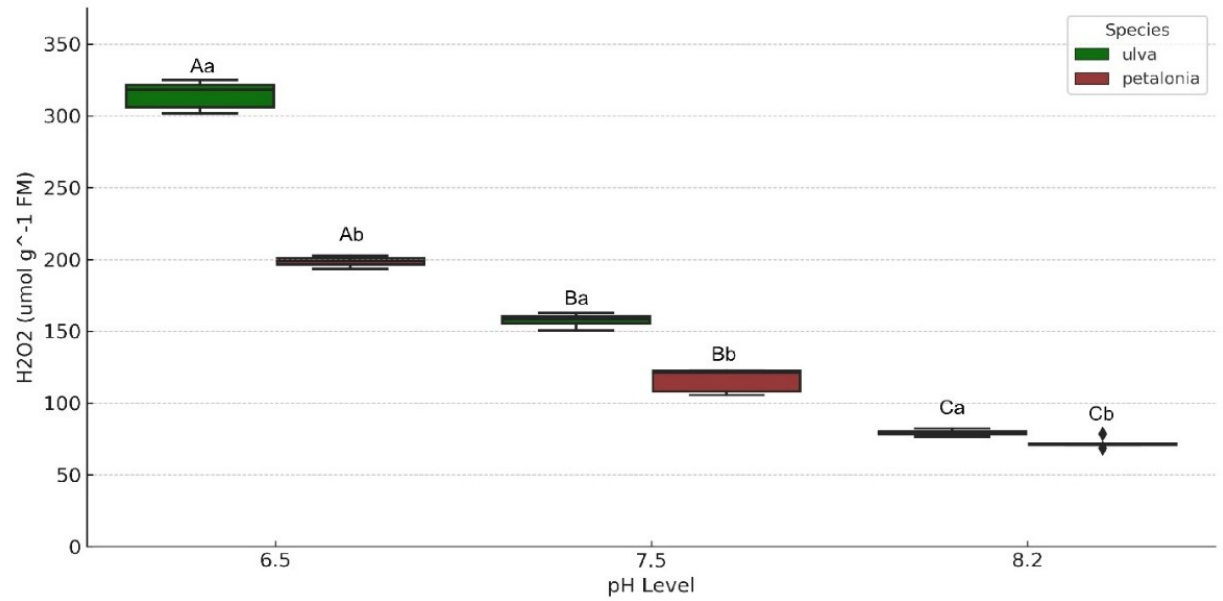
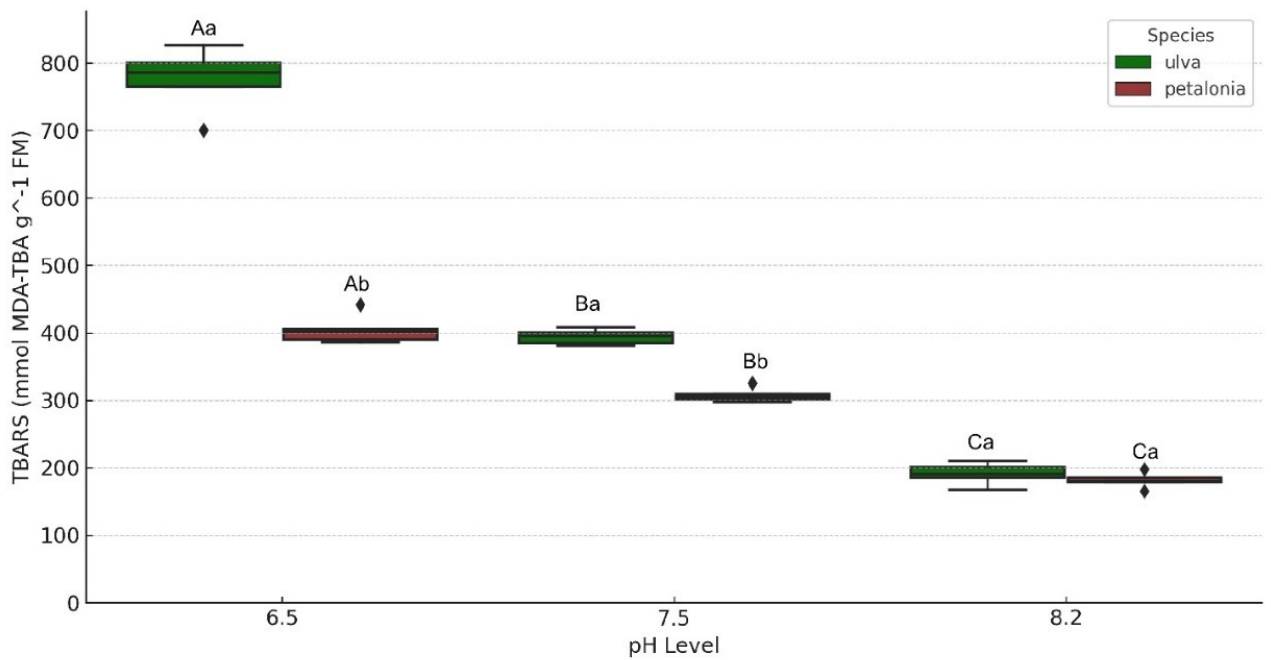
A**B**

Figura 12: Teor de peróxido de hidrogênio (A) e peroxidação lipídica (B) em *Petalonia* e *Ulva* expostas em diferentes cenários de acidificação. Dados são média e DP (n=3). Diferentes letras minúsculas representam diferença significativa para espécies diferentes no mesmo pH (P<0.05).

Os sistemas de defesa para a antioxidante da célula de algas podem limpar ROS para sobreviver sob estresse oxidativo, promovendo a geração de enzimas antioxidantes como SOD e CAT (Zhang *et al.*, 2022)

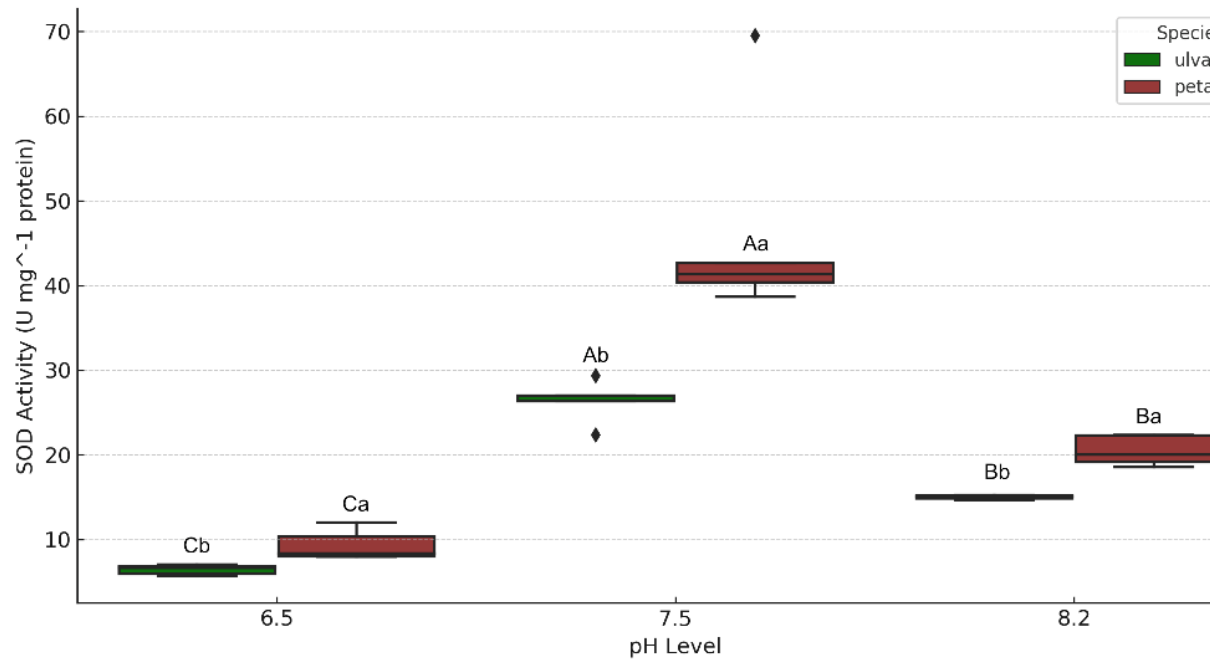
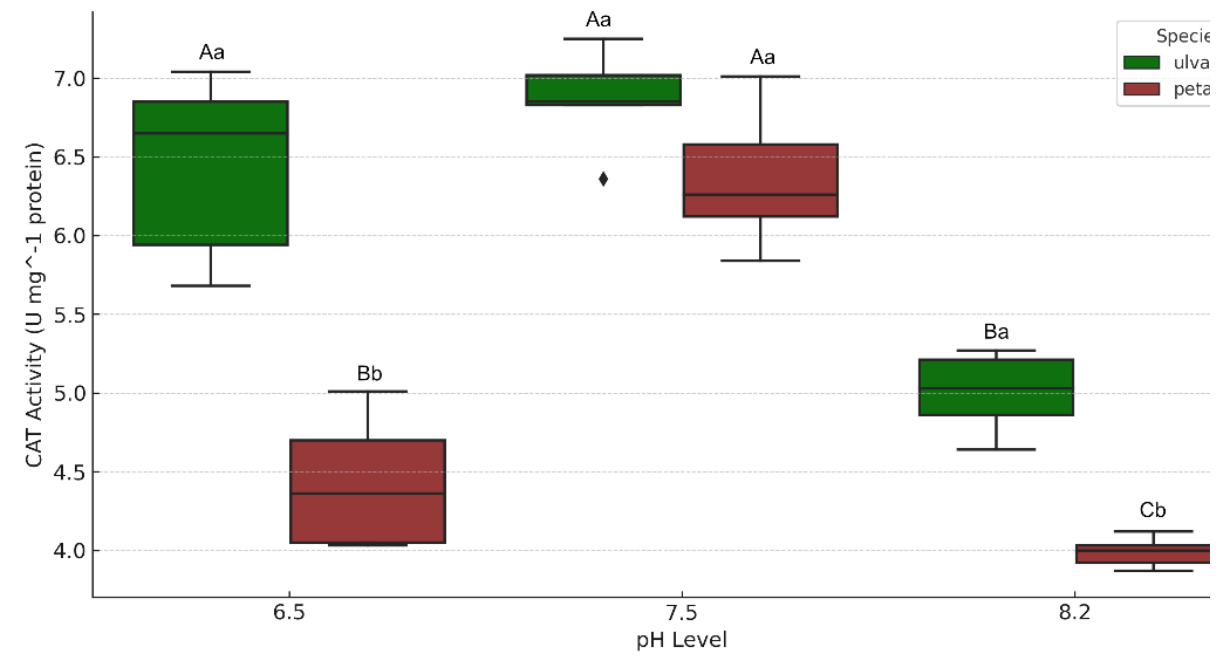
A enzima Superóxido dismutase (SOD) figura 13A, que atua na primeira linha de defesa contra a ROS dismutando o superóxido (O_2^-) a peróxido de hidrogênio (H_2O_2) (Alscher *et al.*, 2002), apresentou um aumento em pH 7,5 e diminuiu em pH mais ácido (6,5) em relação ao controle (8,2) em ambas as espécies. A atividade das enzimas ascorbato peroxidase (figura 14C) nas macroalgas seguiu a mesma tendência de redução observada para a enzima SOD. A APX desempenha papel chave no ciclo ascorbato-glutationa e na eliminação de H_2O_2 nos cloroplastos e citossol, sendo que, mudanças na atividade dessa enzima estão estritamente correlacionadas com a tolerância das plantas ao estresse oxidativo (Lee *et al.*, 2001; Sudhakar *et al.*, 2001). E a GR age de forma indireta no combate às ROS através do ciclo de Halliwell-asada, regenerando a glutathione reduzida (GSH) a partir de sua forma oxidada (Rolão, 2010) desempenhando um papel importante na defesa contra o estresse oxidativo, pois mantém o equilíbrio entre os níveis de GSSG e GSH na célula.

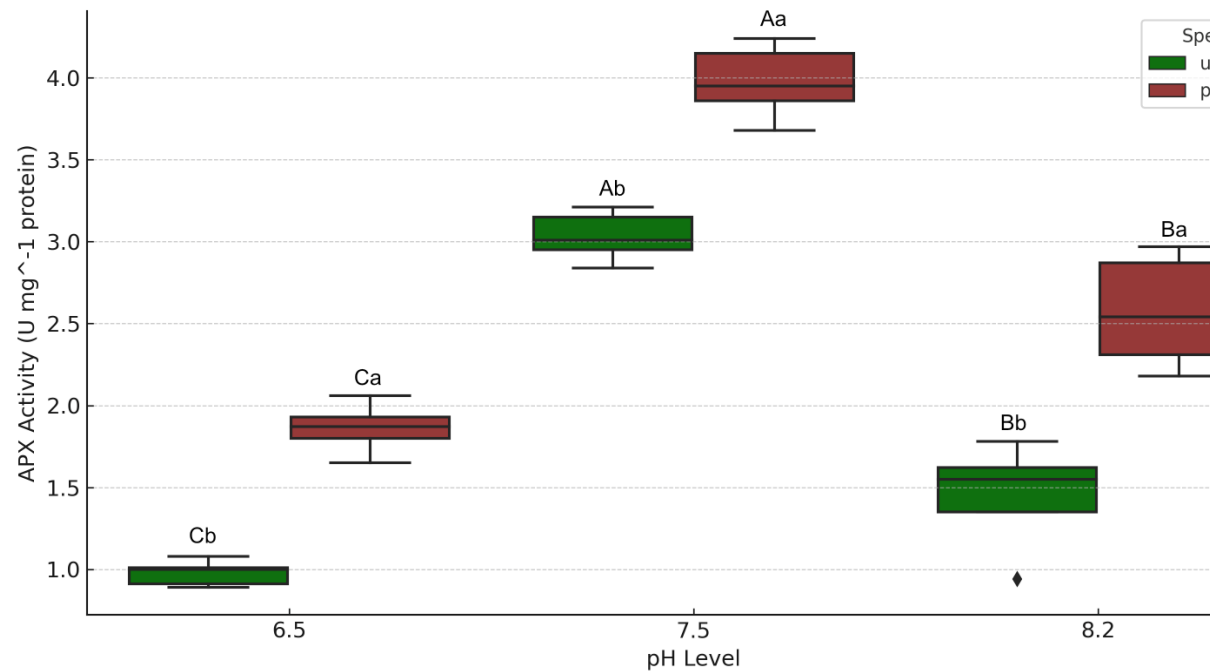
O sistema de defesa enzimático inclui as enzimas Superóxido Dismutase (SOD) e Catalase (CAT). Essas enzimas agem por meio de mecanismos de prevenção, impedindo e/ou controlando a formação de radicais livres e espécies não-radicais, envolvidos com a iniciação das reações em cadeia que culminam com propagação e amplificação do processo e, consequentemente, com a ocorrência de danos oxidativo (Schneider, 2004).

Os principais sistemas antioxidantes enzimáticos atuam na remoção de H_2O_2 , sendo eles a catalase (CAT) e peroxidase do ascorbato (APX). A redução na atividade de algumas enzimas, como a Catalase, indica que, em algumas plantas mantidas sob condições de estresse, o H_2O_2 produzido pode ser mais consumido em processos oxidativos, como na peroxidação de lipídios, do que eliminado do metabolismo pela ação de enzimas antioxidantes (Cakmak; Horst, 1991).

Ulva e *Petalonia* induziram atividades de CAT e SOD em resposta ao pH 7,5 o que pode ser responsável por manter o teor de H_2O_2 e TBARS em pH baixo corroborando com Sousa, 2021 ao testar em pH 7,4. Contudo em pH mais ácido 6,5 a macroalga *Petalonia* não foi capaz de manter baixo nível de ROS. A CAT é muito eficiente na remoção de H_2O_2 , no entanto essa enzima é inibida por altos níveis de H_2O_2 (Barbosa *et al.*, 2010).

A superóxido dismutase (SOD) é uma enzima de suma importância cuja atividade pode afetar a concentração celular de O_2 e H_2O_2 , fazendo parte do primeiro ajuste de tolerância das macroalgas ao estresse oxidativo, porém o H_2O_2 , produto da ação dessa enzima é também uma ROS e seu acúmulo é tão prejudicial quanto ao do superóxido (Rolão, 2010).

A**B****C**



D

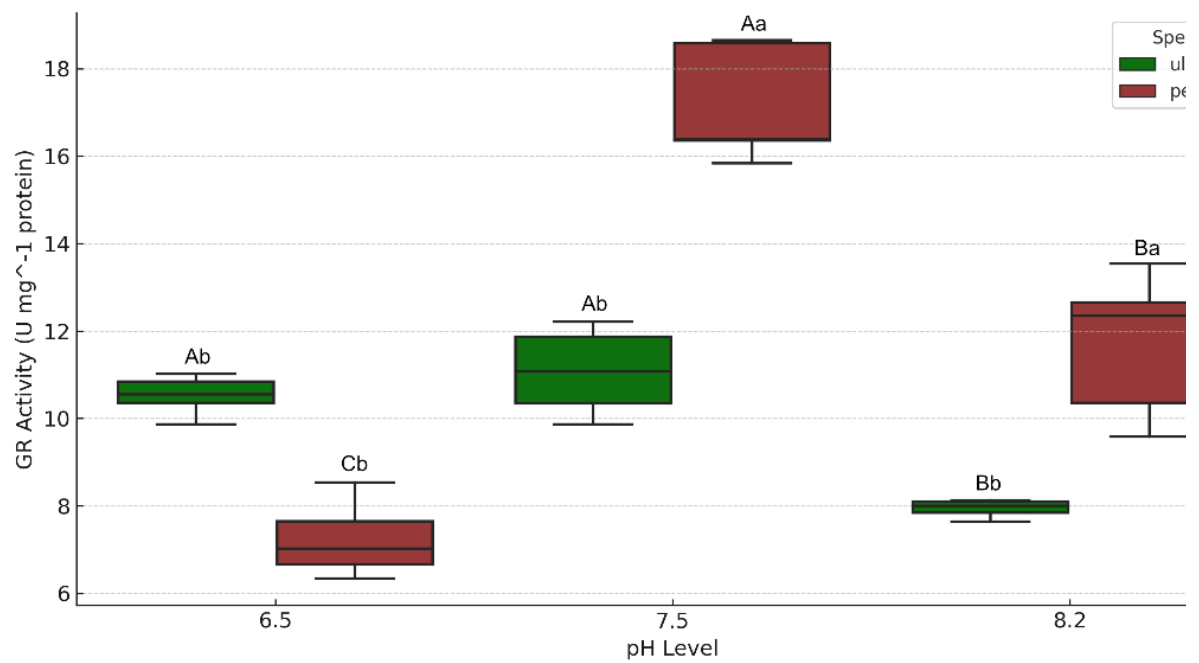


Figura 13: Superóxido dismutase SOD (A), catalase CAT (B), peroxidase do ascorbato APX (C) e glutationa reduzida GR (D) em *Petalonia* e *Ulva* expostas em diferentes cenários de acidificação. Dados são média e DP (n=3). Diferentes letras minúsculas representam diferença significativa para espécies diferentes no mesmo pH (P<0.05).

A análise de componentes principais (PCA) das propriedades bioquímicas e fisiológicas das macroalgas é demonstrada na Figura 14. Houve uma variância acumulada de 69,1% entre eles com PC1 ilustrando 32,2% e PC2 ilustrando 36,9%. O NMDS é uma análise para avaliar a dissimilaridade da composição de espécies. No presente estudo verificou-se que não há similaridade entre *Petalonia sp* e *Ulva sp* e entre os diferentes pH analisados.

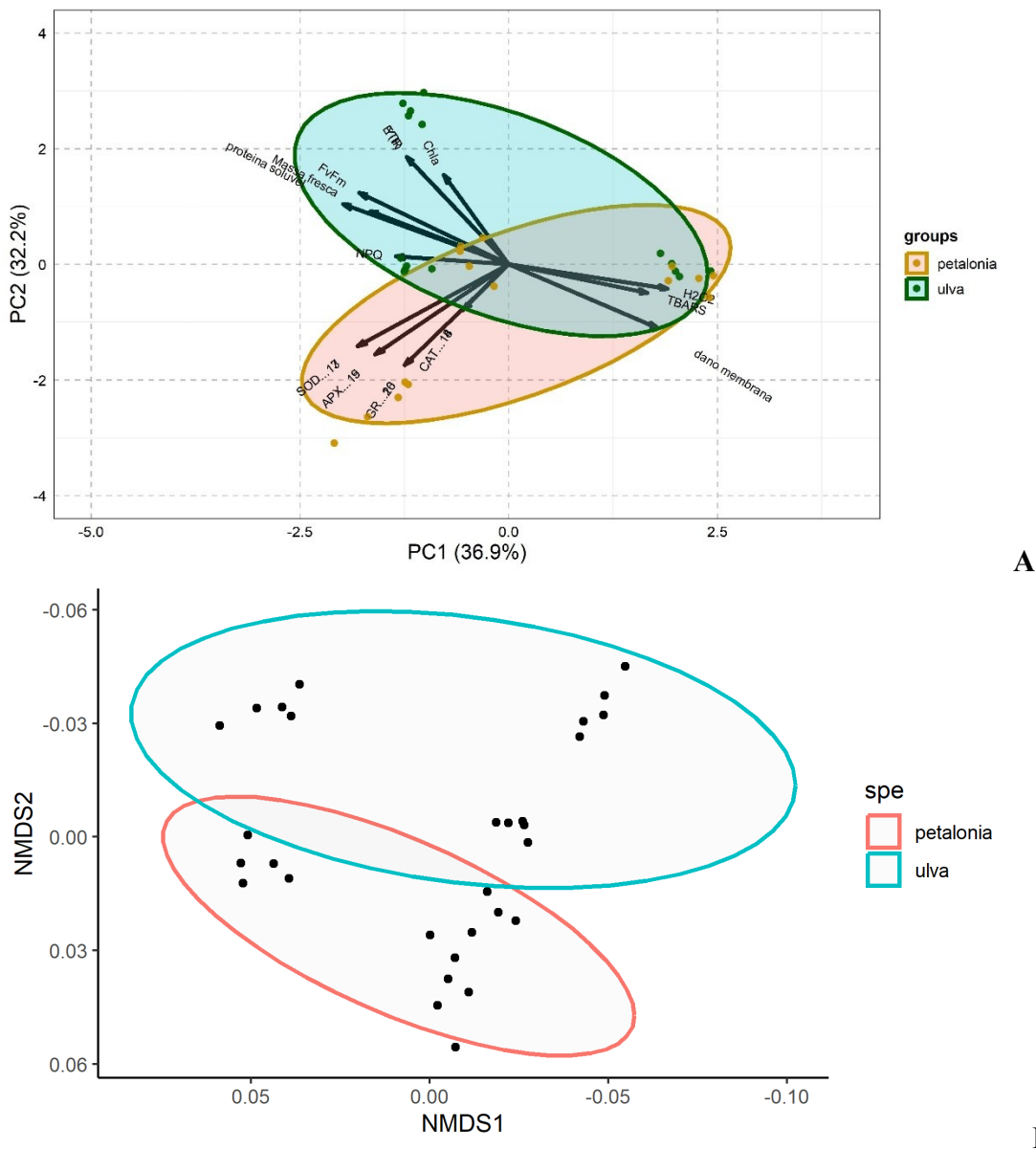


Figura 14: Diagramas de ordenação de PCA (A) Os dois primeiros componentes explicaram 32,2% e 36,9% das variâncias, respectivamente. As setas indicam a força da influência da característica. As diferentes intensidades de cor e comprimentos das setas denotam a contribuição das características para os dois primeiros componentes do PCA. As setas escuras e mais longas indicam maior contribuição, enquanto as setas mais curtas indicam menor contribuição das variáveis. Análise de escala multidimensional não métrica (NMDS) - (B) descrevendo a variação de pH (8,2; 7,5; 6,5) para *Ulva* e *Petalonia*.

Sousa *et al* (2021) não relataram estresse oxidativo em *U. lactuca* quando expostas à condição acidificada, porém apresentaram estresse oxidativo quando exposta ao poluente irgarol em condição acidificada. Vinuganesh *et al* (2022) relatam que *U. compressa* se beneficiará da acidificação oceânica, melhorando sua produtividade devido a capacidade de adaptação/aclimatação. No entanto, mais pesquisas são necessárias para determinar se outras espécies de macroalgas responderão às flutuações de pH previstas para o futuro semelhante a *U. lactuca* e *P. fascia*, ou se esta é uma resposta específica das espécies.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nossos dados indicam que em relação aos testes das duas espécies em diferentes pH a macroalga *Ulva lactuca* é a mais adaptável, obtendo um melhor trabalho fotossintético em pH 7,5. A *Petalonia fascia* na presença de maior acidez produz menos fotossíntese em relação a *Ulva* que é mais sensível em mudanças de pH.

Em pH 6,5 ambas as espécies não conseguem ativar mecanismos de fotoproteção (NPQ).

Em relação aos antioxidantes, a CAT apresentou melhores resultados na macroalga *Ulva lactuca* e a APX na *Petalonia fascia*.

Desta forma, este trabalho fornece informações que podem informar abordagens para aumentar a tolerância ao estresse em *Ulva sp* e *Petalonia sp*.

Para obtenção de maiores informações sobre as respostas das algas às condições previstas de mudanças climáticas, é necessário que no futuro experimentos multifatoriais com diversos estressores sejam conduzidos com duração estendida. Contudo, é importante ainda que trabalhos que avaliem os mecanismos bioquímicos, como pigmentos acessórios, e fisiológicos das macroalgas frente a eventos extremos sejam realizados, agregando dados capazes de auxiliar no melhor entendimento das respostas desses organismos frente as mudanças climáticas.

REFERÊNCIAS

- ALSCHER, R. (2022). Heath, Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants, *Journal of Experimental Botany*, Volume 53, Issue 372, 15 May 2002, Pages 1331–1341.
- BARBOSA, K. B. F., COSTA, N. M. B., ALFENAS, R. DE C. G., DE PAULA, S. O., MINIM, V. P. R., & BRESSAN, J.. (2010). Estresse oxidativo: conceito, implicações e fatores modulatórios. *Revista De Nutrição*, 23(4), 629–643.
- BARBOSA, F. K.; COSTA, N. M.; ALFENAS, R. CG.; DE PAULA, S. O.; MINIM, V. R.; BRESSAN, J. Oxidative stress: concept, implications and modulating factors. *Revista de Nutrição* vol. 23issue 4 (2010)pp: 629-643 Published by Pontificia Universidade Católica de Campina
- BARBOZA, L. Avaliação dos efeitos da acidificação oceânica na fotossíntese de *Ulva fasciata*. 2023.
- CARMAK, I.; HORST, W. J. Effect of Al lipid peroxidation, superoxide dismutase, catalase and peroxidase activities in root tips of soybean (*Glicine max L.*). *Physiologia Plantarum*, Copenhagen, v. 834, p. 463-468, 1991.
- CHURCH, John A.; WHITE, Neil J. A 20th century acceleration in global sea-level rise. **Geophysical research letters**, v. 33, n. 1, 2006.
- FISCHETTI, Mark. STORM OF THE CENTURY* EVERY TWO YEARS. **Scientific American**, v. 308, n. 6, p. 58-67, 2013.
- FOYER; NOCTOR. (2011).“Ascorbate and glutathione: the heart of the redox hub.” *Plant physiology* vol. 155,. 2-18.
- GAO, G. *et al.* (2018). Global warming interacts with ocean acidification to alter PSII function and protection in the diatom *Thalassiosira weissflogii*. *Environmental and Experimental Botany*, v. 147, p. 95-103.
- GRIFFITH, O.W. Determination of glutathione and glutathione disulfide using glutathione reductase and 2-vinylpyridine. *Analytical Biochemistry*, v.106, p.207-212, 1980.
- IPCC, 2014. Part A: Global and Sectoral Aspects. (Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change). *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability.*, p. 1132
- KANG *et al*, (2021). Evaluating bloom potential of the green-tide forming alga *Ulva ohnoi* under ocean acidification and warming, *Science of The Total Environment*, Volume 769, 2021, 144443, ISSN 0048-9697.

KRAMER, D. M., JOHNSON, G., KIIRATS, O., & EDWARDS, G. E. (2004). New fluorescence parameters for the determination of QA redox state and excitation energy fluxes. *Photosynthesis research*, 79, 209-218.

LEE, H.-Y.; HONG, Y.-N.; CHOW, W. S. Photoinactivation of photosystem II complexes and photoprotection by non-functional neighbours in *Capsicum annuum* L. leaves. *Planta*, v. 212, p. 332-342, 2001.

LI Z, XIAO L, SUN X, LUO C, LI R, ZHANG W, WANG Z, XIAO H, SHU W. An ESIPT-based ratiometric fluorescent probe for detecting H₂O₂ in water environment and biosystems. *Sci Total Environ*. 2023 Apr 1;867:161609. Epub 2023 Jan 13. PMID: 36642271; PMCID: PMC9837204.

MARINHO-SORIANO; (2021) MACROALGAS MARINHAS: BIOLOGIA, ECOLOGIA E IMPORTÂNCIA ECONÔMICA. CIÊNCIAS DO MAR: dos oceanos do mundo ao Nordeste do Brasil Editora: Via Design Publicações.

MAXWELL, K., JOHNSON, G.N.: Chlorophyll fluorescence — a practical guide. — *J. Exp. Bot.* 51: 659–668, 2000.

MHAMDI, Amna; NOCTOR, Graham; BAKER, Alison. Plant catalases: peroxisomal redox guardians. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, v. 525, n. 2, p. 181-194, 2012.

MURATA, N., *et al.* (2007). “Photoinhibition of photosystem II under environmental stress.” *Biochimica et biophysica acta* vol. 1767,6: 414-21.

NETO, M. *et al.* Understanding photosynthesis in a spatial–temporal multiscale: The need for a systemic view. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, v. 33, n. 2, p. 113-124, 2021.

NETO, M. *et al.* Dissipation of excess photosynthetic energy contributes to salinity tolerance: a comparative study of salt-tolerant *Ricinus communis* and salt-sensitive *Jatropha curcas*. *Journal of plant physiology*, v. 171, n. 1, p. 23-30, 2014.

RIEBESELL, U *et al.* “Enhanced biological carbon consumption in a high CO₂ ocean.” *Nature* vol. 450,7169 (2007): 545-8.

ROLÃO, M. Resposta antioxidativa de cafeeiros (*Coffea arabica*) exposto ao metal pesado cádmio. Piracicaba, 2010.

SOUSA, G. T.; NETO, M. C. L.; CHOUERI, R. B.; CASTRO, I. B. Photoprotection and antioxidative metabolism in *Ulva lactuca* exposed to coastal oceanic acidification scenarios in the presence of Irgarol. *Aquatic Toxicology* 230, 105717, 2021

SUÁREZ-ÁLVAREZ, S., GÓMEZ-PINCHETTI, J. L., & GARCÍA-REINA, G. (2012). Effects of increased CO₂ levels on growth, photosynthesis, ammonium uptake and cell composition in the macroalga *Hypnea spinella* (Gigartinales, Rhodophyta). *Journal of applied phycology*, 24, 815-823.

SUDHAKAR R, GOWDA N AND VENU G. 2001. Mitotic abnormalities induced by silk dyeing industry effluents in the cells of *Allium cepa*. Cytologia 66: 235-239.

VINUGANESH, A. *et al.* (2022). Influence of seawater acidification on biochemical composition and oxidative status of green algae *Ulva compressa*. Science of the Total Environment, v. 806, p. 150445

ZHANG, Haihan *et al.* Effects of hydrogen peroxide on *Scenedesmus obliquus*: Cell growth, antioxidant enzyme activity and intracellular protein fingerprinting. Chemosphere, v. 287, p. 132185, 2022.

ZHOU, Tingru *et al.* Supressão da cianobactéria de floração aquática *Microcystis aeruginosa* por algicida peróxido de hidrogênio maximizada por meio de morte celular programada. Journal of dangerous materials , v. 393, p. 122394, 2020.

WANG, Kaiying *et al.* Effects of acidification during storage on emissions of methane, ammonia, and hydrogen sulfide from digested pig slurry. Biosystems Engineering, v. 122, p.2

WANG, Chao *et al.* *Effects of iron on growth, antioxidant enzyme activity, bound extracellular polymeric substances and microcystin production of Microcystis aeruginosa* FACHB-905. Ecotoxicology and environmental safety, v. 132, p. 231-239, 2016.