
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA VEGETAL)**

**CARACTERÍSTICAS FOTOSSINTÉTICAS DE PRODUTORES PRIMÁRIOS DE
AMBIENTES LÓTICOS**

THAÍS ANTUNES RIOLFI

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal)

Fevereiro - 2013

Características fotossintéticas de produtores primários de ambientes lóticos

THAÍS ANTUNES RIOLFI

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do “Campus” de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do grau de Mestre em Ciências biológicas (Área Biologia Vegetal)

Orientador:

Prof. Dr. Ciro Cesar Zanini Branco

Co-Orientador:

Prof. Dr. Orlando Necchi Júnior

- Rio Claro -

Estado de São Paulo

2013

581.5 Riolfi, Thais Antunes
R585c Características fotossintéticas de produtores primários de ambientes lóticos / Thais Antunes Riolfi. - Rio Claro : [s.n.], 2013

54 f. : il., figs., gráfs., tabs.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Rio Claro

Orientador: Ciro Cesar Zanini Branco

Co-Orientador: Orlando Necchi Júnior

1. Ecologia vegetal. 2. Ecofisiologia de produtores lóticos. 3. Fotossíntese. 4. Fluorescência. 5. Macroalgas. 6. Briófitas. 7. Riachos. I. Título.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

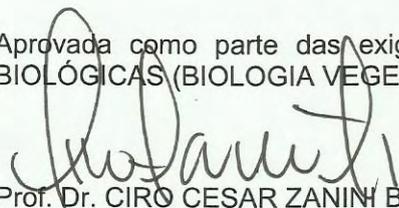
TÍTULO: Características fotossintéticas de produtores primários de ambientes lóticos

AUTORA: THAIS ANTUNES RIOLFI

ORIENTADOR: Prof. Dr. CIRO CESAR ZANINI BRANCO

CO-ORIENTADOR: Prof. Dr. ORLANDO NECCHI JUNIOR

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de MESTRE EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGIA VEGETAL) , pela Comissão Examinadora:



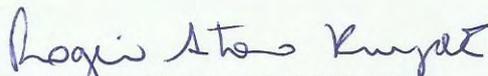
Prof. Dr. CIRO CESAR ZANINI BRANCO

Departamento de Ciências Biológicas / Faculdade de Ciências e Letras de Assis/UNESP



Profa. Dra. ROSANA MARTA KOLB

Departamento de Ciências Biológicas / Faculdade de Ciências e Letras de Assis/UNESP



Prof. Dr. ROGERIO ANTONIO KRUPEK

Faculdade Estadual de Filosofia, Ciências e Letras de União da Vitória/Universidade Estadual do Paraná

Data da realização: 25 de fevereiro de 2013.

AGRADECIMENTOS

À Deus, por estar sempre ao meu lado me abençoando.

Ao prof. Dr. Ciro Cesar Zanini Branco, pela orientação, confiança e amizade. Agradeço por todos os ensinamentos e os bons anos de convivência, sempre com um sorriso no rosto, palavras de incentivo e seu jeito gente boa de ser.

Ao prof. Dr. Orlando Necchi Júnior, pela co-orientação, sempre pronto, mesmo de longe, para ajudar. Agradeço por todos os ensinamentos e pela paciência que teve durante esses dois anos.

A minha família, por estar sempre ao meu lado, mesmo que muitas vezes não fisicamente, por conta da distância. Agradeço principalmente meus pais, avós, irmãos e minha Bô. Vocês são e sempre serão meus maiores exemplos e meu maior orgulho.

Ao meu noivo, Cleto Kaveski Peres, simplesmente por ser uma das pessoas mais importantes da minha vida. Agradeço por estar ao meu lado todos os dias, por se dedicar a mim e ao nosso relacionamento, por ser o meu porto seguro. Agradeço todos os dias por você ter entrado em minha vida e por saber que teremos uma vida inteira só de coisas boas pela frente.

Aos meus amigos, quase irmãos, Bruno Crulhas (Jonh) e Aurélio Tonetto (Léli) por todos esses anos de amizade, por toda ajuda durante a execução do trabalho (coletas e mais coletas) e por todas as lembranças que terei desses anos que vocês foram fundamentais.

Ao pessoal do Labia (Laboratório de Biologia Aquática), por transformar o local de trabalho num lugar muito mais interessante. Agradeço pelos momentos de estudo e também pelos momentos de distração, pelos almoços no R.U., pelos tererês, por ajuda nas coletas, enfim, por serem pessoas tão especiais.

As minhas irmãs de coração, Thais Shinya, Mariana Albano e Kassandra Sussi, minhas companheiras em Assis. Agradeço de coração por ter tido a chance de conhecer vocês e de ter compartilhado bons anos de muita risada, diversão e amizade verdadeira.

Ao pessoal do LaBI II (Laboratório de Biologia Industrial II) pela ajuda nas autoclavadas das águas dos experimentos.

Aos amigos que fiz durante esse período do mestrado, pessoal do Instituto de Botânica, em São Paulo, e da minha “turma” de mestrado, de Rio Claro. Vocês fizeram com que as disciplinas, além de produtivas, ficassem muito mais divertidas.

A CNPq, pela bolsa concedida.

SUMÁRIO

Resumo.....	iii
Abstract.....	iv
1) Introdução.....	1
2) Material e Métodos.....	4
2.1 Coleta e preparação do material.....	4
2.1.1 Comunidade perifítica.....	4
2.1.2 Demais produtores.....	4
2.2 Medidas da Fluorescência da Clorofila.....	5
2.3 Medidas da evolução do oxigênio dissolvido.....	6
2.4 Cálculo do Peso Seco.....	7
2.5 Análise dos dados.....	8
3) Resultados.....	8
3.1 Performance fotossintética com base na fluorescência da clorofila.....	8
3.2 Performance fotossintética com base na evolução do oxigênio dissolvido.....	9
4) Discussão.....	10
Referências Bibliográficas.....	16
Apêndice: Figuras.....	25
Apêndice: Tabelas.....	46

RESUMO

As características fotossintéticas em relação à irradiância de produtores primários de riachos (comunidade perifítica, macroalgas, briófitas e angiospermas) foram analisadas através das técnicas de evolução do oxigênio dissolvido e fluorescência da clorofila. A partir dessas técnicas foram construídas curvas F-I (fotossíntese-irradiância) e seus parâmetros foram analisados. Altos valores de I_k (saturação) e baixos de α (eficiência fotossintética) e β (fotoinibição) sugeriram que espécies de Chlorophyta e a comunidade perifítica se mostraram como organismos de sol, enquanto que Rhodophyta, Xanthophyta, briófitas e as angiospermas se comportaram como organismos de sombra, o que foi refletido por baixos valores de I_k e moderados a altos de α e β . Cyanobacteria, por sua vez, apresentou comportamento intermediário em termos de adaptação luminosa. O parâmetro $\Delta F/F_m'$ mostrou que apenas Cyanobacteria e comunidade perifítica estavam aclimatadas às condições luminosas do local onde foram coletadas. Baixos valores do parâmetro de compensação (I_c) foram encontrados para todas as espécies indicando que elas conseguem manter um metabolismo autotrófico mesmo em irradiâncias muito baixas. Os valores de F_{max} (fotossíntese máxima) mostraram que Chlorophyta apresentou maior potencial para serem considerados melhores produtores em ambientes lóticos, porém *L. majuscula* e *S. arcangeli* apresentaram os maiores valores de F/R (fotossíntese/respiração no escuro). Isso, associado ao fato de que essas algas podem acumular uma grande biomassa em riachos, sugere que as cianobactérias podem ser consideradas como sendo potencialmente melhores produtoras nesses ambientes.

Palavras chave: fotossíntese, fluorescência, macroalgas, briófitas, riachos.

ABSTRACT

Photosynthetic characteristics in response to irradiance of stream primary producers (periphyton, macroalgae, bryophytes and angiosperms) were analyzed by oxygen evolution and chlorophyll fluorescence techniques. From these techniques P-I (photosynthesis-irradiance) curves were constructed and their parameters analyzed. High values of I_k (saturation), low of α (photosynthetic efficiency) and β (photoinhibition) suggested that Chlorophyta and periphyton were sun adapted, while Rhodophyta, Xantophyta, bryophytes and angiosperms were shade adapted, reflected by low I_k and moderate to high α and β . Cyanobacteria, on the other hand, were intermediate groups in terms of light adaptations. $\Delta F/F_m'$ parameter revealed that only Cyanobacteria and periphyton were acclimated to light conditions where they were collected. Low values of compensation parameter (I_c) were found in all species which indicate that they can keep an autotrophic metabolism even under very low irradiances. P_{max} values (maximum photosynthesis) showed that Chlorophyta presented greater potential to be considered best producer in lotic environments, but *Lyngbya majuscula* and *Scytonema arcangeli* presented the higher values of P/R (photosynthesis/dark respiration). This, associated to the fact these algae can accumulate large biomass suggest that blue-green algae can be regarded as being potential best producers in that environment.

Key words: photosynthesis, fluorescence, macroalgae, bryophytes, streams.

1. INTRODUÇÃO

Os ambientes lóticos apresentam características peculiares que garantem a existência de diversos tipos de habitats para os organismos aquáticos que ali vivem (Allan & Castillo 2007). Nestes ambientes a energia que sustenta os consumidores e decompositores é oriunda de fontes alóctones e autóctones (Allan & Castillo 2007). A fonte alóctone, que é a principal fonte de energia nos ambientes lóticos de pequeno porte provém do escoamento de toda a bacia hidrográfica sendo representada principalmente por material vegetal oriundo da vegetação ripária. Por sua vez, a fonte autóctone, que sustenta principalmente os ambientes lóticos da zona intermediária das bacias hidrográficas (Vannote *et al.* 1980), é originada de organismos fotossintetizantes que crescem no próprio ambiente, os chamados produtores primários (Bott 2007). Os produtores primários são organismos fotossintéticos que convertem energia solar em energia química reduzida, sendo que em ambientes lóticos, incluem as algas, cianobactérias, briófitas e plantas vasculares (Allan & Castillo 2007).

Nos ambientes lóticos, os organismos tipicamente planctônicos em geral são escassos devido à grande movimentação da água a qual dificulta a sua ocorrência, exceto em rios de grande porte com baixa velocidade da correnteza (Reynolds *et al.* 1991). Neste contexto, os produtores primários bentônicos adquiriram uma tolerância funcional ainda maior nos rios e riachos, em especial naqueles de pequenas ordens, uma vez que passaram a responder pela maior parte da energia produzida nestes ecossistemas.

O componente ficológico bentônico da comunidade de produtores, entre os quais se encontram as microalgas e macroalgas, tem sido amplamente descrito como um dos principais elementos de sustentação da teia trófica nestes ambientes (Lamberti 1996). O componente microscópico das algas bentônicas representa o principal componente biológico da chamada comunidade perifítica, ou perifíton. A definição mais aceita para designar essa comunidade foi proposta por Robert Wetzel (1983) e é hoje amplamente utilizada pela comunidade científica. Assim, segundo Wetzel (1983), perifíton é uma complexa comunidade de microrganismos (algas, bactérias, fungos e animais), detritos orgânicos e inorgânicos aderidos a substratos inorgânicos ou orgânicos vivos ou mortos. Nesse sentido, a porção biótica da comunidade perifítica é formada tanto por componentes autotróficos (algas) quanto heterotróficos (fungos e bactérias) aderidos e estruturados em um substrato qualquer. A porção algal do perifíton é frequentemente dominada por diatomáceas (Bacillariophyceae), algas verdes (Chlorophyta) e cianobactérias (Cyanobacteria) (Lowe 1996). O componente macroscópico das algas bentônicas de ambientes lóticos é composto por organismos que apresentam um talo formado por uma estrutura discreta reconhecível a

olho nu que, no entanto, necessita ser analisado no microscópio para correta identificação específica [“macroalgas” como proposto por Sheath & Cole (1992)]. Ainda segundo Sheath & Cole (1992), as macroalgas são representadas principalmente pelas divisões Chlorophyta, Cyanobacteria, Rhodophyta e Heterokontophyta.

O componente ficológico dos produtores primários, tanto micro quanto macroscópicos, tem despertado muito interesse em estudos ecológicos envolvendo ambientes lóticos, uma vez que têm sido reconhecidos como importantes na produção primária desses ecossistemas (Necchi *et al.* 1994, Hill *et al.* 2001, Branco & Pereira 2002, Lowe & LaLiberte 2006).

Ainda considerando os produtores bentônicos, as briófitas, juntamente com as angiospermas também são encontradas como formadores da comunidade autotrófica podendo até serem dominantes em determinados ambientes lóticos. Alguns estudos sugerem que musgos e hepáticas podem contribuir significativamente para o metabolismo do sistema promovendo a ciclagem de nutrientes e interações na teia trófica, além de serem os autótrofos dominantes em muitos riachos de baixa-ordem com substratos estáveis (Arscott *et al.* 1998). As angiospermas apresentam elevadas taxas de produção primária, principalmente em ambientes lóticos rasos e com baixas turbulências (Wetzel 1993, Esteves 1998). As angiospermas aquáticas podem ser classificadas em cinco grupos ecológicos: emergentes, com folhas flutuantes, flutuantes, submersas fixas e submersas livres (Esteves 1998). A produtividade das espécies destes diferentes grupos ecológicos apresenta grande variação interespecífica, sendo as espécies emersas e flutuantes as mais produtivas, principalmente quando comparados a espécies submersas e com folhas flutuantes (Barko & Smart 1983).

De modo geral, a biota de ambientes lóticos está sujeita à interferência das flutuações espaço-temporais de inúmeras variáveis físicas e químicas (Lake 2000, Allan & Castillo 2007), de forma que o desenvolvimento e a manutenção destes organismos são limitados pelas suas adaptações para viver em um ambiente completamente instável (Giller & Malmqvist 1998, Allan & Castillo 2007). Nesta perspectiva, muitas variáveis são consideradas importantes para a determinação dos padrões de distribuição dos organismos de rios e riachos (Gordon *et al.* 1992, Giller & Malmqvist 1998, Allan & Castillo 2007) e a compreensão das relações entre elas se torna imprescindível em estudos que tratem dos aspectos ecológicos destes ambientes.

As variáveis ambientais consideradas mais influentes em estudos ecológicos envolvendo produtores primários bentônicos são: temperatura da água, pH, turbidez, oxigênio dissolvido, condutividade específica, profundidade, velocidade da correnteza, tipo

de substrato, disponibilidade de luz, nutrientes dissolvidos e outros parâmetros estruturais, como desnível e tipo de solo na bacia (Frissell *et al.* 1986, Giller & Malmqvist 1998, Allan & Castillo 2007). Dentre essas variáveis, as diferentes condições de suprimento de luz são consideradas muito importantes para a seleção, estabelecimento e manutenção dos produtores primários e deve ser considerada quando se pretende entender aspectos ecológicos desses organismos.

As respostas ecofisiológicas das comunidades de produtores em relação à luminosidade podem ser investigadas considerando tanto os níveis de irradiância (aspecto quantitativo da luz incidente) como a composição espectral (aspecto qualitativo) e a duração da exposição (fotoperíodo e sazonalidade) (Batschauer 1998). A irradiância é claramente imprescindível para a realização dos processos fotossintéticos em organismos autotróficos e, dessa forma, tem sido amplamente descrita como um dos principais fatores determinantes da estrutura das comunidades de produtores em ecossistemas lóticos. Estudos recentes têm sugerido que as comunidades perifíticas (Rier *et al.* 2006) e de macroalgas lóticas (*e.g.* Necchi *et al.* 2008) são fortemente influenciadas, tanto na sua composição taxonômica quanto na sua distribuição ecológica, por características do regime de luz, específicas das formações fitofisionômicas dos diferentes biomas em que são observadas. Briófitas aquáticas, por sua vez, são encontradas em ambientes abertos e fechados (Veira *et al.* 2012), mas muitas espécies parecem funcionar como organismos de sombra (Marschall & Proctor 2004). O mesmo que o observado para briófitas parece ser verdadeiro para angiospermas aquáticas (Van *et al.* 1976, Bowes & Salvucci 1989).

Portanto, a ampliação do conhecimento das características fotossintéticas dos diferentes grupos de produtores primários de ambientes lóticos é importante para aumentar a compreensão de aspectos da ecologia destas comunidades, bem como do funcionamento destes importantes e peculiares ecossistemas.

Uma forma de estudar as características fotossintéticas desses organismos se dá pelo uso da técnica de fluorometria bem como da evolução do oxigênio dissolvido. Essas técnicas permitem a construção de curvas fotossíntese-irradiância (curvas F-I), a partir das quais se podem calcular parâmetros que descrevem a performance fotossintética do organismo analisado. A partir dessas curvas, tanto as baseadas na fluorescência da clorofila quanto na evolução do oxigênio dissolvido, é possível identificar não apenas a capacidade fotossintética atual, mas também a atividade potencial da planta sob uma ampla variação de intensidade de luz. Os parâmetros que descrevem as curvas F-I podem conter informações da fisiologia do produtor primário e as variações nesses parâmetros podem ser explicadas

pelas condições ambientais (Lewis & Smith 1983). Essas duas técnicas permitem estudar o comportamento ecofisiológico de todo e qualquer produtor primário, entretanto trabalhos que comparem os desempenhos fotossintéticos dos principais grupos de produtores primários de ambientes lóticos em função da disponibilidade de luz são inexistentes.

Nesse contexto, o objetivo desse estudo foi descrever e comparar as respostas fotossintéticas à irradiância de representantes dos principais grupos de produtores de ambientes lóticos (comunidade perifítica, macroalgas, briófitas e angiospermas) relacionando-as com dados ecológicos encontrados na literatura, a fim de ampliar a compreensão dos mecanismos que determinam os padrões da distribuição ecológica destes organismos nestes ambientes.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Coleta e preparação do material

2.1.1 Comunidade perifítica

Os representantes da comunidade perifítica foram coletados em substratos artificiais colocados em um riacho de pequeno porte e pouca cobertura marginal, ou seja, submetido a altos níveis de irradiância, localizado no município de Assis (Tabela 1). Como substratos artificiais, foram utilizadas lâminas de vidro que foram presas horizontalmente em uma base de madeira associada a placas de concreto com aproximadamente 17 kg e deixadas por cerca de 30 dias para serem colonizadas. Após esse período as lâminas colonizadas foram retiradas, acondicionadas em frascos contendo água do próprio riacho e levadas imediatamente ao laboratório.

No laboratório as lâminas foram transferidas para erlenmeyers de 250 mL contendo água do próprio riacho autoclavada e filtrada com bomba a vácuo e filtros de fibra de vidro (Whatman, 1,2 μm de porosidade) e então foram levadas para incubadora (Nova Etica, 411D) onde permaneceram em aclimatação por 72 horas sob condições constantes de temperatura (20,0 °C), irradiância ($140 \pm 15 \mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e fotoperíodo de 12 horas.

2.1.2 Demais produtores

Ao todo, 17 espécies de produtores macroscópicos de ambientes lóticos foram estudadas, sendo 11 táxons pertencentes ao grupo das macroalgas (quatro do filo Chlorophyta, três do filo Rhodophyta, três do filo Cyanobacteria e uma do filo Xanthophyta), além de três

representantes das briófitas (duas do filo Bryophyta e uma do filo Hepatophyta) e três de angiosperma (filo Magnoliophyta) (Tabela 1). Os organismos escolhidos são todos bentônicos, completamente submersos e foram coletados em riachos de pequeno porte e com substrato predominantemente rochoso. Em termos de disponibilidade de luz incidente, todos os riachos onde os produtores primários foram coletados são considerados, de acordo com as classes de sombreamento estabelecido por DeNicola *et al.* (1992), abertos ou parcialmente sombreados, ou seja, são ambientes com altas irradiâncias atingindo a coluna d'água. Os riachos encontram-se distribuídos pelos municípios de Assis, Cândido Mota e Platina, região centro-oeste do estado de São Paulo (Tabela 1).

Após a coleta, os espécimes foram acondicionados em recipiente contendo água do próprio riacho e conduzidos imediatamente ao laboratório. No laboratório foi procedida a limpeza dos indivíduos com o auxílio de microscópio estereoscópico e pincel de cerdas duras a fim de retirar possíveis sedimentos e epífitos associados ao talo. Cada uma das cinco réplicas utilizadas nos experimentos tinham peso fresco de 150 ± 10 mg. Cada uma dessas réplicas foram transferidas para erlenmeyers de 250 mL contendo água do próprio riacho filtrada e autoclavada e levadas para incubadora onde permaneceram em aclimação por 72 horas sob condições constantes de temperatura ($20,0 \pm 1^\circ\text{C}$) e irradiância ($140 \pm 15 \mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e com fotoperíodo de 12 horas.

2.2 Medidas da Fluorescência da Clorofila

As medições de fluorescência da clorofila foram realizadas com o uso do fluorômetro subaquático Diving-PAM (Walz, Effeltrich, Germany). Após o período de aclimação, cinco réplicas de lâminas, fragmentos do talo ou talos inteiros das espécies estudadas foram posicionados diretamente sobre a fibra óptica do equipamento e o resultado foi obtido a partir de curvas de luz rápidas usando a opção "Light Curve" do equipamento (White & Critchley 1999). Nessa opção, o equipamento aplicou sobre os indivíduos oito níveis subsequentes de irradiância, com duração de 15 segundos cada, dentro do intervalo de 0 a $706 \mu\text{mol f\acute{o}tons.m}^{-2}.s^{-1}$. Entre dois níveis subsequentes o equipamento aplicou um pulso de luz saturante de 0,8 segundos de aproximadamente $6000 \mu\text{mol f\acute{o}tons.m}^{-2}.s^{-1}$. A partir deste procedimento três parâmetros principais foram imediatamente gerados para cada espécie, a saber:

1) Rendimento quântico efetivo do fotossistema II ("effective quantum yield"), que foi calculado como sendo $\Delta F/F_m'$, onde $\Delta F = F_m' - F_t$, sendo que F_m' é a fluorescência

máxima de uma amostra adaptada à luz e F_t é a fluorescência transitória. (Schreiber *et al.* 1994, Necchi 2005). Este parâmetro indica a eficiência fotoquímica (eficiência de captura de energia) dos centros de reação abertos do fotossistema II de uma planta iluminada.

2) Taxa relativa de transporte de elétrons (“relative electron transport rate”) (rETR). A rETR foi calculado como $\Delta F/F_m' \cdot PAR \cdot 0,5$, onde PAR (“photosynthetically active radiation”) corresponde a irradiância actínica gerada pelo equipamento (expressa em $\mu\text{mol f\u00f3tons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), enquanto que 0,5 é um fator de correção, pois o transporte de um elétron requer a absorção de dois quanta de luz (Necchi 2004). Os cálculos e terminologias seguiram, respectivamente Schreiber *et al.* (1994) e van Kooten & Snel (1990).

3) Extinção Não-fotoquímica (“non photoquimical quenching”) (NPQ), sendo calculado como $(F_m - F_m')/F_m'$, sendo que F_m representa a fluorescência máxima de uma amostra adaptada ao escuro. Esse parâmetro indica a medida da dissipação da energia luminosa absorvida na forma de calor.

As curvas F-I baseadas nos dados de fluorescência da clorofila foram geradas com base no rETR, plotando-o contra as irradiâncias geradas pelo aparelho. A partir delas os seguintes parâmetros fotossintéticos foram ajustados com o auxílio do software Microcal Origin 5.0, seguindo a fórmula proposta por Platt *et al.* (1980):

$$F_{\max} \cdot (1 - (\exp(-\text{Alfa} \cdot (x - I_c)))) \cdot \exp(\text{Beta})$$

onde F_{\max} é a fotossíntese máxima; Alfa, a eficiência fotossintética (αETR); I_c , parâmetro de compensação; e Beta, o parâmetro de fotoinibição (βETR). Adicionalmente, foi calculado o parâmetro de saturação (I_k) a partir da fórmula $F_{\max}/\alpha\text{ETR}$, utilizando-se os três primeiros valores da curva F-I (Conde-Álvarez *et al.* 2002). Nesse caso específico da fluorescência da clorofila o I_c foi desativado no momento do cálculo.

2.3 Medidas da evolução do oxigênio dissolvido

A evolução do oxigênio dissolvido seguiu os mesmos procedimentos descritos por Necchi & Zucchi (2001) e Vieira & Necchi (2003). As taxas de respiração e fotossíntese foram determinadas pela mudança na concentração de oxigênio dissolvido na água através da técnica das garrafas claras/escuras (Littler & Arnold 1985, Thomas 1988).

As concentrações de oxigênio inicial e final tomadas antes e após cada um dos períodos de incubação e foram medidas com o uso de um oxímetro equipado com uma sonda com auto-agitação (Yellow Springs Instruments, modelo 5000).

Após o período de aclimação, cinco réplicas de lâminas, fragmentos do talo ou talos inteiros das espécies estudadas foram colocados em frascos de 110 mL de tereftalato de polietileno (98,5% de transparência). As curvas F-I baseadas no oxigênio dissolvido foram construídas, para cada espécie, utilizando dez níveis crescentes de irradiância dentro do intervalo de 0 a 938, sendo elas: 21, 39, 70, 100, 129, 244, 395, 500, 794 e 983 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. A incubação foi realizada em câmaras incubadoras do tipo “shaker” (Marconi, MA 830/A) equipadas com agitação orbital ($100 \pm 2,5$ r.p.m), controle digital de temperatura (20 ± 1.0 °C) e iluminação frontal por três lâmpadas tubulares (Osram, 15W), de modo que a manipulação da irradiância se deu por alternância nas lâmpadas ligadas e/ou desligadas e da aproximação ou distanciamento dos frascos dentro da câmara (Figura 1). O tempo de incubação em cada irradiância foi de 30 minutos e, para evitar respostas fotossintéticas enviesadas por possíveis diferenças entre as réplicas (frascos), os frascos contendo os indivíduos foram reposicionados de seis em seis minutos dentro da incubadora durante o período de incubação.

Em adição às medições dos valores de oxigênio dissolvido dos frascos expostos aos tratamentos de irradiância, foram medidas as concentrações iniciais e finais do oxigênio dissolvido em frascos contendo espécimes que foram mantidos no escuro por 60 minutos. Estes dados foram considerados no cálculo dos valores da respiração.

A fim de evitar depleção do carbono inorgânico durante a incubação, foi adicionado à água do riacho 2mM de NaHCO_3 (na proporção de 1 mL/100 mL).

Para cada uma das cinco réplicas estudadas os valores finais da fotossíntese líquida e respiração no escuro foram calculados de acordo com o proposto por Littler & Arnold (1985), segundo as fórmulas que seguem:

$$FL = [(F)-(I)]*V/Ti/PS \text{ e } R = [(I)-(F)]*V/Ti/PS$$

onde FL é a fotossíntese líquida; R, respiração no escuro; (F) concentração final de oxigênio dissolvido após o período de incubação; (I), concentração inicial de oxigênio dissolvido antes do período de incubação; V, volume de água no frasco; Ti, tempo de incubação e PS, peso seco da amostra.

Seguindo os mesmos procedimentos utilizados para as curvas F-I baseadas nos dados de fluorescência da clorofila descritos acima, os seguintes parâmetros foram calculados a partir das curvas F-I baseadas nos dados de oxigênio dissolvido: F_{max} , α , β , I_c e I_k .

2.4 Cálculo do Peso Seco

Após o final do experimento, os produtores macroscópicos foram levados à estufa de secagem onde ficaram por 24 horas à 110°C. Após isso, foram pesados em balança analítica (Shimadzu, AUW220D) e determinados os valores de peso seco. Para as lâminas contendo a comunidade perifítica, as superfícies dos substratos foram raspadas com lâminas de barbear em 100 mL de água destilada e após isso as amostras foram filtradas a baixa pressão (0,5 atm) com bomba a vácuo em filtros de fibra de vidro Whatman GF/F (0,6-0,7 μm de porosidade). Os filtros foram pré-calcinados em mufla a 550°C por quatro horas. Depois desse período foram mantidos em dessecador contendo sílica até esfriarem e então, foram pesados em balança analítica até atingirem peso constante. Assim, tiveram seu peso inicial determinado. Após a filtragem, os filtros contendo o perifíton foram levados à estufa de secagem por 24 horas a 110°C e depois desse período, tiveram o peso final determinado. A diferença do valor inicial e final resultou no peso seco do perifíton.

2.5 Análise dos dados

Para cada dado (pontos das curvas F-I e parâmetros) foram calculadas as médias e desvios padrão a partir das cinco réplicas de cada espécie estudada. Adicionalmente, a fim de verificar possíveis diferenças estatisticamente significativas dos parâmetros entre as espécies foi aplicada a análise de variância não paramétrica de Kruskal-Wallis.

3. RESULTADOS

3.1 Performance fotossintética com base na fluorescência da clorofila

As curvas F-I geradas a partir dos dados de fluorescência da clorofila estão apresentadas nas Figuras 2-9 e os parâmetros calculados a partir delas encontram-se na Tabela 2. A análise de variância de Kruskal-Wallis revelou que houve diferença significativa para os valores de todos os parâmetros entre as espécies estudadas ($p < 0,01$).

Os maiores valores de F_{max} foram encontrados para *Oedogonium* sp. ($19,0 \pm 1,4 \mu\text{mol elétrons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), *Microspora willeana* ($16,9 \pm 1,8$) e *Cladophora glomerata* ($15,7 \pm 2,5$) enquanto que os menores valores foram encontrados para *Vaucheria* sp. ($3,7 \pm 0,9$), *Phormidium retzii* ($3,5 \pm 1,3$) e *Sirodotia delicatula* ($2,9 \pm 1,1$).

Em relação aos parâmetros de saturação (I_k), os representantes de Chlorophyta, (exceto *Nitella furcata* subs. *mucronata* var. *mucronata* f. *wrightii*), *Lyngbya majuscula* e a comunidade perifítica registraram os maiores valores ($I_k > 500 \mu\text{mol fótons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) enquanto

que as algas vermelhas, *N. furcata* subs. *mucronata* var. *mucronata* f. *wrightii*, *P. retzii*, *Vaucheria* sp., *Fissidens* sp. e *Plagiochila* sp. apresentaram os menores valores ($I_k < 100 \mu\text{mol f\u00f3tons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Em rela\u00e7\u00e3o ao rendimento qu\u00e2ntico efetivo ($\Delta F/F_m'$), todas as esp\u00e9cies analisadas apresentaram valores altos ($\Delta F/F_m' > 0,50$), com exce\u00e7\u00e3o das Cyanophyta e da comunidade perif\u00edtica, que apresentaram valores inferiores a 0,40. Os dados de extin\u00e7\u00e3o n\u00e3o-fotoqu\u00edmica da fluoresc\u00eancia (NPQ) mostraram que os maiores valores na \u00faltima irradi\u00e2ncia (NPQ > 1,70) foram encontrados para as algas verdes (exceto *C. glomerata*) e bri\u00f3fitas, enquanto que os menores valores (NPQ < 1) foram registrados para as cianobact\u00e9rias, *Vaucheria* sp., *Apinagia riedelii* e comunidade perif\u00edtica. Em todas as esp\u00e9cies os valores de NPQ foram crescentes em rela\u00e7\u00e3o ao aumento da irradi\u00e2ncia (Figuras 2-9).

Os valores de α (efici\u00eancia fotossint\u00e9tica) foram altos ($\alpha > 0,50$) em *N. furcata* subs. *mucronata* var. *mucronata* f. *wrightii*, *Plagiochila* sp., *P. retzii* e *Fissidens* sp., enquanto que as demais esp\u00e9cies de Chlorophyta, *L. majuscula* e a comunidade perif\u00edtica tiveram valores muito baixos ($\alpha \leq 0,03$).

Por fim, todas as esp\u00e9cies estudadas apresentaram certo grau de fotoinibi\u00e7\u00e3o, sendo que os maiores valores foram encontrados em *P. retzii* e *S. delicatula* ($\beta > -0,30$) enquanto que os menores valores foram encontrados em *L. majuscula* e *C. glomerata* ($\beta < -0,03$).

3.2 Performance fotossint\u00e9tica com base na evolu\u00e7\u00e3o do oxig\u00eanio dissolvido

As curvas que mostram a evolu\u00e7\u00e3o do oxig\u00eanio dissolvido nas diferentes irradi\u00e2ncias encontram-se nas Figuras 10-17. Os par\u00e2metros gerados a partir dessas curvas para cada esp\u00e9cie encontram-se na Tabela 3. A an\u00e1lise de vari\u00e2ncia de Kruskal-Wallis revelou que houve diferen\u00e7a significativa para os valores de todos os par\u00e2metros entre as esp\u00e9cies estudadas ($p < 0,05$).

Os maiores valores de F_{max} foram registrados em *N. furcata* subs. *mucronata* var. *mucronata* f. *wrightii*, *L. majuscula* e *C. glomerata* ($F_{\text{max}} > 12,0 \text{ mg O}_2.\text{g}^{-1}.\text{PS.h}^{-1}$) e os menores em *Thamniopsis pendula*, *Egeria densa* e *Vaucheria* sp. ($F_{\text{max}} < 2 \text{ mg O}_2.\text{g}^{-1}.\text{PS.h}^{-1}$). Em rela\u00e7\u00e3o \u00e0s irradi\u00e2ncias de compensa\u00e7\u00e3o (I_c), no geral, todos os valores foram considerados baixos ($I_c < 40 \mu\text{mol f\u00f3tons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$).

Os maiores valores de I_k foram encontrados para as algas verdes (com exce\u00e7\u00e3o de *N. furcata* subs. *mucronata* var. *mucronata* f. *wrightii*), *L. majuscula* e comunidade perif\u00edtica

($I_k > 500 \mu\text{mol f\u00f3tons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), enquanto que todas as outras esp\u00e9cies apresentaram valores baixos ($I_k < 100 \mu\text{mol f\u00f3tons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$).

Em rela\u00e7\u00e3o ao α , os maiores valores ($\alpha > 0,50$) foram encontrados em *N. furcata* subs. *mucronata* var. *mucronata* f. *wrightii*, *Vaucheria* sp., *A. riedelii* e *E. densa*, enquanto que os menores valores ($\alpha < 0,03$) foram encontrados para as algas verdes, *L. majuscula* e comunidade perif\u00edtica.

Considerando o β , todas as esp\u00e9cies analisadas apresentaram fotoinibi\u00e7\u00e3o, com exce\u00e7\u00e3o de *C. glomerata*, que foi a \u00fanica esp\u00e9cie que apresentou valor positivo desse par\u00e2metro (0,09). O par\u00e2metro P/R, variou de muito alto ($P/R > 5$) em *L. majuscula* e *Scytonema arcangeli* at\u00e9 valores muito baixos ($P/R \leq 1$) em *Vaucheria* sp., *T. pendula*, *Plagiochila* sp. e comunidade perif\u00edtica.

4. DISCUSS\u00c3O

A an\u00e1lise dos par\u00e2metros I_k , α e β revelaram algumas tend\u00eancias adaptativas dos grupos de produtores estudados.

As algas verdes estudadas, com exce\u00e7\u00e3o de *N. furcata* subs. *mucronata* var. *mucronata* f. *wrightii*, apresentaram altos valores da irradi\u00e2ncia de satura\u00e7\u00e3o da fotoss\u00edntese, baixa efici\u00eancia fotossint\u00e9tica e fotoinibi\u00e7\u00e3o n\u00e3o acentuada, o que permite que sejam caracterizados como organismos de sol (Necchi 2004). Na natureza, essas caracter\u00edsticas podem ajudar a explicar a maior associa\u00e7\u00e3o de organismos pertencentes a esse grupo algal com ambientes l\u00f3ticos onde h\u00e1 menor grau de sombreamento provocado pela vegeta\u00e7\u00e3o marginal. Trabalhos que estudaram a distribui\u00e7\u00e3o ecol\u00f3gica de macroalgas l\u00f3ticas, de modo geral, relacionam o predom\u00ednio dessas algas verdes nas comunidades de macroalgas a ambientes com muita luminosidade.

Sheath & Burkholder (1985), estudando a sazonalidade de macroalgas em rios da Am\u00e9rica do Norte, perceberam que no ver\u00e3o, quando a cobertura provocada pela vegeta\u00e7\u00e3o marginal \u00e9 intensa, a riqueza de algas verdes foi significativamente menor do que a riqueza encontrada no inverno, quando pela perda das folhas da vegeta\u00e7\u00e3o marginal h\u00e1 um aumento da incid\u00eancia luminosa no rio. Biggs & Price (1987), em estudo realizado na Nova Zel\u00e2ndia, e Okada & Watanabe (2002), no Jap\u00e3o, tamb\u00e9m concluíram que as algas verdes preferem ambientes com altos n\u00edveis de irradi\u00e2ncia.

No Brasil, essa tend\u00eancia tamb\u00e9m j\u00e1 foi evidenciada. Branco & Necchi (1996) em estudo realizado em riachos de mata atl\u00e2ntica observaram que membros da divis\u00e3o

Chlorophyta, frequentemente descritos na maioria dos estudos como grupo predominante, foram pobremente representados em ambientes sombreados pela vegetação marginal. Peres *et al.* (2009) reportaram o melhor desenvolvimento das algas verdes em ambientes com maior disponibilidade de luz. Peres (2011) estudou, entre outros aspectos, a distribuição ambiental de algas verdes em unidades de conservação localizadas na região Sul do Brasil. Nesse trabalho, o autor sugeriu que o sombreamento pode ser considerado como variável ambiental mais relevante na determinação da ocorrência de algas verdes em um segmento de riacho.

No presente estudo *N. furcata* subsp. *mucronata* var. *mucronata* f. *wrightii* foi a única alga verde que não apresentou características típicas de plantas de sol, o que foi observado tanto pelos dados de fluorescência como pelos dados de oxigênio dissolvido. Essa espécie, ao contrário, apresentou baixos valores de irradiância de saturação e de compensação e uma alta eficiência fotossintética, características típicas de organismos ditos como sendo de sombra. Vieira & Necchi (2003), fizeram um estudo no qual analisaram as características fotossintéticas de carófitas de ambientes lóticos tropicais pela técnica do oxigênio dissolvido, onde duas espécies do gênero *Nitella* foram analisadas. Seus resultados indicaram que as espécies estudadas apresentaram afinidade a baixas irradiâncias. Outros trabalhos corroboram essa afirmação (*e.g.* Andrews *et al.* 1984, Menendez & Sanchez 1998). Estes resultados parecem ser coerentes com o habitat que as carófitas ocupam em ecossistemas lóticos tropicais. De modo geral, as espécies de do gênero *Nitella* crescem preferencialmente em ambientes com baixa velocidade de correnteza (remansos) e substrato areno-argiloso permanecendo frequentemente coberta por areia, o que dificulta a absorção da luz, mesmo em ambientes onde a irradiância é elevada. Esse fato é um provável motivo para que representantes de carófitas apresentem características adaptativas de plantas de sombra (Vieira & Necchi 2003).

As três espécies da divisão Rhodophyta investigadas no presente estudo, por outro lado, apresentaram características de plantas adaptadas a menores fornecimentos luminosos. Essas características podem ser observadas através da análise dos parâmetros I_k , que foram baixos, α , que foram relativamente altos e β , que foram altos para as três espécies estudadas. Essas características também foram reportadas para outras espécies de algas vermelhas analisadas em estudos anteriores. Necchi (2005) analisou as características fotossintéticas de 13 espécies de Rhodophyta de ambientes lóticos e concluiu que todas elas apresentaram características de espécies de sombra. Outros trabalhos mostraram resultados que corroboram essa preferência ecológica das algas vermelhas (Karsten *et al.* 1993, Leukart &

Hanelt 1995, Necchi & Zucchi 2001, Necchi & Alves 2005). Apesar dessas características que, de fato, parecem ser típicas para o grupo, frequentemente representantes de algas vermelhas são encontrados em ambientes abertos onde a intensidade luminosa é elevada. Branco & Necchi (1996), por exemplo, encontraram predomínio de Rhodophyta nas comunidades de macroalgas de riachos da região oriental de mata atlântica do estado de São Paulo. Os autores atribuíram este resultado ao fato das algas vermelhas terem sido registradas tanto em ambientes abertos quanto sombreados, diferentemente das divisões que foram pouco representadas em ambientes sombreados. Isso mostra que o grupo provavelmente também possui mecanismos para lidar com altas irradiâncias. Representantes de Rhodophyta, em geral, não possuem o chamado ciclo das xantofilas (Siefermann-Harms 1985, Falkowski & Raven 1997, Carnicas *et al.* 1999), que é um importante mecanismo de dissipação da energia luminosa, porém outros mecanismos certamente o substituem de forma eficaz, fazendo com que essas algas possam ser encontradas habitando tanto ambientes sombreados quanto ambientes com altas irradiâncias.

Dentre as espécies de Cyanophyta estudadas, *Lyngbya majuscula* apresentou claramente características de planta de sol. Watkinson *et al.* (2005), em estudo que analisou, entre outras coisas, a resposta fotossintética de *L. majuscula* a diferentes condições de luz, afirmou que essa espécie apresentou valores de ETR em altas irradiâncias (700 e 1440 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), indicando afinidade por condições ambientais com elevada disponibilidade de luz. *Phormidium retzii*, apresentou características de plantas de sombra, enquanto, por sua vez, *Scytonema arcangeli* mostrou-se intermediária, sem uma tendência clara não mostrando tendência clara na resposta fotossintética relacionada à luz. Esses resultados concordam com as informações apresentadas por Necchi (2004) também não encontrou clara tendência das cianobactérias frente às variações nas condições de luz.

Neste mesmo estudo, Necchi (2004) afirma que espécies do gênero *Vaucheria* também têm respostas fotossintéticas intermediárias em relação à luminosidade. No presente estudo, diferentemente do reportado por Necchi (2004) a espécie de *Vaucheria* analisada apresentou características típicas de planta de sombra (valores baixos de I_k , altos de α e fotoinibição acentuada). Tonetto *et al.* (2010) realizaram um estudo taxonômico e ecológico do gênero *Vaucheria* em biomas da região Sul do Brasil e encontraram maior ocorrência das espécies desse gênero em dois biomas florestais, com predomínio de rios/riachos com intenso sombreamento. Os autores sugeriram que isso provavelmente ocorreu justamente pela relação do grupo com as condições de sombreamento dos riachos onde foram coletados. Branco & Necchi (1996) também registraram que a maior parte das ocorrências do gênero se

deu em ambientes com sombreamento, ao menos moderado, em estudo realizado na região oriental de mata atlântica do estado de São Paulo.

A comunidade perifítica apresentou características claras de adaptações a altas irradiâncias. Onze espécies, pertencentes a três divisões algais (Tabela 1) foram encontradas fazendo parte da comunidade perifítica, porém o táxon mais abundante foi *Heteroleibleinia* sp., um representante de Cyanobacteria. Esse táxon provavelmente foi o que mais contribuiu para as emissões de fluorescência da clorofila bem como para a produção de oxigênio dissolvido nos experimentos envolvendo a variação nos níveis de irradiância. As condições de alto fornecimento luminoso do riacho onde as lâminas foram colonizadas podem ter influenciado a composição da comunidade perifítica estudada, de modo a ter uma cianobactéria bem adaptada a condições de alto fornecimento de luz. Isso refletiu nas respostas fotossintéticas encontradas para essa comunidade nos experimentos. Alguns estudos, de fato, mostram que quando a comunidade perifítica em estágio avançado de desenvolvimento é exposta à elevados níveis de irradiância podem ser dominadas por cianobactérias (Hill & Boston 1991). Mosisch *et al.* (2001) usaram substratos artificiais em riachos para determinar a importância relativa do sombreamento sob o crescimento perifítico e concluíram que esse fator foi primordial no controle da composição e biomassa perifítica. Nesse sentido, a luz é um fator que parece efetivamente selecionar os organismos que vão compor uma comunidade perifítica e as características fotossintéticas de cada táxon poderá determinar a sua presença (ou até mesmo dominância) em função de uma maior ou menor disponibilidade de luz no ambiente.

As briófitas estudadas, tanto os musgos quanto a hepática, apresentaram, no geral, características de plantas de sombra. Espécies de briófitas aquáticas têm sido ginvestigadas quanto suas respostas fisiológicas em relação à luz, porém com maior enfoque no efeito dos raios ultravioletas a fotossíntese (Martínez-Abaigar *et al.* 2003, 2009, Núñez-Olivera *et al.* 2004, Fabón *et al.* 2012). Por outro lado, quanto as respostas fotossintéticas em função da irradiância, os trabalhos parecem ser bastante escassos e envolvem principalmente as espécies terrestres ou semi-aquáticas. Para essas, Proctor (1990) comentou que a maioria das briófitas, incluindo espécies de ambientes bem iluminados, funcionam como plantas de sombra, com baixas razões de clorofila a/b e tornam-se saturadas em relativamente baixas irradiâncias. Porém, anos mais tarde Marshall & Proctor (2004) em um estudo com 39 espécies de musgos e 16 de hepáticas terrestres concluíram que briófitas incluem sim espécies tipicamente de sombra, mas essa não é uma característica inerente ao grupo. As três espécies estudadas apresentaram característica de plantas de sombra, e se essa não é uma

característica de briófitas em geral, é uma característica adaptativa das três espécies estudadas. Registros de ocorrência de briófitas a partir de observações realizadas diretamente no campo permitem claramente associar os resultados ecofisiológicos apresentados no presente estudo com o padrão de distribuição desses organismos (*e.g.* ecossistemas lóticos tropicais de baixas ordens, uma vez que há uma evidente predominância de sua ocorrência em ambientes com forte sombreamento)

Por fim, representantes de Magnoliophyta apresentaram incongruências dos parâmetros I_k , α e β gerados a partir dos valores de fluorescência da clorofila e evolução do oxigênio. A partir dos parâmetros de fluorescência da clorofila nenhuma conclusão em relação ao comportamento fotossintético das espécies estudadas pôde ser tirada. Em relação aos parâmetros da evolução do oxigênio dissolvido, no entanto, as espécies estudadas apresentaram características de espécies de sombra, com altos valores de I_k , baixos valores de α e forte fotoinibição. A discrepância entre os parâmetros gerados pelas duas técnicas pode ter se dado pelo fato de no presente estudo os valores de ETR que geraram as curvas F-I, nas quais foram baseados os cálculos dos parâmetros fotossintético, terem sido calculados como sendo rETR. O cálculo do ETR necessita de um “fator de absorção” (AF) de luz pela folha (*e. g.* Beer & Björk 2000), não disponível para os tipos de produtores primários avaliados no presente estudo.

Assim o rETR têm sido utilizado em diversos trabalhos com grande confiabilidade (*e. g.* Necchi 2004, 2005, Necchi & Alves 2005) . No presente estudo, para as algas e briófitas, o rTER pareceu funcionar bem, uma vez que houve ampla concordância entre os parâmetros gerados a partir de curvas F-I construídas a partir da fluorescência da clorofila e evolução do oxigênio dissolvido. Porém, para as espécies de angiosperma, que apresentam talos mais complexos em relação aos outros organismos estudados, a utilização do rTER pode ter gerado dados enviesados. Então, recomenda-se que em futuros trabalhos que envolvam organismos mais complexos, como angiospermas, que, quando possível, o fator de absorção (AF) seja levado em consideração e o valor de ETR seja utilizado para análise comparativa quando utilizada a técnica da fluorescência da clorofila.

Em relação ao comportamento fotossintético das angiospermas baseados nos dados de oxigênio dissolvido, as três espécies analisadas apresentaram características de plantas de sombra. Segundo Van *et al.* (1976) e Bowes & Salvucci (1989), plantas submersas que crescem sob uma diversidade de condições naturais se comportam como espécies de sombra. Tavecchio & Thomaz (2003) fizeram um estudo no qual indicaram que *Egeria najas* pode crescer em ambientes com pouca luminosidade. A caracterização dos parâmetros que

descreveram o comportamento fotossintético dessas espécies poderá ser utilizada em futuros estudos uma vez que dados desse tipo para esses organismos são raros.

A evolução da extinção não fotoquímica foi observada em todas as espécies evidenciando que todas têm mecanismos de dissipação da energia de excitação. Porém, nenhuma tendência foi observada dentro dos grupos indicando que essa estratégia de fotoproteção deve ser espécie específica.

Os valores do rendimento quântico efetivo ($\Delta F/F_m'$), no caso das espécies analisadas nesse estudo, não refletiram, necessariamente, a aclimação das espécies ao ambiente no qual foram coletadas. Em geral, espécies que encontram-se submetidas a altas irradiâncias e estão aclimatadas à essa condição sinalizam esta característica nos valores de $\Delta F/F_m'$, que nesse caso deverão ser baixos. O contrário também pode ser esperado (Häder *et al.* 1998, Beer *et al.* 2000, Franklin & Badger 2001) e assim, para uma espécie aclimatada a uma condição de pouca luz espera-se altos valores de $\Delta F/F_m'$. Essas tendências foram observadas em trabalhos anteriores envolvendo macroalgas (Necchi 2004, 2005), porém no presente estudo as amostras tendo sido coletadas em ambientes com irradiâncias de moderadas a alta, os valores de $\Delta F/F_m'$ foram muito variáveis e não baixos, como se esperaria de espécies aclimatadas aos ambientes em que estão vegetando. Apenas as Cyanobacteria e a comunidade perifítica registraram baixos valores desse parâmetro ($\Delta F/F_m' < 0,40$), mostrando que, de fato, estavam aclimatadas às condições luminosas às quais estavam submetidas.

Os parâmetros I_c , F_{max} e P/R são importantes para avaliar o papel dos produtores estudados em ambientes lóticos. Os valores de I_c foram baixos ($I_c < 40 \mu\text{mol f\u00f3tons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) para todas as espécies estudadas e estão de acordo com o encontrado em trabalhos prévios (Hill 1996, Necchi & Zucchi 2001, Vieira & Necchi 2003, Necchi 2005). Esse resultado indica que todas as espécies estudadas conseguem manter um metabolismo autotrófico mesmo em irradiâncias muito baixas.

O parâmetro F_{max} variou bastante entre as espécies estudadas, bem como os valores de P/R. Os maiores valores para F_{max} gerados pelas duas técnicas foram encontrados para algas verdes, mostrando que essas espécies tiveram maiores taxas fotossintéticas, e portanto, tiveram maior potencial para serem considerados melhores produtores em ambientes lóticos em relação às outras espécies analisadas. Porém, quando se analisou o parâmetro P/R notou-se que as espécies de Chlorophyta apresentaram um ganho líquido considerado moderado. Nesse caso, quando se considera não só a taxa máxima de fotossíntese, mas também a taxa

de respiração no escuro, *L. majuscula* e *S. arcangeli* registraram os maiores valores líquidos (11,8 e 8,2 respectivamente). Considerando que a aclimatação fisiológica a mudanças na disponibilidade de luz tem sido considerada como um fator importante para determinar respostas fotossintéticas em algas (Falkowski & LaRoche 1991) e essas duas espécies mostrarem-se mais bem aclimatadas às condições luminosas do ambiente em que foram coletadas do que as demais espécies estudadas, juntamente com a alta razão P/R, e o fato de que essas algas podem acumular uma grande biomassa em riachos que habitam sugerem que as cianobactérias podem ser consideradas como sendo potencialmente melhores produtoras em relação aos demais produtores analisados.

Referências Bibliográficas

- Allan, J.D. & Castilho, M.M. 2007. Stream Ecology: structures and functions of running waters. Second Edition. Springer, Netherlands. 436p.
- Andrews, M., Box, R., Mcinroy, S. & Raven, J.A. 1984. Growth of *Chara hispida*. II. Shade adaptation. *Journal of Ecology* 72: 885–895.
- Arcott, D.B., Bowden, W.B. & Finlay, J.C. 1998. Comparison of epilithic algal and bryophyte metabolism in an Arctic tundra stream, Alaska. *Journal of the North American Benthological Society* 17(2): 210-227.
- Barko, J.N. & Smart, R.M. 1983. Effects on organic matter additions to sediment on the growth of aquatic plants. *Journal of Ecology* 71: 161-175.
- Batschauer, A. 1998. Photoreceptors of higher plants. *Planta* 206: 479-492.
- Beer, S., Larsson, C., Poryan, O. & Axelsson, L. 2000. Photosynthetic rates of *Ulva* (Chlorophyta) measured by pulse amplitude modulated (PAM) fluorometry. *European Journal of Phycology* 35: 69-74.
- Beer, S. & Björk, M. 2000. Measuring rates of photosynthesis of two tropical seagrasses by pulse amplitude modulated (PAM) fluorometry. *Aquatic Botany* 66: 69–76.

- Branco, L.H.Z. & Pereira, J.L. 2002. Evaluation of seasonal dynamics and bioindication potential of macroalgal communities in polluted tropical stream. *Archiv für Hydrobiologie* 155: 147-161.
- Branco, C.C.Z. & Necchi, O.Jr. 1996. Survey of stream macroalgae of eastern Atlantic Rainforest of São Paulo State, southeastern Brazil. *Archiv für Hydrobiologie*. 141: 75-91.
- Biggs, B.J.F. & Price, G.M.A. 1987. A survey of filamentous algal proliferation in New Zealand rivers. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 21: 175-191.
- Bott, T.L. 2007. Primary productivity and community respiration. Em: Hauer, F.R. & Lamberti, G.A. *Methods in stream ecology*. Academic Press, San Diego, CA. 663-689.
- Bowes, G. & Salvucci, M.E. 1989. Plasticity in the photosynthetic carbon metabolism of submersed aquatic macrophytes. *Aquatic Botany* 34: 233-266.
- Carnicas, E., Jimenez, C. & Niell, F.X. 1999. Effects of changes of irradiance on the pigment composition of *Gracilaria tenuistipitata* var. *liui* Zhang et Xia. *Journal of Photochemistry and Photobiology* 50: 149-158.
- Conde-Álvarez, R.M., Péres-Rodríguez, E., Altamirano, M., Nieto, J.M., Abdala, R., Figueroa, F.L. & Flores-Moya, A. 2002. Photosynthetic performance and pigment content in the aquatic liverwort *Riella helicophylla* under natural solar irradiance and solar irradiance without ultraviolet light. *Aquatic Botany* 73: 47-61.
- DeNicola, D.M., Hogland, K.D. & Roemer, S.C. 1992. Influence of canopy cover on spectral irradiance and periphyton assemblages in a prairie stream. *Journal of the North American Benthological Society* 11: 391-404.
- Esteves, F.A. 1998. Fundamentos de limnologia. Interciência, FINEP, Rio de Janeiro. 575p.
- Falkowski, P.G. & Raven, J.A. 1997. Aquatic photosynthesis. Blackwell. 375p.

- Falkowski, P.G. & LaRoche, J. 1991. Acclimation to spectral irradiance in algae. *Journal of Phycology* 27: 8-14.
- Fabón, G. , Monforte, L., Las-Heras, R.T. , Martínez-Abaigar, J. & Núñez-Olivera, E. 2012. Cell compartmentation of UV-absorbing compounds in two aquatic mosses under enhanced UV-B. *Cryptogamie, Bryologie* 33(2): 169-184.
- Franklin, L.A. & Badger, M.R. 2001. A comparison of photosynthetic electron transport rates in macroalgae measured by pulse amplitude modulated chlorophyll fluorometry and mass spectrometry. *Journal of Phycology* 37: 756-767.
- Frissell, C.A., Liss, W.J., Warren, C.E. & Hurley, M.D. 1986. A hierarchical framework for stream habitat classification viewing streams in a watershed context. *Environmental Management* 10(2): 199-214.
- Giller, P.S. & Malmqvist, B. 1998. The biology of streams and rivers: Biology of habitat. Oxford, Oxford University Press. 296 p.
- Gordon, N.D., McMahon, T.A. & Finlayson, B.L. 1992. Stream hydrology: an introduction for ecologists. Chichester: John Wiley & sons, 526p.
- Häder, D.P., Lebert, M., Figueroa, F.L., Jiménez, C., Viñegla, B. & Perez-Rodriguez, E. 1998. Photoinhibition in Mediterranean macroalgae by solar radiation measured on site by PAM fluorescence. *Aquatic Botany* 61: 225-236.
- Hill, W.R. 1996. Effects of light. Em: Stevenson, R.J., Bothwell, M.L. & Lowe, R.L. (eds): Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems. Academic Press, San Diego. 121–148.
- Hill, W.R. & Boston, H.L. 1991. Community development alters photosynthesis-irradiance relations in stream periphyton. *Limnology and Oceanography* 36: 1375-1389.
- Hill, W.R., Mulholland, P.J. & Marzolf, E.R. 2001. Stream ecosystem responses to forest leaf emergence in spring. *Ecology* 82(8): 2306-2319.

- Karsten, U., West, J.A. & Ganesan, E.K. 1993. Comparative physiological ecology of *Bostrychia moritziana* (Ceramiales, Rhodophyta) from freshwater and marine habitats. *Phycologia* 32: 401–409.
- Lake, P.S. 2000. Disturbance, patchiness, and diversity in streams. *Journal of the North American Benthological Society* 19: 573–592.
- Lamberti, G.A. 1996. The role of periphyton in benthic food webs. Em: Stevenson, R.J, Bothwell, M.L., & Lowe, R.L. (eds.): Algal ecology. Academic Press. 533–572.
- Leukart, P. & Hanelt, D. 1995. Light requirements for photosynthesis and growth in several macroalgae from a small soft-water stream in the Spessart Mountains, Germany. *Phycologia* 34: 528–532.
- Lewis, M.R. & Smith, J.C. 1983. A small volume, short-incubation-time method for measurement of photosynthesis as a function of incident irradiance. *Marine Ecology Progress Series* 13: 99-102.
- Littler, M.M. & Arnold, K.E. 1985. Electrodes and chemicals. Em: Littler, M.M. & Littler, D.S. (eds): Handbook of phycological methods. Ecological field methods: Macroalgae. Cambridge University Press, Cambridge. 349–375.
- Lowe, R.L. 1996. Periphyton patterns in lakes. Em: Stevenson, R. J., Bothwell, M.L. & Lowe, R.L. (eds.): Algal ecology. Academic Press, Orlando. 57-77.

- Lowe, R.L. & LaLiberte, G.D. 2006. Benthic stream algae: Distribution and structure. Em: Lamberti, G.A. & Hauer, F.R.(eds.): *Methods in stream ecology*. Academic Press, Amsterdam. 327-356.
- Marschall, M. & Proctor, M.C.F. 2004. Are bryophytes shade plants? Photosynthetic light responses and proportions of chlorophyll *a*, chlorophyll *b* and total carotenoids. *Annal of Botany* 94: 593-603.
- Martínez-Abaigar, J., Núñez-Olivera, E., Beaucourt, N., García-Álvaro, M.A., Tomás, R. & Arróniz, M. 2003. Different physiological responses of two aquatic bryophytes to enhanced ultraviolet-B radiation. *Journal of Bryology* 25: 17-30.
- Martínez-Abaigar, J., Otero, S., Tomás, S. & Núñez-Olivera, J. 2009. Effects of enhanced ultraviolet radiation on six aquatic bryophytes. *Cryptogamie Bryologie* 30: 157–175.
- Menendez, M. & Sanchez, A. 1998. Seasonal variations in P-I responses of *Chara hispida* L. & *Potamogeton pectinatus* L. from stream mediterranean ponds. *Aquatic Botany* 61: 1–15.
- Mosisch, T.D., Bunn, S.E., Davies, P.M. & Marshall, C.J. 2001. Effects of shade and nutrient manipulation on periphyton growth in a subtropical stream production in subtropical streams. *Freshwater Biology* 46: 1269-1278.
- Necchi, O.Jr. 2004. Light-related photosynthetic characteristics of lotic macroalgae. *Hydrobiologia* 525: 139-155.

- Necchi, O. Jr. 2005. Light-related photosynthetic characteristics of freshwater rhodophytes. *Aquatic Botany* 82: 193-209.
- Necchi, O.Jr. & Alves, A.H.S. 2005. Photosynthetic characteristics of the freshwater red alga *Batrachospermum delicatulum* (Skuja) Necchi & Entwisle. *Acta botânica brasílica* 19(1): 125-137.
- Necchi, O.Jr., Pascoaloto, D. & Branco, L.H.Z. 1994. Distribution of macroalgae in a tropical river basin from southeastern Brazil. *Archiv für Hydrobiologie* 129: 459-471.
- Necchi, O.Jr., Branco, L.H.Z. & Spezamiglio, D.N. 2008. Distribuição ecológica das comunidades de macroalgas de ambientes lóticos do Parque Nacional de Itatiaia (RJ, MG), Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 31: 135-145.
- Necchi, O.Jr. & Zucchi, M.R. 2001. Photosynthetic performance of freshwater Rhodophyta in response to temperature, irradiance, pH and diurnal rhythm. *Phycological Research* 49: 305–318.
- Ñúñez-Olivera, E., Martínez-Abaigar, J., Las-Heras, T.R., Beaucourt, N. & Arróniz-Crespo, M. 2004. Influence of temperature on the effects of artificially enhanced UV-B radiation on aquatic bryophytes under laboratory conditions. *Photosynthetica* 42: 201–212.
- Okada, H. & Watanabe, Y. 2002. Effect of physical factors on the distribution of filamentous green algae in the Tama River. *Limnology* 3: 121-126.
- Platt, T., Gallegos, C.L. & Harrison, W.G. 1980. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *Journal of Marine Research* 38: 687–701.
- Peres, C.K. 2011. Taxonomia, distribuição ambiental e considerações biogeográficas de algas verdes macroscópicas em ambientes lóticos de unidades de conservação do Sul do

- Brasil. Tese de doutorado. Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Rio Claro. 222 p.
- Peres, C.K., Branco, C.C.Z. & Krupek, R.A. 2009. Distribuição ambiental e temporal das comunidades de macroalgas de riachos da Serra da Prata, Estado do Paraná, Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 32: 625-633.
- Proctor, M.C.F. 1990. The physiological basis of bryophyte production. *Botanical Journal of the Linnean Society* 104: 61-77.
- Reynolds, G.S., Carling, P.A. & Beven, J.C.J. 1991. Flow in river channels: new insights into hydraulic retention. *Archiv für Hydrobiologie* 121: 171-179.
- Rier, S.T., Stevenson, R.J. & LaLiberte, G.D. 2006. Photo-acclimation response of benthic stream algae across experimentally manipulated light gradients: a comparison of growth rates and net primary productivity. *Journal of Phycology* 42: 560-567.
- Schreiber, U., Bilger, W. & Neubauer, C. 1994. Chlorophyll fluorescence as a non-intrusive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. Em: Schulze, E.D. & Caldwell, M.M. (eds.): *Ecophysiology of Photosynthesis*. Springer-Verlag, Berlin. 49-70.
- Siefermann-Harms, D. 1985. Carotenoids in photosynthesis, I. Location in photosynthetic membranes and light-harvesting function. *Biochimica et Biophysica Acta* 811: 325-355.
- Sheath, R.G. & Burkholder, J. 1985. Characteristics of softwater stream in Rhode Island. II: Composition and seasonal dynamics of macroalgae communities. *Hydrobiologia* 128: 109-118.
- Sheath, R.G. & Cole, K.M. 1992. Biogeography of stream macroalgae in North America. *Journal of Phycology* 28: 448-460.
- Tavechio, W.L.G. & Thomaz, S.M. 2003. The effects of light on the growth and photosynthesis os *Egeria densa* Planchon. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 46: 203-209.

- Tonetto, A.F., Peres, C.K. & Branco, C.C.Z. 2010. O gênero *Vaucheria* D.C. (Vaucheriaceae, Xanthophyceae) no Sul do Brasil: aspectos taxonômicos e ecológicos. *Biota Neotropica* 12(2): 197-204.
- Thomas, M.L.H. 1988. Photosynthesis and respiration of aquatic macro-flora using the light and dark bottle oxygen method and dissolved oxygen analyser. Em: Lobban, C. S., Chapman, D.J. & Kremer, B.P. (eds.): *Experimental Phycology: A Laboratory Manual*. Cambridge University Press, Cambridge. 64–77.
- Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R. & Cushing, C.E. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 130-137.
- Vieira, C., Séneca, A. & Sérgio, C. 2012. Floristic and ecological survey of bryophytes from Portuguese watercourses. *Cryptogamie, Bryologie* 33(2): 113-134.
- Vieira, J.Jr. & Necchi, O.Jr. 2003. Photosynthetic characteristics of charophytes from tropical ecosystems. *Phycological Research* 51: 51–60.
- Van, T.K, Haller, W.T. & Bowes, G. 1976. Comparison of the photosynthetic characteristics of three submerged aquatic plants. *Plant Physiology* 58: 761-768.
- Van Kooten, O. & Snel, J.J.H. 1990. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research* 25: 147-150.
- Watkinson, A.J., O’Neil J.M. & Denison, W.C. 2005. Ecophysiology of the marine cyanobacterium, *Lyngbya majuscula* (Oscillatoriaceae) in Moreton Bay, Australia. *Harmful Algae* 4: 697–715.
- Wetzel, R.G. 1983. *Periphyton of freshwater ecosystems developments*. The Hague. Dr. W. Junk publishers. 364p.
- Wetzel, R.G. 1993. *Limnologia*. Fundação Calouste Gulbenkian, Lisboa. 919p.

White, A.J. & Critchley, C. 1999. Rapid light curves: a new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus. *Photosynthesis Research* 59: 63–72.

APÊNDICE
FIGURAS

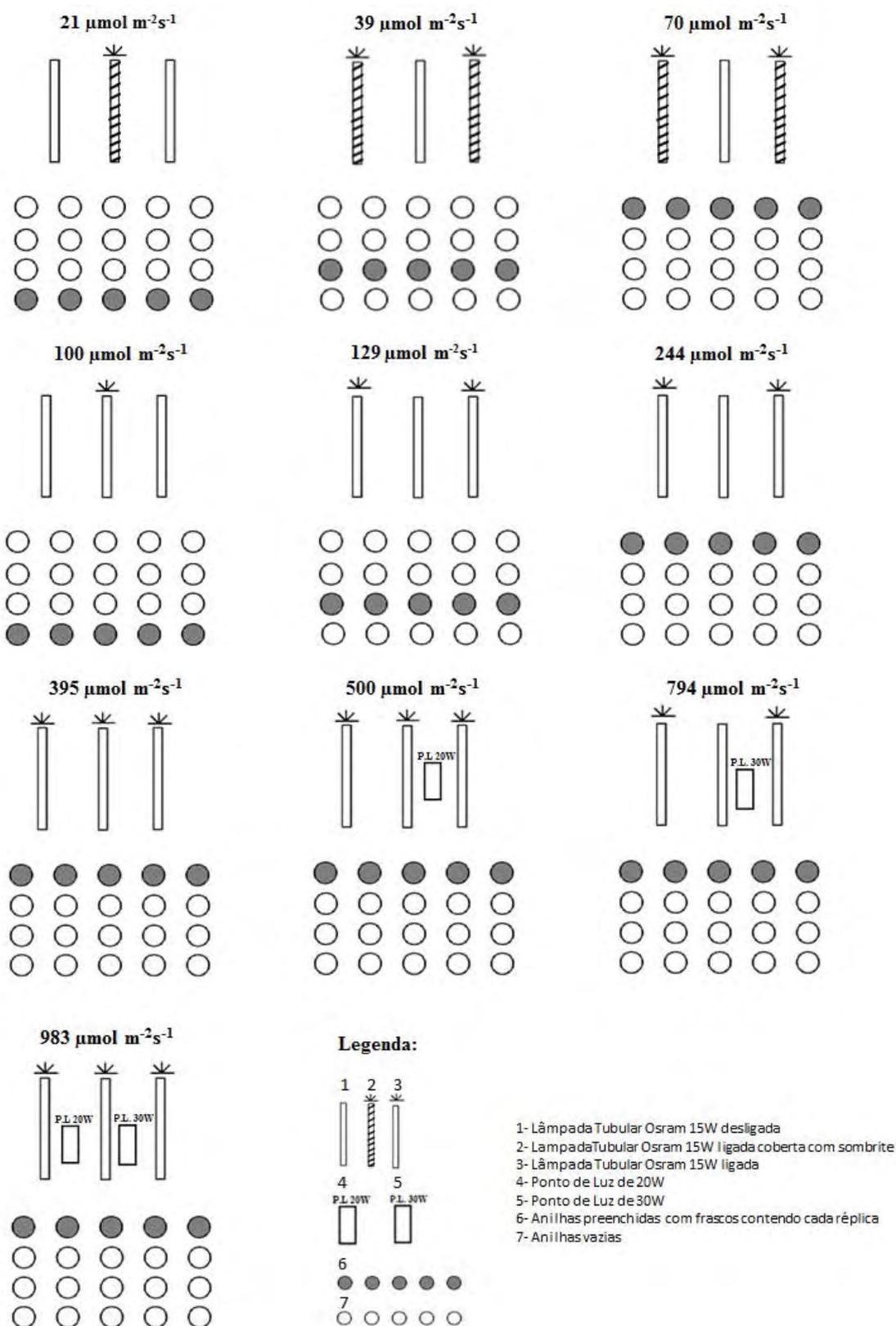


Figura 1. Representação esquemática das lâmpadas ligadas/desligadas e posições dos frascos dentro das incubadoras (“shakers”) contendo as réplicas estudadas em cada irradiância no experimento da evolução do oxigênio dissolvido.

Chlorophyta

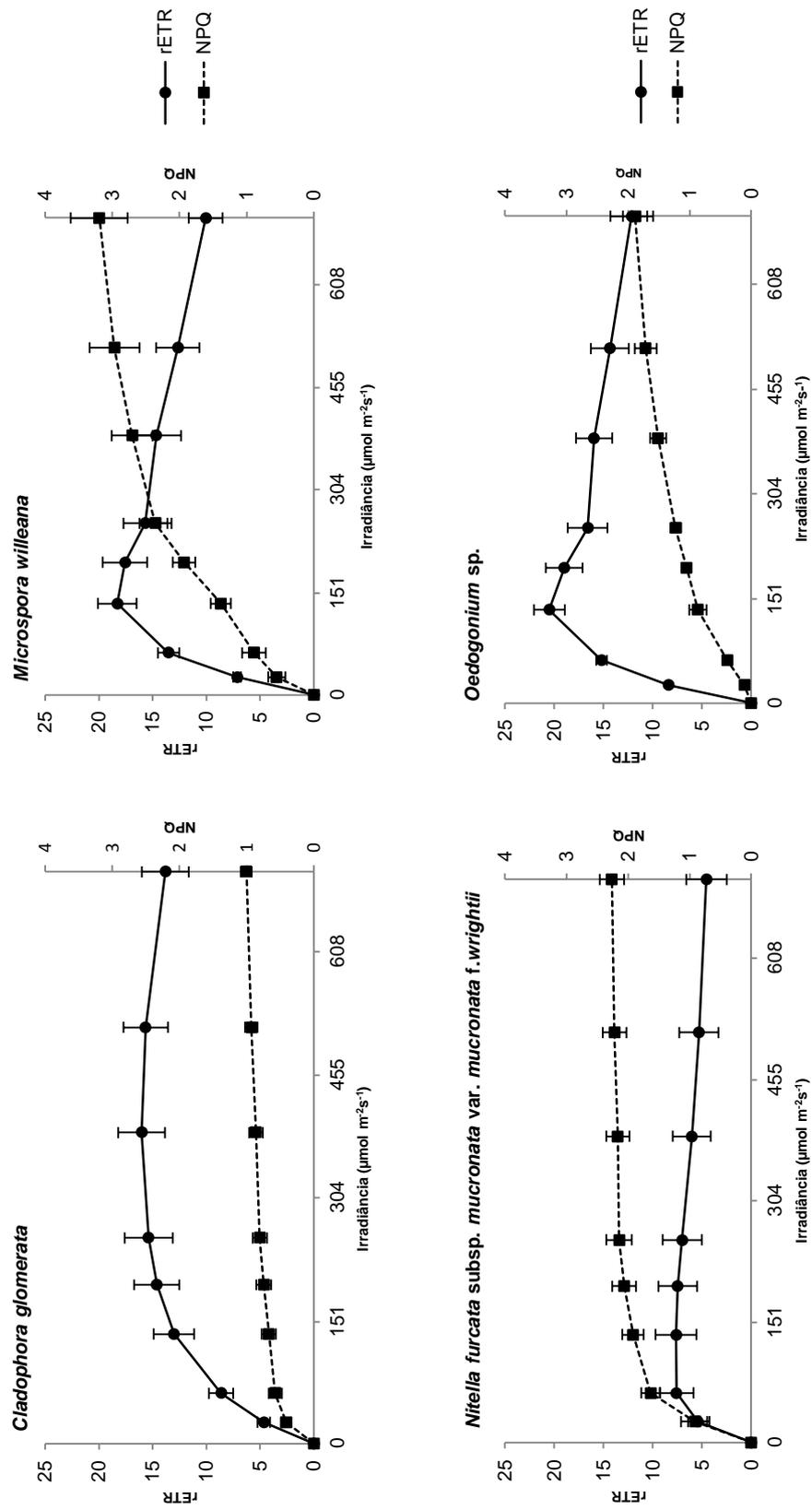


Figura 2. Curvas de fotossíntese-irradiação e taxa de extinção não fotoquímica das Chlorophyta investigadas baseadas nos dados de fluorescência da clorofila. Os dados são expressos em média \pm desvio-padrão ($n=5$). rETR = taxa de transferência de elétrons; NPQ = taxa de extinção não fotoquímica.

Cyanobacteria

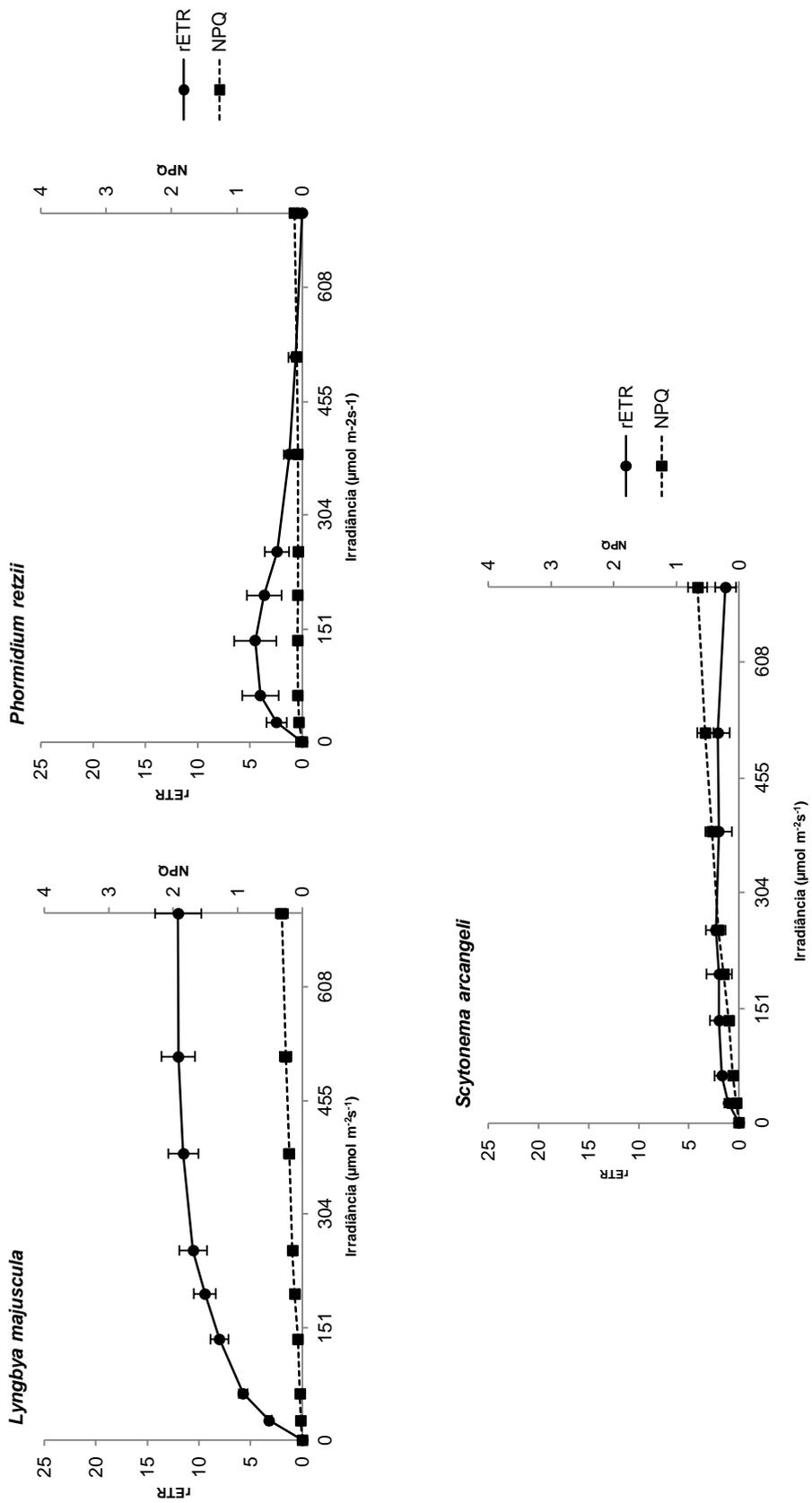


Figura 3. Curvas de fotossíntese-irradiância e taxa de extinção não fotoquímica das Cyanobacteria investigadas baseadas nos dados de fluorescência da clorofila. Os dados são expressos em média \pm desvio-padrão (n=5). rETR = taxa de transferência de elétrons; NPQ = taxa de extinção não fotoquímica.

Rhodophyta

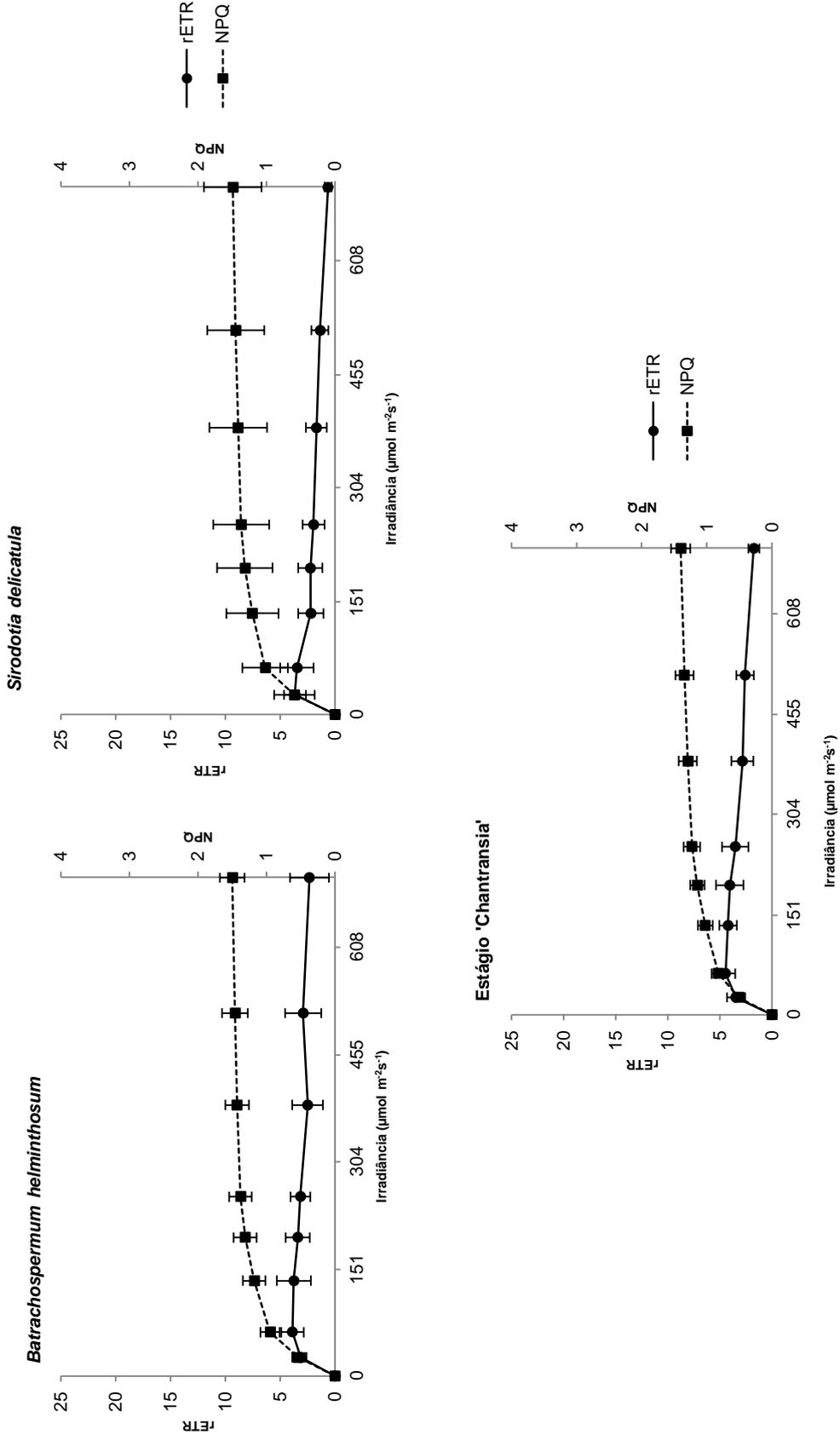


Figura 4. Curvas de fotossíntese-irradiação e taxa de extinção não fotoquímica das Rhodophyta investigadas baseadas nos dados de fluorescência da clorofila. Os dados são expressos em média \pm desvio-padrão (n=5). rETR = taxa de transferência de elétrons; NPQ = taxa de extinção não fotoquímica.

Xanthophyta

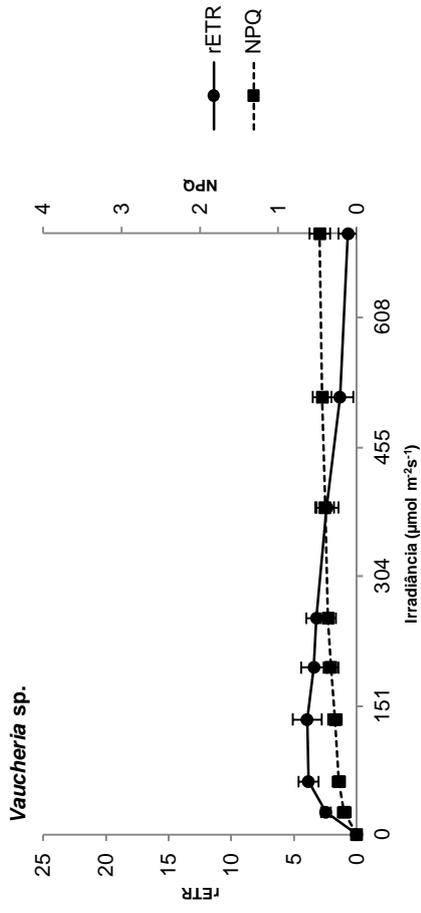


Figura 5. Curva de fotossíntese-irradiância e taxa de extinção não fotoquímica da Xanthophyta investigada baseada nos dados de fluorescência da clorofila. rETR = taxa de transferência de elétrons; NPQ = taxa de extinção não fotoquímica.

Magnoliophyta

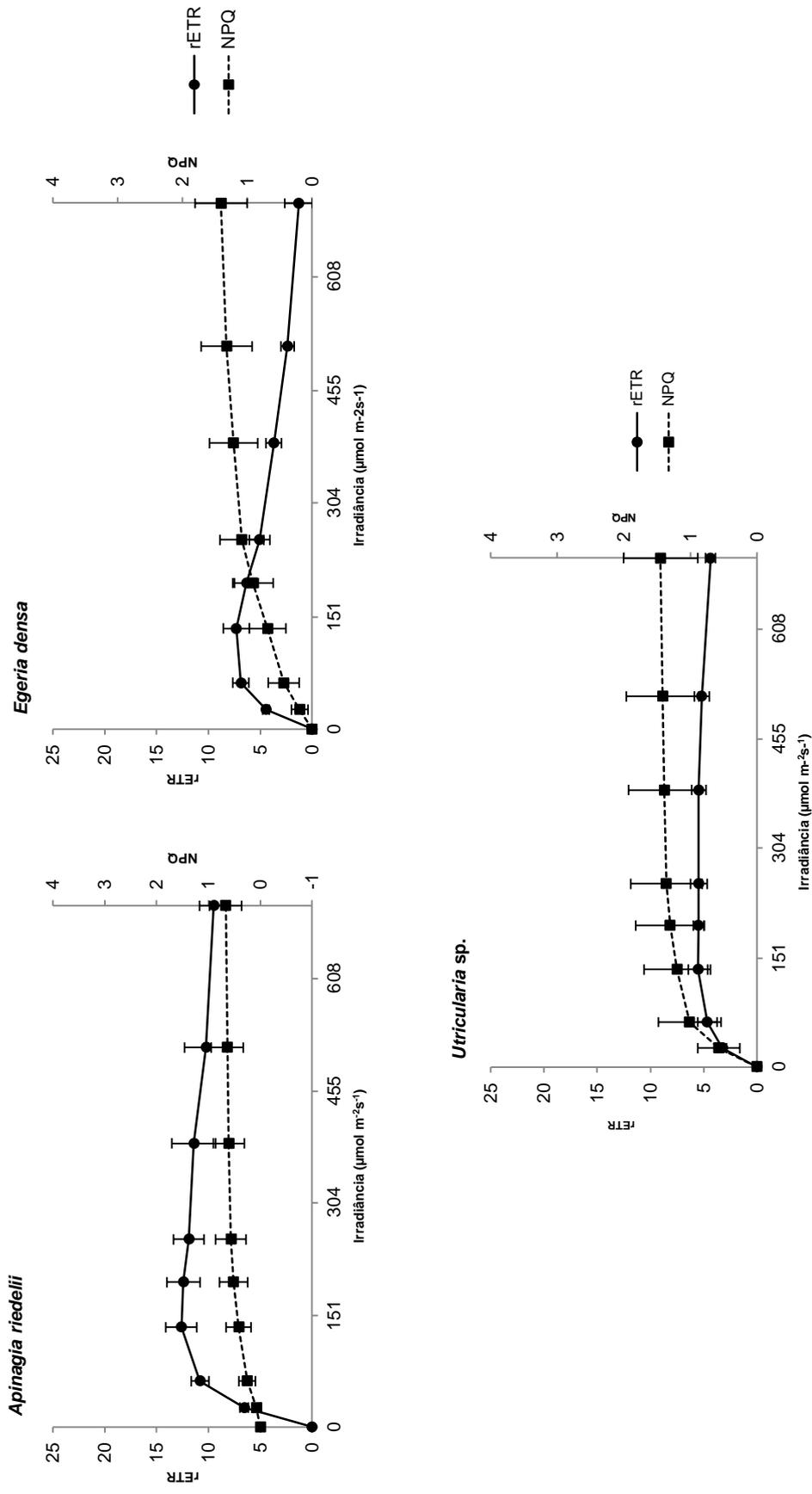


Figura 6. Curvas de fotossíntese-irradiância e taxa de extinção não fotoquímica das Magnoliophyta investigadas baseadas nos dados de fluorescência da clorofila. Os dados são expressos em média \pm desvio-padrão (n=5). rETR = taxa de transferência de elétrons; NPQ = taxa de extinção não fotoquímica.

Bryophyta

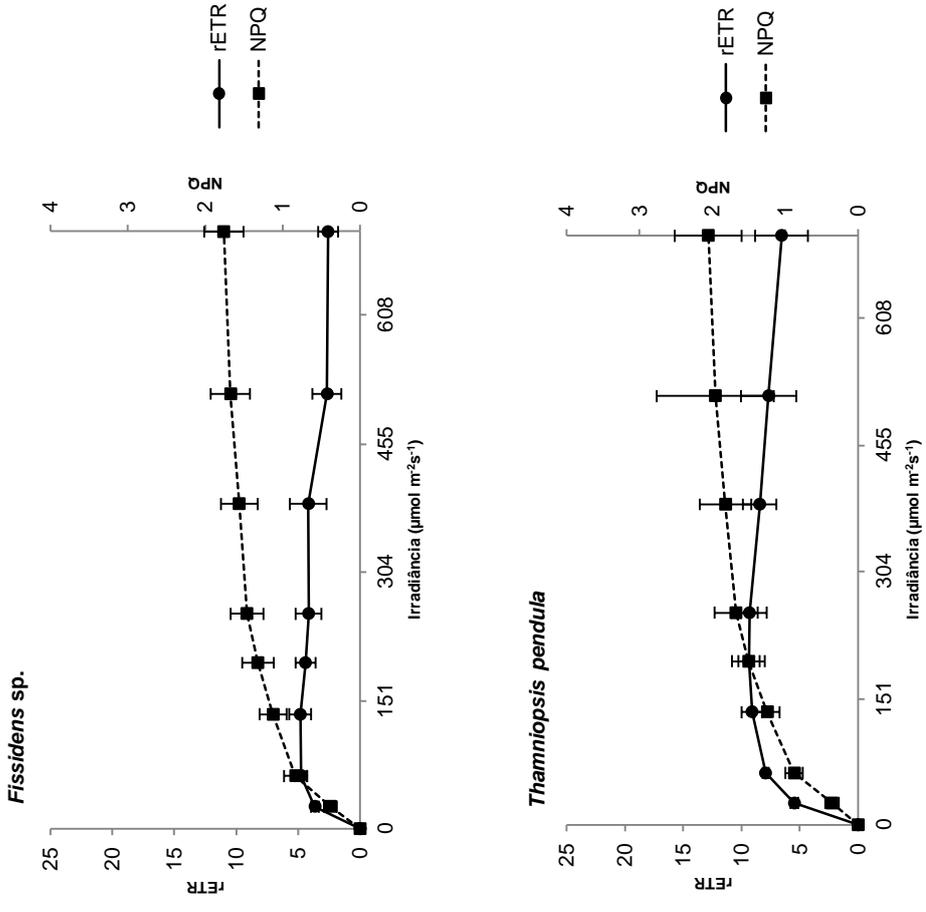


Figura 7. Curvas de fotossíntese-irradiância da taxa de extinção não fotoquímica das Bryophyta investigadas baseadas nos dados de fluorescência da clorofila. Os dados são expressos em média \pm desvio-padrão (n=5). rETR = taxa de transferência de elétrons; NPQ = taxa de extinção não fotoquímica.

Hepatophyta

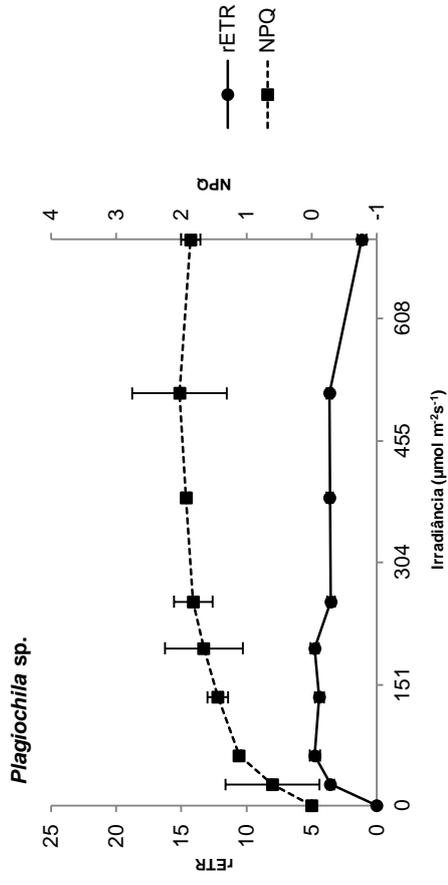


Figura 8. Curva de fotossíntese-irradiação e taxa de extinção não fotoquímica da Hepatophyta investigada baseada nos dados de fluorescência da clorofila. rETR = taxa de transferência de elétrons; NPQ = taxa de extinção não fotoquímica.

Comunidade Perifítica

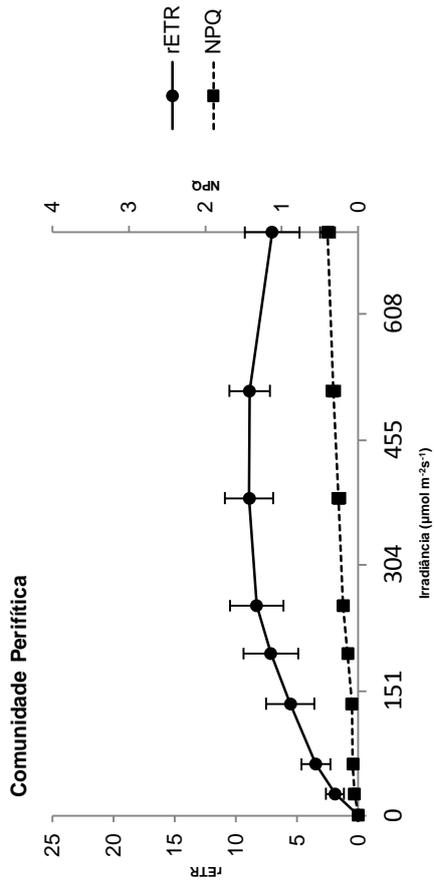


Figura 9. Curva de fotossíntese-irradiância e taxa de extinção não fotoquímica da comunidade perifítica investigada baseada nos dados de fluorescência da clorofila. rETR = taxa de transferência de elétrons; NPQ = taxa de extinção não fotoquímica.

Chlorophyta

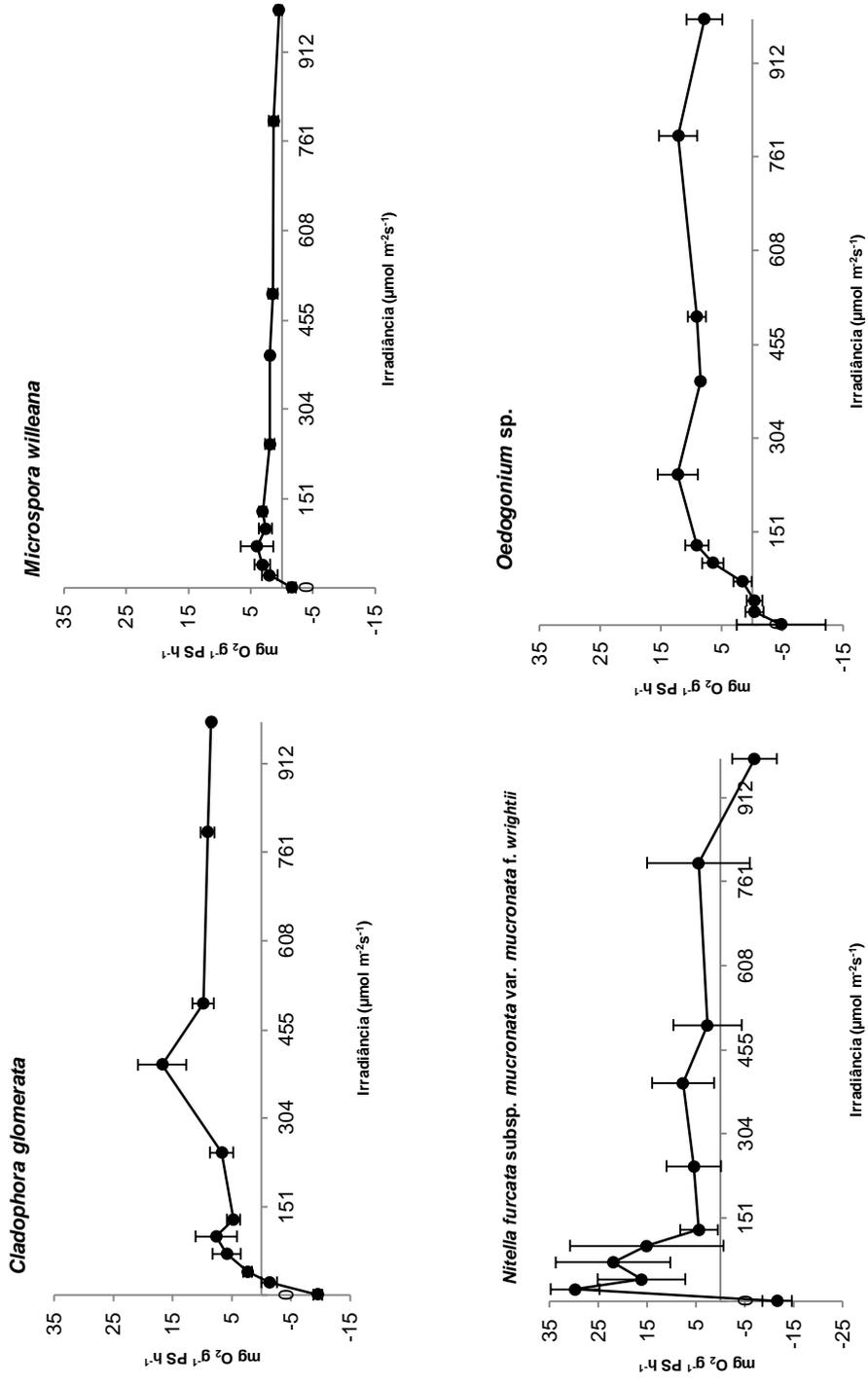


Figura 10. Curvas de fotossíntese-irradiância das Chlorophyta investigadas baseadas nos dados evolução do oxigênio dissolvido. Os dados são expressos em média ± desvio-padrão (n=5).

Cyanobacteria

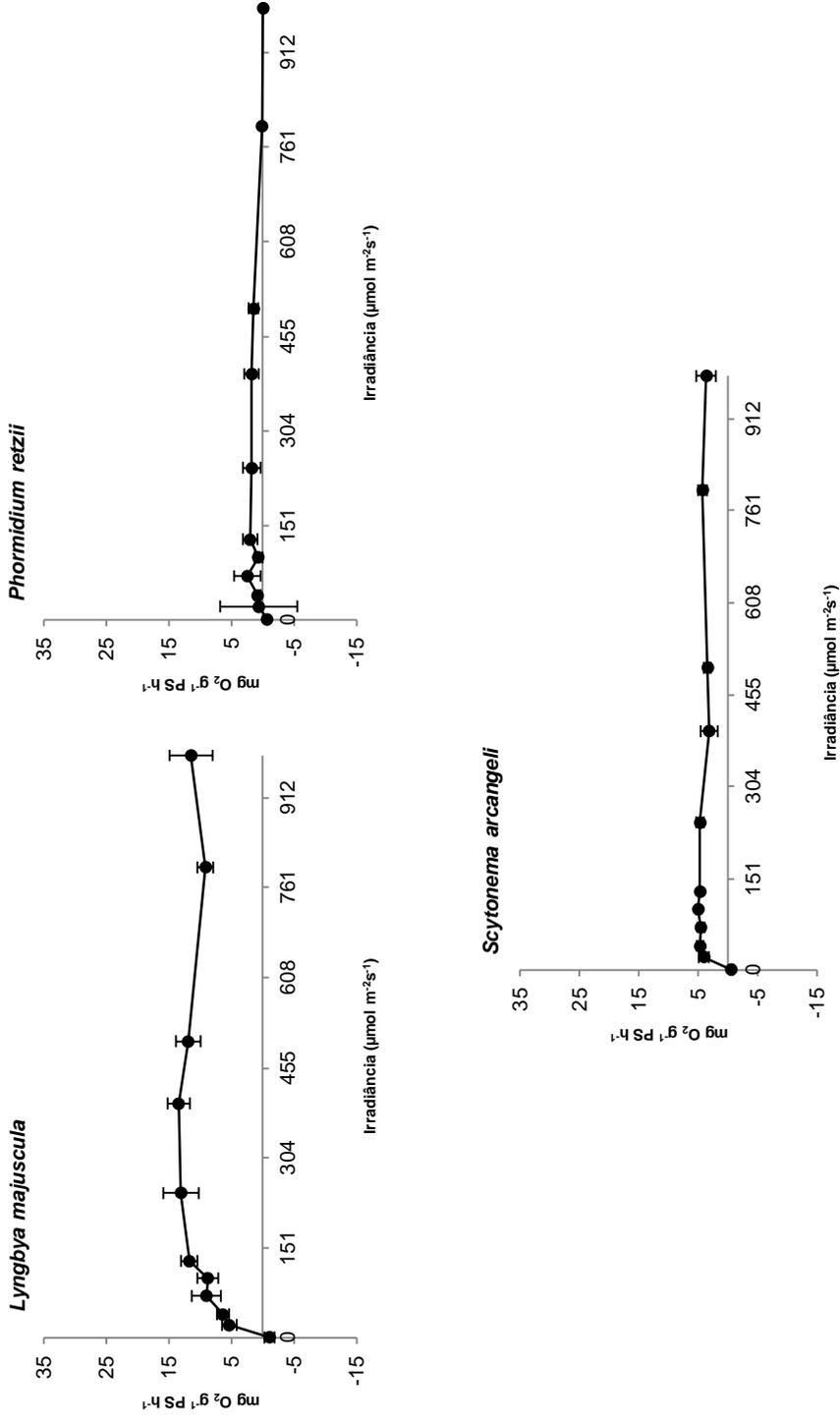


Figura 11. Curvas de fotossíntese-irradiância das Cyanobacteria investigadas baseadas nos dados evolução do oxigênio dissolvido. Os dados são expressos em média \pm desvio-padrão (n=5).

Rhodophyta

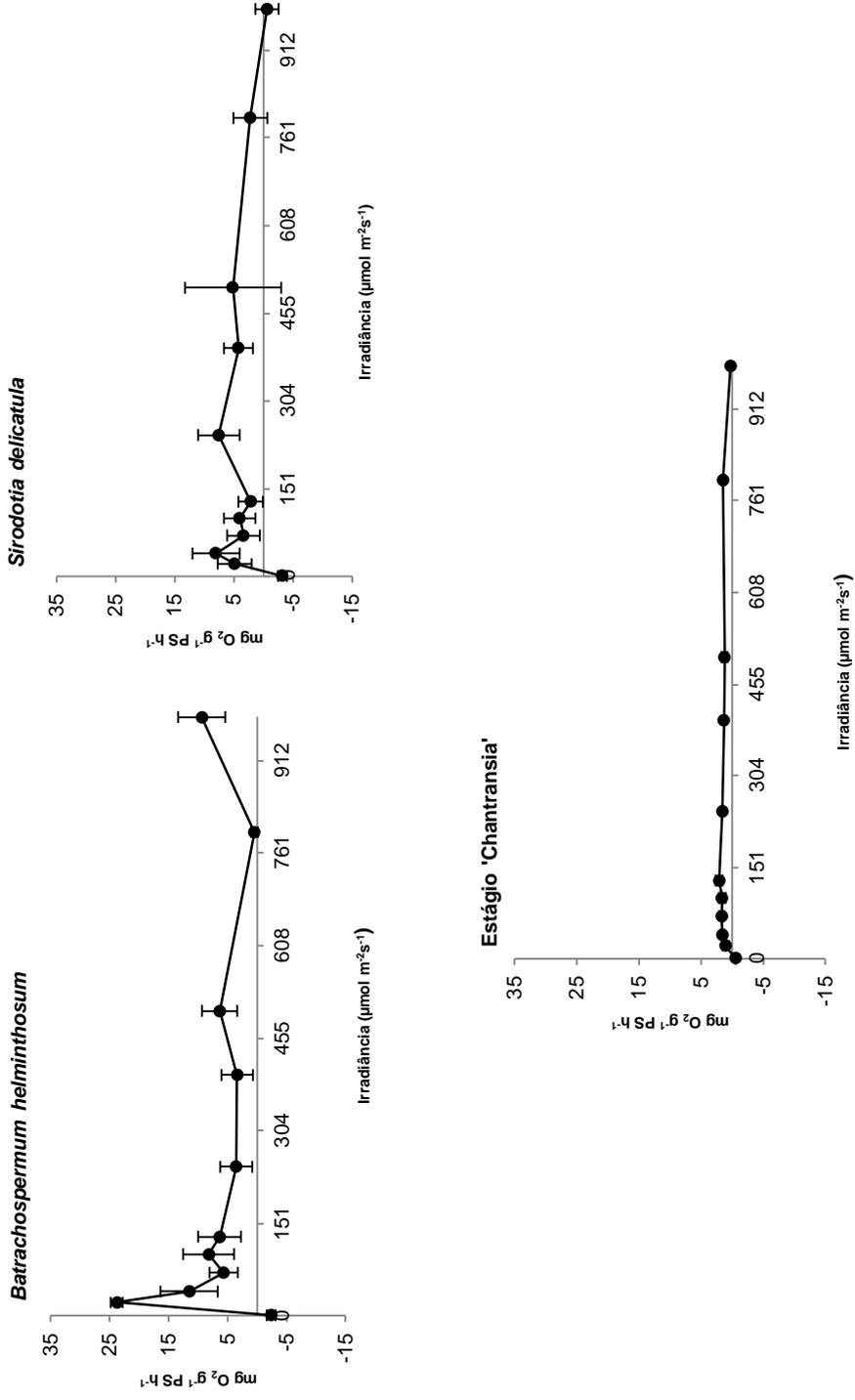


Figura 12. Curvas de fotossíntese-irradiância das Rhodophyta investigadas baseadas nos dados evolução do oxigênio dissolvido. Os dados são expressos em média \pm desvio-padrão (n=5).

Xanthophyta

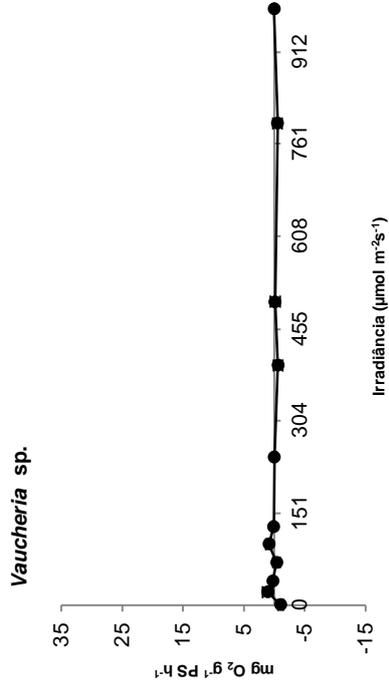


Figura 13. Curva de fotossíntese-irradiância para a Xanthophyta investigada baseada nos dados evolução do oxigênio dissolvido.

Magnoliophyta

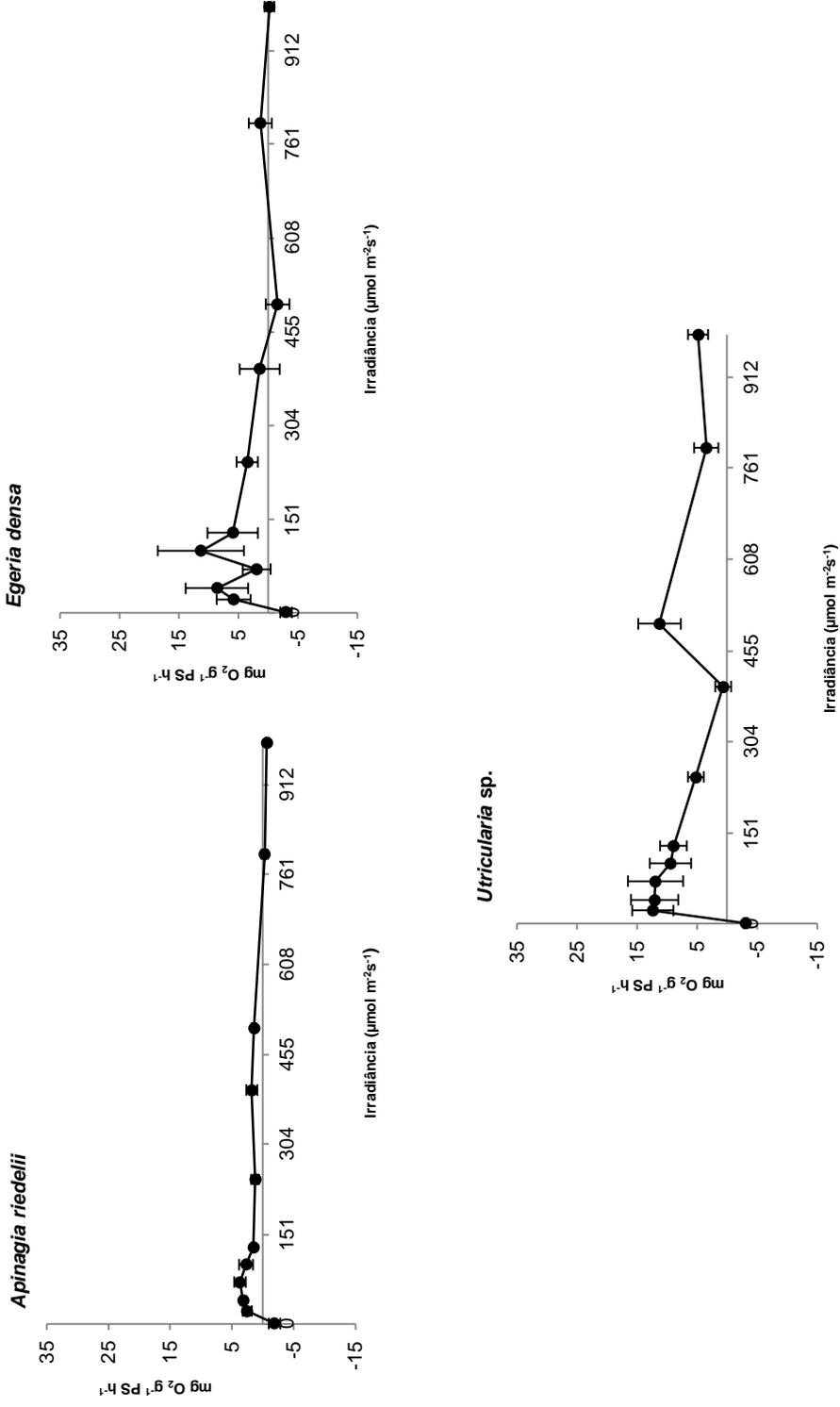


Figura 14. Curvas de fotossíntese-irradiância das Magnoliophyta investigadas baseadas nos dados evolução do oxigênio dissolvido. Os dados são expressos em média \pm desvio-padrão (n=5).

Bryophyta

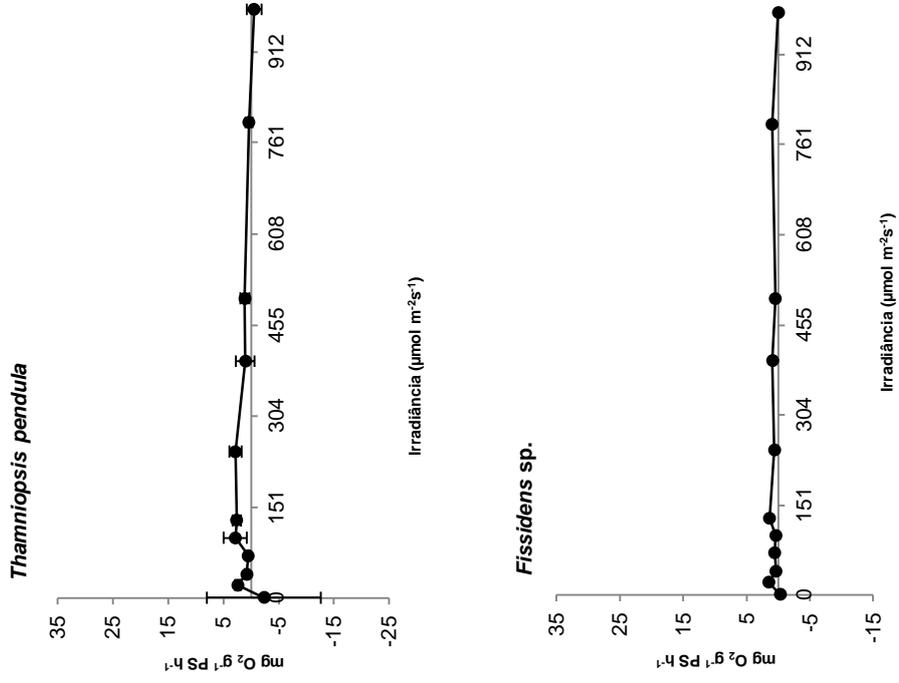


Figura 15. Curvas de fotossíntese-irradiância das Bryophyta investigadas baseadas nos dados evolução do oxigênio dissolvido. Os dados são expressos em média \pm desvio-padrão (n=5).

Hepatophyta

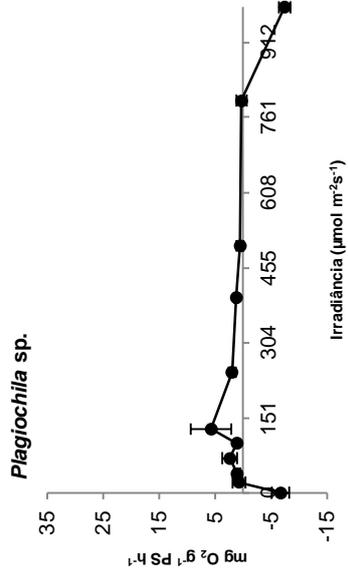


Figura 16. Curva de fotossíntese-irradiância da Hepatophyta investigada baseada nos dados evolução do oxigênio dissolvido.

Comunidade Perifítica

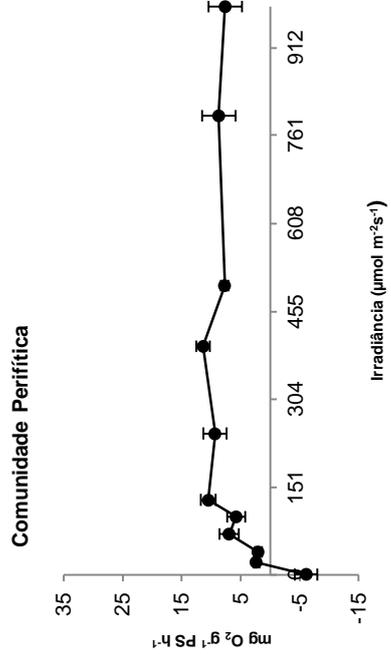


Figura 17. Curva de fotossíntese-irradância da comunidade perifítica investigada baseada nos dados evolução do oxigênio dissolvido.

APÊNDICES

TABELAS

Tabela 1. Lista das espécies estudadas com indicação das coordenadas geográficas e classe de sombreamento (DeNicola *et al.* 1992) dos riachos onde foram coletados.

Espécie	Coordenada geográfica do riacho	Classe de sombreamento
Comunidade Perifítica		
Chlorophyta		
<i>Chlamydomonas</i> sp.		
<i>Cosmarium</i> sp.		
<i>Scenedesmus</i> sp.		
Cyanobacteria		
<i>Heteroleibleinia</i> sp.	22° 45' 28'' S e 50° 31' 38'' O	Aberto
<i>Merismopedia</i> sp.		
Bacillariophyta		
<i>Achnantheidium</i> sp.		
<i>Encyonema</i> sp.		
<i>Eunotia</i> sp.		
<i>Fragilaria</i> sp.		
<i>Gomphonema</i> sp.		
Demais produtores		
Chlorophyta		
<i>Cladophora glomerata</i> (L.) Kütz	22° 45' 28'' S e 50° 31' 38'' O	Aberto
<i>Microspora willeana</i> Lagerheim	22° 39' 32'' S e 50° 30' 55'' O	Aberto
<i>Nitella furcata</i> subsp. <i>mucronata</i> var. <i>mucronata</i> f. <i>wrightii</i> (Groen. et. Groen.) Wood	22° 40' 11'' S e 50° 28' 59'' O	Aberto
<i>Oedogonium</i> sp.		
Cyanobacteria		
<i>Lyngbya majuscula</i> Gomont	22° 45' 28'' S e 50° 31' 38'' O	Aberto
<i>Phormidium retzii</i> (C. Agardh) Gomont	22° 37' 36'' S e 50° 26' 48'' O	Aberto
<i>Scytonema arcangeli</i> Bornet & Flahault	22° 34' 49'' S e 50° 21' 57'' O	Parcialmente Sombreado
Rhodophyta		
<i>Batrachospermum helminthosum</i> Bory	22° 38' 29'' S e 50° 12' 13'' O	Aberto
<i>Sirodotia delicatula</i> Skuja	22° 37' 38'' S e 50° 26' 43'' O	Aberto
Estágio 'Chantransia'	22° 36' 25'' S e 50° 25' 46'' O	Aberto
Xanthophyta		
<i>Vaucheria</i> sp.	22° 39' 32'' S e 50° 30' 55'' O	Parcialmente sombreado
Magnoliophyta		
<i>Apinagia riedelii</i> (Bong.) Tul.	22° 44' 25'' S e 50° 22' 16'' O	Aberto
<i>Egeria densa</i> Planch.	22° 34' 49'' S e 50° 21' 57'' O	Parcialmente sombreado
<i>Utricularia</i> sp.	22° 34' 49'' S e 50° 21' 57'' O	Parcialmente sombreado
Bryophyta		
<i>Fissidens</i> sp.	22° 38' 18'' S e 50° 29' 1'' O	Parcialmente Sombreado
<i>Thamniopsis pendula</i> (Hook.) M.Fleisch.	22° 39' 32'' S e 50° 30' 55'' O	Parcialmente Sombreado
Hepatophyta		
<i>Plagiochila</i> sp.	22° 38' 18'' S e 50° 29' 1'' O	Parcialmente Sombreado

Tabela 2. Parâmetros gerados a partir das curvas F-I de cada espécie baseadas nos dados de medida da fluorescência da clorofila. Os dados são expressos em média \pm desvio-padrão.

Espécies	F_{\max} ($\mu\text{mol elétrons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	I_k ($\mu\text{mol fótons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	Requerimento quântico efetivo ($\Delta F/F_m$)	Extinção Não Fotoquímica (NPQ)	α (rETR)	β (rETR)
Chlorophyta						
<i>Cladophora glomerata</i>	15,7 \pm 2,5	1128,8 \pm 27,5	0,59 \pm 0,05	1,00 \pm 0,06	0,01 \pm 0,00	-0,02 \pm 0,02
<i>Microspora willeana</i>	16,9 \pm 1,8	535,1 \pm 60,1	0,76 \pm 0,01	3,19 \pm 0,38	0,03 \pm 0,01	-0,13 \pm 0,04
<i>Nitella furcata</i> subsp. <i>mucronata</i> f. <i>wrightii</i>	7,2 \pm 2,0	86,7 \pm 12,6	0,66 \pm 0,06	2,26 \pm 0,17	0,57 \pm 0,63	-0,11 \pm 0,03
<i>Oedogonium</i> sp.	19,0 \pm 1,4	574,3 \pm 40,5	0,74 \pm 0,01	1,89 \pm 0,16	0,03 \pm 0,00	-0,08 \pm 0,12
Chlorophyta						
<i>Lyngbya majuscula</i>	12,0 \pm 2,4	1265,8 \pm 102,4	0,35 \pm 0,03	0,31 \pm 0,08	0,01 \pm 0,00	-0,01 \pm 0,04
<i>Phormidium retzii</i>	3,5 \pm 1,3	12,9 \pm 4,1	0,35 \pm 0,12	0,12 \pm 0,04	0,83 \pm 0,42	-0,43 \pm 0,11
<i>Scytonema arcangeli</i>	4,4 \pm 0,8	224,7 \pm 29,0	0,40 \pm 0,34	0,71 \pm 0,23	0,02 \pm 0,00	-0,12 \pm 0,04
Rhodophyta						
<i>Batrachospermum helminthosum</i>	3,7 \pm 1,4	69,5 \pm 27,3	0,60 \pm 0,02	1,50 \pm 0,18	0,06 \pm 0,01	-0,14 \pm 0,09
<i>Sirodotia delicatula</i>	2,9 \pm 1,1	36,0 \pm 9,7	0,56 \pm 0,09	1,49 \pm 0,37	0,08 \pm 0,01	-0,36 \pm 0,07
Estágio 'Chantransia'	4,3 \pm 1,0	72,5 \pm 24,5	0,64 \pm 0,03	1,40 \pm 0,12	0,06 \pm 0,01	-0,24 \pm 0,06
Xanthophyta						
<i>Vaucheria</i> sp.	3,7 \pm 0,9	65,8 \pm 18,8	0,49 \pm 0,10	0,47 \pm 0,11	0,06 \pm 0,01	-0,27 \pm 0,15
Magnoliophyta						
<i>Apinagia riedelii</i>	10,2 \pm 2,2	263,8 \pm 39,7	0,66 \pm 0,03	0,67 \pm 0,27	0,04 \pm 2,24	-0,06 \pm 0,03
<i>Egeria densa</i>	6,1 \pm 1,1	105,2 \pm 29,4	0,65 \pm 0,06	1,40 \pm 0,34	0,06 \pm 0,00	-0,25 \pm 0,02
<i>Utricularia</i> sp.	6,0 \pm 0,3	165,1 \pm 23,9	0,65 \pm 0,06	1,45 \pm 0,49	0,04 \pm 0,32	-0,14 \pm 0,05
Bryophyta						
<i>Thamniopsis pendula</i>	9,2 \pm 1,3	257,5 \pm 32,9	0,69 \pm 0,01	1,76 \pm 0,21	0,05 \pm 0,02	-0,09 \pm 0,03
<i>Fissidens</i> sp.	4,8 \pm 0,9	6,9 \pm 1,5	0,69 \pm 0,01	2,05 \pm 0,41	0,70 \pm 0,62	-0,20 \pm 0,02
Hepatophyta						
<i>Plagiochila</i> sp.	4,7 \pm 0,8	25,2 \pm 9,8	0,68 \pm 0,02	1,85 \pm 0,30	0,85 \pm 0,80	-0,24 \pm 0,77
Comunidade Perifítica						
Comunidade Perifítica	9,2 \pm 1,9	1010,6 \pm 87,5	0,41 \pm 0,06	0,40 \pm 0,08	0,01 \pm 0,00	-0,07 \pm 0,04

Tabela 3. Parâmetros gerados a partir das curvas F-I de cada espécie baseadas nos dados de medida da evolução do oxigênio dissolvido. Os dados são expressos em média \pm desvio-padrão.

Espécies	F_{\max} ($\text{mg O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{PS} \cdot \text{h}^{-1}$)	I_c ($\mu\text{mol f\acute{o}tons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	I_k ($\mu\text{mol f\acute{o}tons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	α	β	P/R
Chlorophyta						
<i>Cladophora glomerata</i>	12,7 \pm 2,7	27,2 \pm 3,9	1778,9 \pm 546,6	0,01 \pm 0,01	0,09 \pm 0,03	1,3 \pm 0,3
<i>Microspora willeana</i>	5,3 \pm 0,9	11 \pm 2,3	530,0 \pm 14,9	0,01 \pm 0,02	-0,39 \pm 0,10	2,1 \pm 0,6
<i>Nitella furcata</i> subsp. <i>mucronata</i> f. <i>wrightii</i>	16,1 \pm 9,4	7,8 \pm 2,7	22,0 \pm 6,7	0,74 \pm 0,21	-0,49 \pm 0,29	1,4 \pm 0,8
<i>Oedogonium</i> sp.	11,7 \pm 2,3	41,2 \pm 12,8	1366 \pm 429,8	0,01 \pm 0,02	-0,12 \pm 0,03	2,4 \pm 0,5
Cyanobacteria						
<i>Lyngbya majuscula</i>	13,3 \pm 1,4	4,6 \pm 0,4	614 \pm 129,6	0,02 \pm 0,01	-0,12 \pm 0,04	11,8 \pm 1,2
<i>Phormidium reitzii</i>	1,9 \pm 0,9	13 \pm 2,9	46,6 \pm 27,1	0,04 \pm 0,01	-0,32 \pm 0,08	2,7 \pm 1,9
<i>Scytonema arcangeli</i>	4,9 \pm 2,3	3,4 \pm 0,6	61,0 \pm 6,9	0,08 \pm 0,01	-0,14 \pm 0,04	8,2 \pm 0,5
Rhodophyta						
<i>Batrachospermum helminthosum</i>	10,8 \pm 5,0	3 \pm 1,2	83,0 \pm 44,5	0,13 \pm 0,01	-0,53 \pm 0,12	4,4 \pm 2,1
<i>Sirodotia delicatula</i>	6,8 \pm 2,9	10,2 \pm 4,2	57,9 \pm 24,9	0,17 \pm 0,11	-0,60 \pm 0,23	2,14 \pm 0,91
Estágio 'Chantransia'	2,0 \pm 0,5	9,7 \pm 3,3	26,1 \pm 7,0	0,08 \pm 0,01	-0,34 \pm 0,07	3,5 \pm 0,8
Xanthophyta						
<i>Vaucheria</i> sp.	0,17 \pm 1,9	12 \pm 2,7	28,4 \pm 3,9	0,62 \pm 0,04	-0,56 \pm 0,02	0,16 \pm 0,2
Magnoliophyta						
<i>Apinagia riedelii</i>	2,3 \pm 0,4	1 \pm 1,2	2,6 \pm 0,9	0,94 \pm 0,14	-0,45 \pm 0,07	1,24 \pm 0,23
<i>Egeria densa</i>	6,3 \pm 4,2	8 \pm 3,0	12,8 \pm 3,2	0,85 \pm 0,44	-0,50 \pm 0,14	2,1 \pm 0,4
<i>Utricularia</i> sp.	10,9 \pm 2,4	5,4 \pm 1,1	63,3 \pm 8,0	0,17 \pm 0,02	-0,30 \pm 0,07	3,5 \pm 0,8
Bryophyta						
<i>Thamniopsis pendula</i>	2,3 \pm 0,8	11 \pm 1,3	44,7 \pm 12,9	0,09 \pm 0,04	-0,50 \pm 0,06	1,0 \pm 0,3
<i>Fissidens</i> sp.	1,1 \pm 0,4	6,5 \pm 3,2	9,6 \pm 5,1	0,13 \pm 0,04	-0,45 \pm 0,01	3,4 \pm 1,5
Hepatophyta						
<i>Plagiochila</i> sp.	3,5 \pm 1,1	22,7 \pm 7,1	71,4 \pm 22,9	0,06 \pm 0,04	-0,67 \pm 0,13	0,52 \pm 0,15
Comunidade Perifítica						
Comunidade Perifítica	10,5 \pm 1,7	15,7 \pm 0,4	571,2 \pm 106,9	0,02 \pm 0,00	-0,13 \pm 0,06	1,0 \pm 0,3