



Morfologia Funcional e Função Fotossintética dos *Kelps* (Laminariales, Phaeophyta)

Olejua, Alejandro nº 23448; Domingues, Nuno nº 24178.

Introdução

As algas castanhas (Phaeophyta) são praticamente exclusivas do meio marinho, encontrando-se nesta classe as macroalgas mais conspícuas de águas temperadas, boreais e polares. Existem cerca de 1500 espécies conhecidas e onde existem dominam as costas rochosas mais frias do mundo (Raven *et al.*, 2003). Dentro desta classe encontra-se entre outras, a Ordem Laminariales, sendo os indivíduos a ela pertencentes também designados como *kelps* (Raven *et al.*, 2003; Lee, 1992). A Ordem Laminariales por sua vez dividia-se em 1992 em 4 famílias segundo Lee: Chordaceae, Laminareaceae, Lessoniaceae e Alariaceae. Hoje em dia existem mais 2 famílias: Phyllariaceae e Pseudochordaceae, entre outras não classificadas.

Kelp é então um termo geral usado para descrever as grandes macroalgas castanhas da Ordem Laminariales. Os *kelps* possuem os corpos mais diferenciados de todas as algas (Raven *et al.*, 2003). São plantas que atingem grandes tamanhos, que se podem encontrar normalmente nas águas mais frias do globo (Lee, 1992), produzindo as estruturas vivas de maior comprimento existentes nos sistemas bentónicos marinhos (Dayton, 1985 in Robert, 2002). As Laminariales são o principal grupo das Phaeophyta em termos económicos. Na Europa, a

palavra *kelp* refere-se à cinza resultante depois da queima destas algas. Na América as algas são designadas como *kelp* bem como a cinza preparada a partir delas (Lee, 1992).

O *Kelp*: caracterização geral e morfologia funcional

Devido à sua altura, os *kelps* são divididos em 3 grupos morfológicos (Dayton, 1985 in Steneck *et al.*, 2002). Os *kelps* de copa compreendem as espécies de maiores dimensões e que produzem copas flutuadoras. Pertence a este grupo a alga gigante *Macrocystis spp.*, a qual pode atingir 45 metros de comprimento (Steneck *et al.*, 2002), ou mesmo 60 metros de comprimento segundo Raven *et al.*, 2003. Dentro deste grupo, os *kelps* mais pequenos, como *Nereocystis leutkeana*, podem atingir os 10 metros de comprimento. Os *kelps* “stipitate” são o grupo que se encontra assegurado acima do bentos através de estipes rígidos. Este grupo inclui algumas espécies de *Laminaria sp.*, das quais a maioria não chega a atingir 5 metros de comprimento, excepto algumas que atingem 10 metros. Os *kelps* “prostratre” incluem as algas mais diminutas que crescem por cima do bentos e cobrem-no com as suas ramificações. Este grupo inclui muitas espécies de *Laminaria sp.* (Steneck *et al.*, 2002).

As florestas de *kelps* dominam os habitats marinhos em zonas costeiras rochosas pouco profundas de águas frias, sendo a sua distribuição global fisiologicamente determinada pela luz e pela quantidade de nutrientes, a elevadas latitudes, e por águas quentes e outras macrófitas a baixas latitudes. Ocorrem aproximadamente em franjas latitudinais médias compreendidas entre os 40° e 60° de latitude nos dois hemisférios (Steneck *et al.*, 2002). Estas florestas incluem para além dos *kelps* uma inumerável biota associada, como mamíferos marinhos, peixes, crustáceos, moluscos e outras algas e uma epibiota que em conjunto faz desta floresta um dos ecossistemas mais diversos e produtivos do mundo (Mann, 1973 in Steneck *et al.*, 2002).

ordem Laminariales pode não ser um grupo monofilético (Tan & Dwehl, 1996 in Graham & Wilcox, 2000)

As Laminariales são caracterizadas por possuírem um talo esporófito grandemente diferenciado num órgão de fixação, um estipe e lâminas (estruturas tipo folhas) com um meristema intercalar localizado na junção do estipe e das lâminas. O sistema de fixação é constituído por estruturas ramificadas de tecido grosso chamados hapteros, os quais garantem a fixação da alga ao substrato. O estipe permite manter as folhas estendidas para uma absorção mais eficiente da luz e fornecem flexibilidade à alga. O tamanho e diâmetro do estipe podem variar em algumas espécies (Graham & Wilcox, 2000).

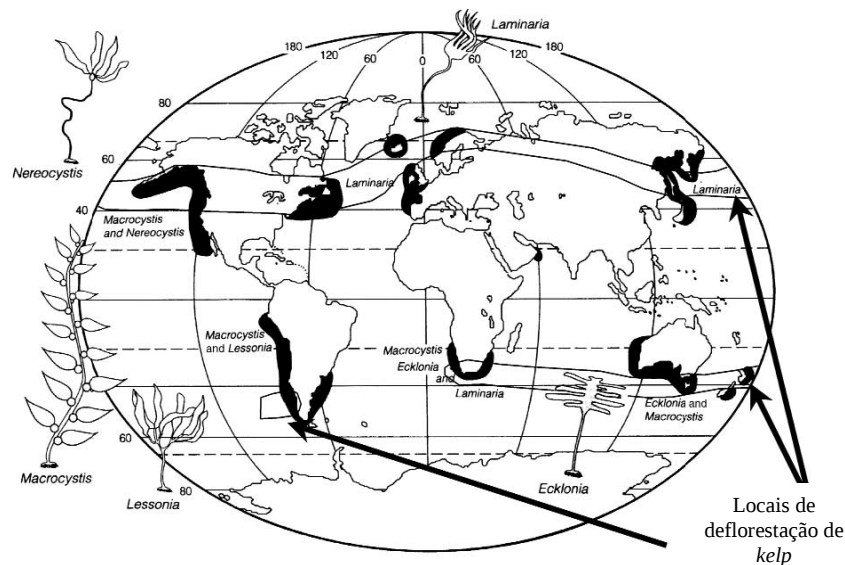


Figura 1 – Distribuição das florestas de *kelp* no mundo (géneros dominantes) (de Steneck *et al.*, 2002).

Características como a organização do talo, modo de crescimento, tipo de reprodução sexuada e história de vida permitem diferenciar as algas da ordem Laminariales das restantes ordens da classe Phaeophyceae (Clayton, 1999 in Graham & Wilcox, 2000). Estudos de sistemática molecular sugerem que a

Este pode ser grosso ou fino ou deixar de existir no estado maduro noutras. As lâminas também podem variar, sendo inteiras nalgumas espécies ou com divisões longitudinais noutras. Lateralmente ao estipe ou na base das lâminas, pode existir uma estrutura insuflada chamada pneumatocisto (Graham & Wilcox, 2000).

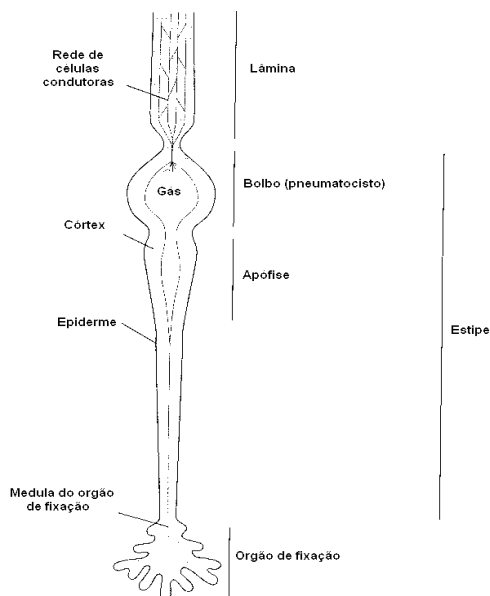


Figura 2 – Representação esquemática da estrutura de *Nereocystis luetkeana* (Graham & Wilcox, 2000).

Os *kelps* atingem uma morfologia complexa e subsequentemente ocorre uma diferenciação dos processos metabólicos ao longo do talo (Gómez *et al.*, 2005). Nas espécies de Laminariales, a zona apical é a parte especializada na fotossíntese, enquanto a zona de crescimento meristemático se encontra na região basal da lâmina (Gómez *et al.*, 2005). Os membros desta ordem são parenquimatosos, sendo o crescimento efectuado a partir de um meristema intercalar, localizado entre a lâmina e o estipe (Lee, 1992).

Os alginatos são um grupo de substâncias derivado do *kelp*, usados como agentes de engrossamento/espessamento e como estabilizadores de colóides em indústrias como a alimentar, a têxtil, cosmética, farmacêutica, do papel e outras. Em muitas regiões temperadas do mundo o *kelp* é colhido pela sua cinza, que é rica em sais de sódio e potássio, sendo por isso de valor em processos industriais. É também usado como fertilizante. A alga juntamente com a celulose (que se encontram nas

camadas interiores da parede celular), conferem a rigidez e flexibilidade que estas algas necessitam para suportar o stress causado por ondas e correntes. Também protege contra a dessecação quando há marés baixas, aumenta flutuabilidade e ajuda a impedir a fixação de organismos que queiram colonizar as lâminas (Raven *et al.*, 2003).

O ciclo de vida e a influência dos factores bióticos e abióticos

As Laminariales são afectadas por vários factores bióticos e abióticos. Entre os bióticos encontram-se a competição e o *grazing* por vários tipos de organismos (como poliquetas, artrópodes, moluscos e vertebrados (Lobban & Harrison, 1994). As plantas predominantes podem sofrer *grazing* em grandes proporções, por um único tipo de herbívoro (ouriço-do-mar p.ex.). Esta causa pode ter um efeito potencialmente devastador nas tendências evolucionárias dos *kelps*. Por outro lado os peixes herbívoros têm pouco impacto no *kelp* (Lobban & Harrison, 1994).

Os factores abióticos incluem a temperatura, os nutrientes, o substrato apropriado para fixação e o mais importante de todos: a luz. As algas competem pela luz que recebem nestes sistemas (Lobban & Harrison, 1994). Sob luz fraca ou na escuridão, as células do meristema são ajudadas por reservas de carboidratos (sendo o principal o manitol), translocados das zonas apicais. A luz actua como o principal factor abiótico que regula a expressão destes processos, que ligam a fotossíntese ao crescimento (Gómez *et al.*, 2005). Por outro lado, as algas apresentam grandes flutuações de irradiação e temperatura, diária e sazonalmente, tendo desenvolvido capacidade de se adaptar ao meio

através de um potencial de aclimatização fotossintética fixado geneticamente, permitindo-lhes equilibrar o seu metabolismo, devido a mudanças de temperatura e radiação (Zou & Gao, 2005).

O seu ciclo de vida envolve uma alternância entre uma geração esporófito (de grande tamanho), com uma geração gametófito microscópica, de reprodução oogâmica. Os esporófitos geralmente não crescem a temperaturas superiores a 18-20°C e os gametófitos não produzem gâmetas a temperaturas acima dos 10-15°C. Este facto previne a distribuição de *kelp* em águas mais quentes que os valores a que os gâmetas são normalmente produzidos. Os gametófitos na maioria das Laminariales são dióicos, no entanto, o género primitivo *Chorda* é monóico (Lee, 1992).

São particularmente a luz (irradiância, qualidade da luz e fotoperíodo) e a temperatura os factores ambientais que mais influenciam o ciclo de vida do *kelp* (Lee, 1992; Altamirano *et al.*, 2003).

Crescimento: efeito da fotossíntese e translocação de carboidratos

Estas algas desenvolveram a capacidade de modificar o sistema fotossintético como resposta a alterações luminosas no meio, ao longo do dia. Esta habilidade permite armazenar e utilizar a energia suficiente para crescer durante o Inverno, enquanto no Verão não devem transferir aos centros de reacção quantidades de fotões que possam danificar a alga (Fairhead & Cheshire, 2004). Quando o fotoperíodo mínimo crítico é atingido no Outono, inicia-se a formação de novas lâminas e o crescimento da alga. No Verão o crescimento desacelera mesmo com a temperatura e radiação PAR ('Photosynthetic Available

Radiation') elevadas. Pensa-se que este mecanismo serve para a acumulação de carboidratos para crescimento numa fase posterior ou crescimento activo quando estão disponíveis os níveis de azoto necessários (Henley & Dunton, 1995). O grande significado ecológico dos *kelps* gigantes baseia-se na sua capacidade de crescimento rápido com capacidade de atingir tamanhos grandes devido ao seu sistema de translocação (Graham & Wilcox, 2000). Taxonomicamente os *kelps* não são muito diversificados, mas apesar disto, são altamente diversificados estrutural e funcionalmente, possuindo células especializadas para o mecanismo de translocação, que transporta solutos ao longo do talo, permitindo-lhes atingir um grande tamanho e uma morfologia diversificada (Robert, 2002). Schmitz e Lobban (1976) *in* Round (1985) mostraram que esta actividade é partilhada por pelo menos 13 géneros de Laminariales, sendo um mecanismo importante para o suplemento de fotossintatos a partir das folhas mais velhas para o desenvolvimento ou regeneração de folhas novas.

Nos estipes e nas folhas destas algas ocorre uma especialização dos tecidos, sendo observada à periferia do interior do talo uma camada de células pigmentadas, com função meristemática, cuja divisão leva ao aumento do diâmetro do talo, constituindo a meristoderme (Graham & Wilcox, 2000). A seguir, internamente ao meristema são encontradas células incolores que constituem o córtex, estas células organizam-se de modo a formar uma área medular que alberga células especializadas na filtração e translocação de solutos denominadas por hifas trompeta. Consideradas estruturas análogas aos vasos condutores das plantas vasculares terrestres, as hifas trompeta são células alongadas com perfurações nos

extremos da parede celular, por vezes expandidas e dispostas em série, ligadas à extremidade terminal umas das outras (Lobban & Harrison, 1994; Graham & Wilcox, 2000).

Sob condições de pouca radiação solar, a actividade do meristema pode então ser garantida pelo mecanismo de translocação de carboidratos armazenados nas zonas apicais (Kramer, 1984 *in* Gómez *et al.*, 2005). Os produtos transportados incluem manitol (53%), aminoácidos livres (45%), malato (2%) e iões inorgânicos (Parker, 1965 *in* Graham & Wilcox, 2000), sendo estes os maiores produtos da fotossíntese nas algas castanhas (Round, 1985). A inclusão destes solutos nas células transportadoras pode ser feita por mecanismos simplásticos ou apoplásticos, sendo o primeiro através de ligações intercelulares denominadas plasmodesmata, e no segundo caso através de moléculas transportadoras da membrana, podendo ocorrer apenas um mecanismo ou os dois em simultâneo. Buggeln (1985) *in* Graham & Wilcox (2000) utilizou bicarbonato radioactivo em estudos com *Macrocystis sp.*, e observou um padrão simplástico, existindo ligações entre as células fotossintéticas e as células transportadoras da medula, sendo o mecanismo apoplástico dificilmente observado. A taxa de translocação varia muito de espécie para espécie, 65-78 cm h⁻¹ em *Laminaria* e 50 cm dia⁻¹ em *Macrocystis* (Parker, 1965 *in* Graham & Wilcox, 2000). Este processo ocorre tanto na luz como no escuro permitindo o movimento de fotossintatos das partes mais iluminadas para as partes menos iluminadas da alga para manter o seu crescimento, facto que permite também o crescimento da alga em grandes densidades.

Pode-se então dizer que os *kelps* exibem um ciclo de crescimento sazonal forte, caracterizado por um crescimento

rápido, com o alongamento das lâminas a ocorrer no fim do Inverno, início da Primavera, sendo ajudado em parte pelo armazenamento de carboidratos no Verão (Henley & Dunton, 1995).

Actividade fotossintética

O processo fotossintético das algas é similar ao mecanismo físico observado nas plantas terrestres, constando também de uma fase escura e uma fase luminosa. A luminosa consiste na captura de energia e conversão em potenciais químicos, como ATP e NADPH, através de 3 processos: absorção de energia, aprisionamento (dos fotões) e geração do potencial químico. A fase escura inclui a sequência das reacções pelas quais o potencial químico é usado para fixar e reduzir o carbono orgânico (Lobban & Harrison, 1994). Ocorrem diferenças em relação às plantas terrestres a nível da organização dos cloroplastos, estando os tilacóides agrupados em 3 nas Phaeophyta (Teixeira & Ricardo, 1998). Outra diferença reside na constituição pigmentosa dos cloroplastos, sendo no caso das Phaeophyta os principais pigmentos a clorofila *a*, clorofila *c* (*c1* e *c2*) e carotenóides (essencialmente a fucoxantina que lhes confere a cor) (Lobban & Harrison, 1994). Devido à diferente intensidade das radiações luminosas no meio aquático e terrestre, as algas desenvolveram mecanismos para aumentar ou diminuir a absorção, podendo alterar a concentração de pigmentos para rentabilizar ao máximo a absorção, ou então aumentar a concentração de carotenóides para proteger o centro reactivo, da fotoinibição (Lobban & Harrison, 1994).

O campo luminoso na coluna de água e a qualidade espectral, apresentam grandes variações a uma escala temporal. A quantidade de luz

que um determinado cloroplasto recebe varia numa escala de milésimas de segundo, devido a efeitos das ondas superficiais e movimento de massas de água; também varia numa escala diária, mensal e anual, devido a alterações sazonais do ângulo do sol. Varia também com a profundidade devido à atenuação (Kirk, 1994 *in* Fairhead & Cheshire, 2004). A exposição à radiação UV tem efeito significativo no desempenho fotossintético no *kelp* gigante (*M. Pyrifera*), seja na perda de funcionalidade dos centros reactivos do PSII (fotossistema II), na redução da eficiência da transferência de energia do complexo de captação de luz para o PSII, e na redução da taxa fotossintética na fase com pouca luz (Clendennen *et al.*, 1996). A fotossíntese nas plantas requer que os fotossistemas I e II sejam excitados aproximadamente de maneira igual, para uma utilização mais eficiente da energia luminosa (Fork *et al.*, 1991). Os requerimentos de luz para a fotossíntese e a performance diferem do gametófito para o esporófito. A estrutura do talo e as condições de luz nos locais de crescimento podem explicar estas diferenças. Ambos podem ser considerados como adaptados à sombra, visto desenvolverem-se na zona de sombra provocada pelas lâminas dos esporófitos adultos (Altamirano *et al.*, 2003). Gametófitos e esporófitos de *kelps* podem exibir variadas respostas ao stress ambiental, como a irradiância e a qualidade da luz. Radiação PAR elevada pode ter diferentes efeitos nos vários estados de desenvolvimento, o que se deve a variações da estrutura do talo e à adaptação à luz em cada local de desenvolvimento (Altamirano *et al.*, 2003). Gametófitos com poucas células e zoósporos podem ser vulneráveis a níveis de radiação PAR elevada, podendo por isso o limite de profundidade de *kelps*, como *M. Pyrifera*, ser imposto pelo local onde a radiação é tanta que causa mortalidade

dos estados microscópicos (gametófitos) (Graham, 1996).

Embora nas Laminariales os esporos sejam móveis, carecem de fototaxia, uma vez que estes se desenvolvem à sombra, por baixo dos *kelps* de copa adultos da geração esporófito. Estas condições luminosas variáveis nos diferentes estados de vida e desenvolvimento implicam diferenças nas necessidades luminosas para o crescimento e fotossíntese, bem como estratégias fotossintéticas diferentes (Altamirano *et al.*, 2003). Segundo estudos feitos por este autor em *Ecklonia cava*, tanto na geração gametófito como nos juvenis da geração esporófito pode ser observada uma adaptação a ambientes pouco iluminados quando comparados com os adultos da geração esporófito, devido à sua elevada capacidade fotossintética, concentração de pigmentos, eficiência fotossintética e baixa intensidade de compensação e saturação luminosa.

Sob elevada irradiância, o aparelho fotossintético absorve energia luminosa em excesso, sendo a fotossíntese reduzida por fotoinibição (Osmond, 1994 *in* Altamirano *et al.*, 2004). É aceite que a fotoinibição resulta de uma combinação de processos fotoprotectores que actuam de forma a canalizar a energia em excesso para fora do PSII, evitando assim que os componentes deste sistema se danifiquem (Altamirano *et al.*, 2003). São mostradas evidências de que a radiação PAR em excesso provoca fotoinibição de *Macrocystis pyrifera* em águas pouco profundas (Graham, 1996).

Hidrodinamismo e diversidade

Os *kelps*, como outras macroalgas marinhas fixas ao substrato, necessitam aguentar as forças hidrodinâmicas que actuam sobre elas,

impostas por velocidades de correntes elevadas (Denny & Gaylord, 2002).

Diferenças entre ambientes protegidos e expostos às ondas incluem talos mais finos e largos nos protegidos, e talos estreitos e espessos com estipes espessos nos ambientes expostos (Fowler-Walker *et al.*, 2006).

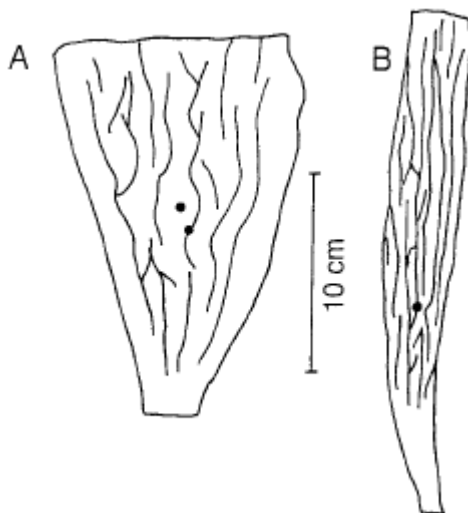


Figura 3 – Morfologia de duas lâminas de *Eisenia arborea*: uma num ambiente protegido de correntes (A) e outra num exposto (B) (Denny & Roberson, 2002).

Em indivíduos grandes a flexibilidade permite que as lâminas sigam com a corrente sem sofrerem danos, evitando as forças hidrodinâmicas. Indivíduos pequenos, devido ao tamanho reduzido juntamente com a flexibilidade, podem-se reorientar e reduzir o hidrodinamismo que actua sobre eles (Denny & Gaylord, 2002). As algas marinhas precisam das correntes e ondas para se abastecerem dos nutrientes necessários à fotossíntese (Denny & Roberson, 2002). No caso do *kelp* as interações das lâminas com as correntes são efectuadas através de reorientações da superfície da lâmina, que podem então trazer nutrientes à alga, adaptando-se as lâminas às características das correntes e/ou ondulação do meio onde habitam (Denny & Roberson, 2002).

A variedade temporal e espacial de *kelps*, é afectada por exposição às

ondas e por competição interespecífica. Na maioria das situações uma só alga pode dominar uma comunidade de *kelp* (Lobban & Harrison, 1994).

As Laminariales de águas nortenhas são geralmente muito maiores e com estipes mais longos e lâminas maiores em área do que as de algas de águas do hemisfério sul. Este fenómeno explica-se por serem mais velhas e não por terem taxas de crescimento mais elevadas (Lee, 1992). As do hemisfério sul comportam-se como fugitivas, ocupando áreas com distúrbios, não dominando as comunidades como as do Norte (Lobban & Harrison, 1994).

As espécies do Pacífico Norte têm mais diversidade morfológica, podendo assumir diferentes papéis ecológicos em diferentes habitats. No Atlântico Sul, a descoberta de uma espécie de *Laminaria* na costa do Brasil é explicada pela ocorrência de *upwelling* frio à profundidade a que estas algas crescem. Espécies de *Laminaria* do Atlântico Norte possuem uma menor diversidade morfológica para além de ser observada interfertilidade (Lobban & Harrison, 1994).

Na Califórnia existem alguns dos maiores e mais diversos habitats de *kelp* do mundo, com fauna e flora diversificadas na copa. Isto ocorre por haver uma grande área na plataforma com profundidades adequadas para o crescimento e fixação das algas (Lobban & Harrison, 1994). As florestas de *kelp* gigante (*M. pyrifera*) no hemisfério Norte vão de Año Nuevo Island na Califórnia a Punta Assuncion – Punta San Hipolito em Baja, também na Califórnia (Graham, 1996).

Conclusões e perspectivas futuras

Os *kelps* possuem uma complexa morfologia e consequentemente uma diferenciação

intrínseca do processo metabólico ao longo do talo (Lüning, 1973 *in* Gómez, 2005). Estas alterações morfofuncionais e consequentemente diferentes ritmos de desenvolvimento devido à acção do meristema basal, gradientes de sensibilidade à radiação solar podem ser esperados (Gómez, 2005). Alguns estudos com *Ecklonia cava*, revelam alterações morfológicas na estrutura do talo de modo a garantir a fotossíntese sob diferentes condições luminosas, na própria alga. Nos juvenis da geração esporófito foi observado que estes possuem menos canais corticais e medulares no interior do talo, e uma vez que estes são mais delgados do que os adultos a proporção de células fotossintéticas é maior (Hanelt, 1997 *in* Altamirano *et al.*, 2003). Na geração gametófito foi observado que todas as células dos filamentos microscópicos dos talos são pigmentadas. Tendo em conta estas diferenças morfológicas e a actividade fotossintética com base no peso total observados nas diferentes fases do ciclo de vida, é observada uma relação inversa entre a capacidade fotossintética e a complexidade do talo (Altamirano *et al.*, 2003).

Este tipo de algas têm apelado o interesse de cientistas que estudam a morfologia evolutiva, observando os mecanismos pelos quais várias algas castanhas (como *Dyctiota sp.*) desenvolvem meristemas apicais e constituem tecidos especializados, análogos aos tecidos das plantas terrestres (Graham & Wilcox, 2000). Embora não possuam a complexidade de um ambiente terrestre, as florestas de *kelp* são indicadas para estudos de diversidade, sucessão e estabilidade, visto os *kelps* responderem mais rapidamente à manipulação experimental (Lobban & Harrison, 1994). A maior parte dos estudos têm sido feitos em espécies com valor comercial, como a *Ecklonia cava* (Altamirano *et al.*, 2003), que continua pouco estudada, em termos de ecofisiologia e geração gametófito, faltando resposta para perguntas importantes como as condições luminosas óptimas para produção e crescimento, ou outros factores que possam influenciar o desenvolvimento em condições naturais.

Referências Bibliográficas

- Altamirano, M.; Murakami, A.; Kawai, H. (2003) Photosynthetic Performance and Pigment Content of Different Developmental Stages of *Ecklonia cava* (Laminariales, Phaeophyceae), *Bot. Mar.*, **46**: 9-16.
- Clendennen, S. K.; Zimmerman, R. C.; Powers, D. A.; Alberte, R. S. (1996) Photosynthetic response of the giant kelp *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyceae) to ultraviolet radiation, *J. Phycol.*, **32**: 614-620
- Denny, M; Gaylord, B. (2002) The mechanics of wave-swept algae, *J. Exp. Biol.*, **205**: 1355-1362.
- Denny, M.; Roberson, L. (2002) Blade Motion and Nutrient Flux to the Kelp, *Eisenia arborea*, *Biol. Bull.*, **203**: 1-13.
- Fairhead, V. A.; Cheshire, A. C. (2004) Seasonal and depth related variation in the photosynthesis-irradiance response of *Ecklonia radiata* (Phaeophyta, Laminariales) at West Island, South Australia, *Mar. Biol.*, **145**: 415-426.

Fork, D. C.; Herbert, S. K.; Malkin, S. (1991) Light Energy Distribution in the Brown Alga *Macrocystis pyrifera* (Giant Kelp), *Plant Physiol.*, **95**: 731-739.

Fowler-Walker, M. J.; Wernberg, T.; Connell, S. D. (2006) Differences in kelp morphology between wave-sheltered and exposed localities: morphologically plastic or fixed traits?, *Mar. Biol.*, **148**: 755-767.

Graham, L. E.; Wilcox, C. W. (2000) *Algae*, 1ª Edição, Prentice-Hall, Inc., EUA, 640 pp.

Graham, M. H. (1996) Effect of high irradiance on recruitment of the giant kelp *Macrocystis* (Phaeophyta) in shallow water, *J. Phycol.*, **32**: 903-906.

Gómez, I.; Ulloa, N.; Orostegui, M. (2005) Morpho-functional patterns of photosynthesis and UV sensitivity in the kelp *Lessonia nigrescens* (Laminariales, Phaeophyta), *Mar. Biol.*, **148**: 231-240.

Henley, W. J.; Dunton, K. H. (1995) A seasonal comparison of carbon, nitrogen, and pigment content in *Laminaria solidungula* and *L. sacchorina* (Phaeophyta) in the Alaskan Arctic, *J. Phycol.*, **31**: 325-331.

Lee, R. E. (1992) *Phycology*, 2ª Edição, Cambridge University Press, EUA, 645 pp.

Lobban, C. S.; Harrison, P. J. (1994) *Seaweed ecology and physiology*, 1ª Edição, Cambridge University Press, EUA, 366 pp.

Raven, P. H.; Evert, R. F.; Eichhorn, S. E. (2003) *Biology of Plants*, 6ª Edição, W. H. Freeman and Company/Worth Publishers, Nova Iorque, 944 pp.

Robert, S.; Graham, M.; Bourque, B.; Gorbett, D.; Erlandson, J.; Estes, T.; Tegner, M. (2002) Kelp forest ecosystems: biodiversity, stability, resilience and future, *Environmental Conservation*, **29(4)**: 436-459.

Round, F. E. (1985) *The ecology of algae*, 1ª Edição, Cambridge University Press, Cambridge, 653 pp.

Steneck, R.; Graham, M.; Bourque, B.; Gorbett, D. ; Erlandson, J. ; Estes, J. ; Tegner, M. (2002) Kelp Forest Ecosystems : Biodiversity, Stability, Resilience and Future, *Environ Conserv.*, **29(4)**: 436-459.

Teixeira, A. R. N.; Ricardo, C. P. P. (1998) *Fotossíntese*, 3ª Edição, Didáctica Editora, Lisboa, 343 pp.

Zou, D.; Gao, K. (2005) Photosynthetic Characteristics of the Economic Brown Seaweed *Hizikia fusiforme* (Sargassaceae, Phaeophyta), With Special Reference to its "Leaf" and Receptacle, *J. Appl. Phycol.*, **17**: 255-259.