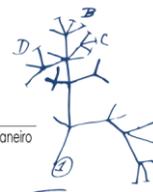




Programa de Pós-graduação em
**Biodiversidade &
Biologia Evolutiva**

Instituto de Biologia - Universidade Federal do Rio de Janeiro



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO

INSTITUTO DE BIOLOGIA

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

MICHEL BRAUN JESIONEK

**TAXONOMIA INTEGRATIVA DE ALGAS CALCÁRIAS
INCRUSTANTES DAS FORMAÇÕES RECIFAIS DA PLATAFORMA
CONTINENTAL DE ABROLHOS**

RIO DE JANEIRO

2015

Michel Braun Jesionek

TAXONOMIA INTEGRATIVA DE ALGAS
CALCÁRIAS INCRUSTANTES DAS FORMAÇÕES
RECIFAIS DA PLATAFORMA CONTINENTAL DE
ABROLHOS

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Biologia Evolutiva, Universidade Federal do Rio de Janeiro, como requisitos parcial à obtenção do título de Mestre em Biodiversidade e biologia evolutiva.

Orientadores: Dr. Gilberto M. Amado Filho e Dr. Ricardo da Gama Bahia.

Rio de Janeiro

2015

Michel Braun Jesionek

TAXONOMIA INTEGRATIVA DE ALGAS
CALCÁRIAS INCRUSTANTES DAS FORMAÇÕES
RECIFAIS DA PLATAFORMA CONTINENTAL DE
ABROLHOS

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Biologia Evolutiva, Universidade Federal do Rio de Janeiro, como requisitos parcial à obtenção do título de Mestre em Biodiversidade e biologia evolutiva.

Aprovada em

Dr. Gilberto Menezes Amado Filho – JBRJ

Dra. Michelle Regina Lemos Klautau - UFRJ

Dra. Mariana Cabral de Oliveira - USP

Dr. Rodrigo Mariath Varela da Costa - JBRJ

Agradecimentos

Agradeço ao meu orientador Dr. Gilberto M. Amado Filho por todo ensinamento durante meu mestrado e por tornar possível a realização deste trabalho. Ao meu coorientador e amigo Dr. Ricardo da Gama Bahia pelo empenho durante estes dois anos.

A todos meus colegas de laboratório que de alguma maneira contribuíram para a elaboração e execução desta dissertação. Minha família pelo apoio e a minha querida esposa.

Ao pesquisador Dr. Walter Adey do museu de historia natural do *Smithsonian Institution*, por me receber com a maior simpatia em seu laboratório e me disponibilizar uma infraestrutura excelente. Não posso deixar de agradecer a Dra Jazmin Hernandez Kantum, também museu de história natural do *Smithsonian Institution*, por me acompanhar nos laboratórios de Biologia Molecular, por toda a ajuda e ensinamentos que foram essenciais para o desenvolvimento do trabalho. Muito obrigado.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado concedida, o que me possibilitou a dedicação integral às atividades do mestrado.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e a BRASOIL pelo financiamento dos projetos de pesquisa aos quais esta dissertação está vinculada.

“ a persistência é o menor caminho do êxito”

(Charles Chaplin)

Resumo

Jesionek, Michel Braun. Taxonomia intergrativa de algas calcárias incrustantes das formações recifais da plataforma continental de Abrolhos. Rio de Janeiro, 2015. Dissertação (Mestrado em Biodiversidade e Biologia Evolutiva-Instituto de Biologia. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

As algas calcárias incrustantes (CCA) são organismos engenheiros, tendo grande importância na biossuturação e ocupação dos substratos nos recifes coralíneos em todo o mundo e fornecendo habitats para diversas formas de vidas. São comuns nos recifes rasos da Plataforma Continental de Abrolhos (PCA), que é a formação coralínea mais importante do Atlântico sul e um ambiente com elevada biodiversidade. A taxonomia de CCA baseada exclusivamente em morfoanatomia apresenta algumas limitações como, por exemplo, a necessidade de se obter indivíduos férteis, que é fundamental para qualquer identificação a partir do nível de ordem. A proposta fundamental desse trabalho é a utilização de dados morfoanatômicos e reprodutivos associados a dados moleculares de maneira integrativa, permitindo maior robustez na análise taxonômica do grupo. Desta forma, os objetivos do presente estudo foram: inventariar e descrever as espécies de CCA do maior complexo de recifes coralíneos do Atlântico sul (i.e. PCA), identificar no nível morfoanatômico e molecular as principais espécies de CCA dos recifes rasos da PCA, validar caracteres morfoanatômicos para a taxonomia do grupo a partir de dados moleculares e determinar o posicionamento filogenético das espécies encontradas em relação a outros espécimes e táxons de CCA de diferentes regiões do mundo. Quinze espécimes abrangendo os principais morfótipos de CCA que ocorrem na PCA foram coletados nos anos de 2012 e 2014, entre 3-7 m de profundidade, nos recifes de Parcel das Paredes, Arquipélago de Abrolhos, Parcel dos Abrolhos e Recife Califórnia. A partir destas amostras, foram geradas 15 sequências do marcador plastidial *psbA*, e sete sequências para o mitocondrial COI, formando dois conjuntos de dados com os diferentes marcadores, além de sequências do GenBank. Foram identificados nesse estudo sete espécies de CCA: *Hydrolithon reinboldii*, *Lithophyllum kotschyianum*, *Pneophyllum conicum*, *Porolithon onkodes*, *Lithothamnion crispatum*, *Mesophyllum erubescens* e *Sporolithon ptychoides* sendo *H. reinboldii* e *P. conicum* novas ocorrências para a região da PCA. Diferenças no aspecto da morfologia externa entre espécimes identificados anatomicamente como *Mesophyllum erubescens* e *Lithophyllum kotschyianum*, que se posicionaram em

linhagens distintas nas análises moleculares realizadas, justificam um maior cuidado na escolha dos caracteres a serem usados na delimitação de espécies de CCA. Aspectos da morfologia externa, que não vinham sendo tratados como caracteres importante na separação de espécies de CCA, devem ser levados em consideração. Com os resultados obtidos foi possível demonstrar para alguns indivíduos que tradicionalmente seriam reconhecidos como sendo de uma mesma espécie (por apresentarem as mesmas características anatômicas) que estes apresentaram divergências na morfologia externa, e nas análises filogenéticas. Os resultados das análises moleculares foram importantes para a taxonomia de CCA, complementando a identificação de espécimes onde a fase e/ou maturidade reprodutiva em que se encontravam não favorecia a identificação por comparações morfoanatômicas, demonstrando a relevância de se utilizar dados morfoanatômicos associados a dados moleculares.

Palavras-chave: algas calcárias incrustantes, morfoanatomia, taxonomia molecular, COI, *psbA*

Abstract

Jesionek, Michel Braun. Integrative taxonomy of crustose coralline algae from coralline reefs of the Abrolhos continental shelf. Rio de Janeiro, 2015. Master dissertation (Master in Biodiversity and Evolutionary Biology – Instituto de Biologia. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

The crustose coralline algae (CCA) are considered engineer organisms with great importance in the bioconstruction and occupation of coralline reefs worldwide and providing habitats for a variety of life forms. They are common in the shallow reefs of the Abrolhos Continental Shelf (PCA), which is the main coralline formation in the south Atlantic Ocean and an environment supporting a high biodiversity. The CCA taxonomy exclusively based on morpho-anatomy faces some limitations, for example, the requirement to obtain fertile specimens which is essential for any identification at order level or below. The main purpose of this work is the integration of morpho-anatomical data to molecular data, allowing a more reliable taxonomic analysis of the group. Thus, the aims of this study were: document and describe the CCA species from the largest coralline reefs complex of the south Atlantic (i.e. PCA), identify at morpho-anatomical and molecular level the main CCA species from the shallow reefs of the PCA, validate morpho-anatomical features for the taxonomy of the group based on molecular data, and determine the phylogenetic position of the species found in

relation to other CCA specimens and taxa from different regions of the world. Fifteen specimens covering the main CCA morphotypes present in the PCA were collected in 2012 and 2014, between 3-7 m depth, in the Parcel das Paredes reef, Arquipélago dos Abrolhos reef, Parcel dos Abrolhos reef, and Califórnia reef. From these samples, 15 *psbA* DNA sequences and seven COI DNA sequences were generated forming two datasets with the different genetic markers in addition to GenBank sequences. Seven CCA species were identified: *Hydrolithon reinboldii*, *Lithophyllum kotschyannum*, *Pneophyllum conicum*, *Porolithon onkodes*, *Lithothamnion crispatum*, *Mesophyllum erubescens* and *Sporolithon ptychoides*. *Hydrolithon reinboldii* and *Pneophyllum conicum* represents new records for the PCA region. Differences in external morphology among specimens anatomically identified as *Mesophyllum erubescens* and *Lithophyllum kotschyannum*, which were grouped in distinct lineages in the molecular analyses, justify a greater care in the selection of features to be used in CCA species delimitation. External morphological aspects that have been considered of low taxonomic importance in CCA identification, should now be reevaluated and receive attention. The results detected individuals that would traditionally be recognized as belonging to the same species, as they presented the same anatomical features, however they presented genetic and morphological divergences, what could lead to an interpretation of cryptic species. The molecular analyses were important for the CCA taxonomy, complementing the identification of specimens where the reproductive and/or mature stage was not favourable for identification by morpho-anatomical comparisons, demonstrating the relevance to combine morpho-anatomy and molecular data.

Keywords: crustose coralline algae, morpho-anatomy, molecular taxonomy, COI, *psbA*.

Lista de Figuras

Figura 1 (A-B). Formas de crescimento de algas clcárias incrustantes	11
Figura 2. Localização da Plataforma Continental de Abrolhos. Alargamento da plataforma continental brasileira.	14
Figura 3. Sítios de coleta.	16
Figura 4 (A-H). Características vegetativas e reprodutivas de <i>Hydrolithon reinboldii</i> .	27
Figura 5 (A-F). Características vegetativas e reprodutivas de <i>Lithophyllum kotschyannum</i> .	31
Figura 6. <i>Pneophyllum conicum</i> recobrimdo uma colônia do coral <i>Mussismilia braziliensis</i> no Arquipélago dos Abrolhos.	33
Figura 7 (A-F). Características vegetativas e reprodutivas de <i>Pneophyllum conicum</i> .	37
Figura 8 (A-F). Características vegetativas e reprodutivas de <i>Porolithon onkodes</i> .	41
Figura 9 (A-F). Características vegetativas e reprodutivas de <i>Lithothamnion crispatum</i> .	44
Figura 10(A-F). Características vegetativas e reprodutivas de <i>Mesophyllum erubescens</i> de Abrolhos.	48
Figura 11(A-F). Características vegetativas e reprodutivas de <i>Sporolithon ptychoides</i> de Abrolhos.	51
Figura 12. Filograma de NJ inferido para o conjunto de dados 1 (marcador <i>psbA</i> , 85 táxons)	53
Figura 13. Filograma de NJ, inferido para o conjunto de dados 2 (marcador COI, 58 táxons).	54
Figura 14. Detalhe do filograma inferido para o conjunto de dados 1 (fig. 12), marcador <i>psbA</i> , evidenciando os ramos B, C e D.	56
Figura 15. Detalhe do filograma inferido para o conjunto de dados 1 (fig. 12), marcador <i>psbA</i> , evidenciando os ramos E, F e G.	57
Figura 16. Detalhe do filograma inferido para o conjunto de dados 1 (fig. 12), marcador <i>psbA</i> , evidenciando os ramos H, I e J.	58
Figura 17. Detalhe do filograma inferido para o conjunto de dados 1 (fig.12), marcador <i>psbA</i> , evidenciando os ramos K e L.	59
Figura 18. Detalhe do filograma inferido para o conjunto de dados 2 (fig. 13), marcador COI, evidenciando os ramos F e G.	60
Figura 19. Detalhe do filograma inferido para o conjunto de dados 2 (fig. 13), marcador COI, evidenciando os ramos B e C.	60
Figura 20. Detalhe do filograma inferido para o conjunto de dados 2 (fig. 13), marcador COI, evidenciando os ramos D e E.	60

Lista de tabelas

Tabela 1. Sítios de coleta amostrados nos recifes rasos da Plataforma Continental de Abrolhos.	17
Tabela 2. Sequências dos <i>primers</i> utilizados.	19
Tabela 3. Condições de PCR implementada para os marcadores <i>psbA</i> e COI.	20
Tabela 4. Dados de sequências de <i>psbA</i> (Conjunto de Dados 1) utilizadas nesse trabalho.	20
Tabela 5. Dados de sequências de COI (Conjunto de Dados 2) utilizadas nesse trabalho.	22
Tabela 6. Lista de espécies identificadas para os recifes da Plataforma Continental de Abrolhos.	24
Tabela 7. Características vegetativas e reprodutivas do isótipo de diferentes populações de <i>Pneophyllum conicum</i> descritas em estudos recentes.	36

Sumário

1. Introdução	10
2. Objetivo geral	14
3. Objetivos específicos	14
4. Material e Métodos	14
4.1 Área de estudo	14
4.2 Coletas	16
4.3 Identificação morfoanatômica	16
4.4 Análises moleculares	18
5. Resultados	23
5.1 Dados morfoanatômicos	23
5.1.1 Descrição das espécies identificadas	23
5.1.1.1 <i>Hydrolithon reinboldii</i>	23
5.1.1.2 <i>Lithophyllum kotschyanum</i>	28
5.1.1.3 <i>Pneophyllum conicum</i>	31
5.1.1.4 <i>Porolithon onkodes</i>	37
5.1.1.5 <i>Lithothamnion crispatum</i>	41
5.1.1.6 <i>Mesophyllum erubescens</i>	44
5.1.1.7 <i>Sporolithon ptychoides</i>	48
5.2 Dados moleculares	51
5.2.1 Filograma inferido a partir do marcador <i>psbA</i>	54
5.2.2 Filograma inferido a partir do marcador COI	58
6. Discussão	61
7. Conclusões	65

1. Introdução

As algas calcárias (Corallinales e Sporolithales, Rhodophyta) apresentam como característica principal a parede celular da maioria das células vegetativas completamente impregnadas com carbonato de cálcio na forma de calcita magnésiana (Silva & Johansen, 1986). Com base em sua morfologia, as algas calcárias são classificadas em dois grupos principais: geniculadas, que possuem ramificações com articulações não calcificadas, conferindo uma aparência arborescente ao talo e não geniculadas ou incrustantes com talo inteiramente calcificado, resultando em formas geralmente crostosas.

As algas calcárias incrustantes (CCA) (do inglês, crustose coralline algae) podem se desenvolver aderidas a um substrato contínuo ou desprendidas destes, formando estruturas denominadas rodolitos que são nódulos calcários de vida livre (Foster et al., 2013). Alguns táxons de CCA podem ocorrer tanto formando rodolitos (Figura 1A), como fixos a um substrato contínuo como costões rochosos e recifes coralíneos (Figura 1B) (e.g. *Sporolithon episporum*, Verheij 1993). Outros, porém, são conhecidos apenas fixos ao substrato contínuo (e.g. gênero *Heydrichia*, Townsend et al. 1994) ou exclusivamente formando rodolitos (e.g. *Mesophyllum sphaericum*, Peña et al. 2011).

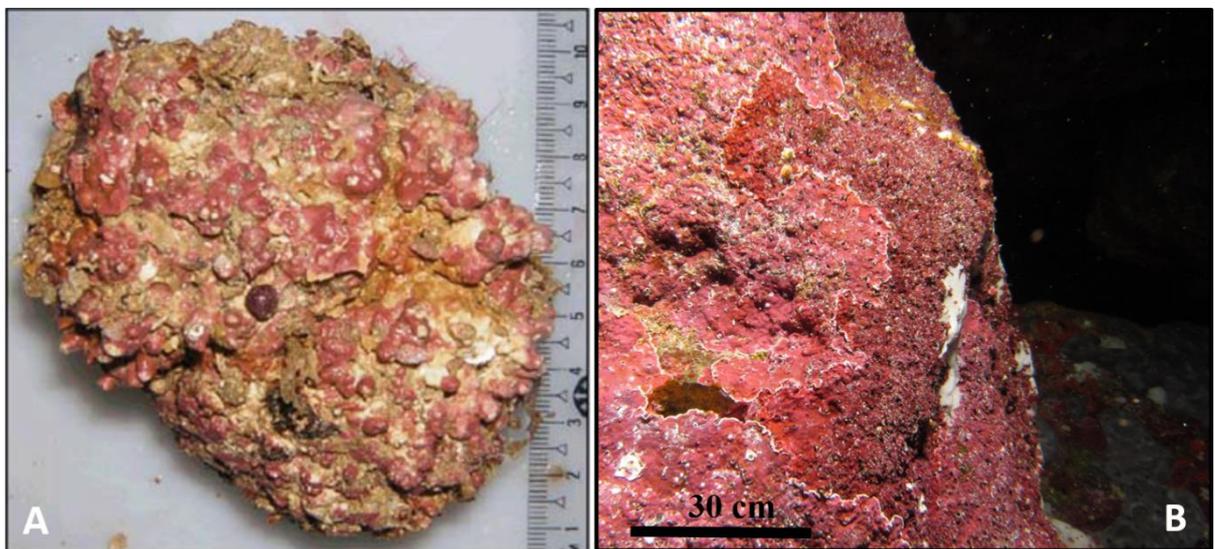


Figura 1 A-B. (A) Alga calcária incrustante formando rodolito. (B) Algas calcárias incrustantes crescendo aderidas a um substrato contínuo.

As CCAs desempenham papel fundamental na bioconstrução e na ocupação do substrato nos recifes coralíneos em todo o mundo, incluindo a Plataforma Continental de Abrolhos (PCA) (Amado-Filho *et al.*, 2012a; Francini-Filho *et al.*, 2013). As CCA estão potencialmente envolvidas com os processos globais de controle climático, pois existe uma relação estreita entre a biomineralização do carbonato de cálcio e o ciclo do carbono, e, por conseguinte, com o aquecimento global (Amado-Filho *et al.*, 2012).

Estudos de ecologia descritiva, de um modo geral, têm negligenciado a identificação das CCA em função da reconhecida dificuldade taxonômica (Chamberlain, 1983). A identificação das CCA é dificultada pela plasticidade fenotípica (Maneveldt & Keats, 2008) e pela presença de CaCO₃ que dificulta a observação de caracteres taxonômicos importantes. Muitas descrições taxonômicas se limitam às categorias de família ou gênero, sendo raras na literatura as descrições e identificações no nível de espécie (Bahia 2014).

Inicialmente a taxonomia de CCA esteve baseada em características vegetativas (e.g Cabioch 1972). Posteriormente Woelkerling (1988), passou a considerar principalmente características reprodutivas para estudar o grupo. Somente dez anos depois foram publicados os primeiros trabalhos com filogenia molecular da ordem Corallinales (Bailey e Chapman 1996, 1998). Desde então, as análises moleculares tem sido uma importante aliada para a solução de problemas taxonômicos e estudo das afinidades filogenéticas entre categorias taxonômicas de CCA (Bittner *et al.*, 2011).

A taxonomia de CCA baseada exclusivamente em morfologia/anatomia apresenta algumas limitações como, por exemplo, a sobreposição de caracteres taxonômicos entre espécies e até mesmo gêneros, e a necessidade de se obter indivíduos férteis, fundamentais para circunscrição em uma das três famílias de Corallinales, Corallinaceae, Hapalidiaceae e Sporolithaceae (Harvey & Woelkerling, 2007). Para a identificação no nível infragenérico, é necessário utilizar técnicas histológicas que incluem vários passos tornando o processo taxonômico relativamente complexo. Fatores ecológicos (tais como o hidrodinamismo) também dificultam a delimitação de espécies de algas coralíneas, por influenciar em sua morfologia (Steneck & Adey 1976). Abordagens utilizando DNA *barcoding* (Robba *et al.*, 2006 & Walker *et al.*, 2009) em um conjunto de dados de Corallinales, geograficamente restrito, mostraram que a diversidade genética intraespecífica é pelo menos duas vezes menor do que a diversidade genética interespecífica entre morfoespécies já conhecidas, sugerindo que o uso de DNA *barcoding* em estudos de CCA pode ajudar a descobrir novas espécies.

As análises moleculares tem se mostrado como uma abordagem extremamente promissora para o conhecimento da biodiversidade (Hebert, 2003). É ferramenta útil para a

solução de problemas taxonômicos, para estudo das afinidades filogenéticas entre categorias taxonômicas de CCA (Bittner et al., 2011) e um importante método empregado na delimitação de espécies (Bahia et al., 2014). Os principais marcadores utilizados para as CCAs são o *psbA* (*Photosystem II thylakoid membrane protein D1*), *COI* (*cytochrome c oxidase subunit 1*) e os nucleares *SSU* (*small subunit ribosomal*) e *LSU* (*large subunit ribosomal*) (Le Gall et al., 2010; Hind & Saunders, 2013). O marcador mitocondrial *COI* e o plastidial *psbA* são mais variáveis que os marcadores nucleares, com elevada taxa evolutiva quando comparada a do genoma nuclear, permitindo a identificação no nível específico com eficiência (Bittner et al., 2011).

De acordo com a revisão realizada por Bahia (2014) e a novas adições à flora marinha brasileira (e.g. Bahia et al. 2014b, Torrano-Silva et al. 2014, Tâmega et al. 2015), são registradas para o Brasil cerca de 50 espécies de algas coralináceas incrustantes. Todavia, dentre este total, alguns registros necessitam de revisão incluindo re-descrições segundo os conceitos modernos utilizados na taxonomia das CCA e/ou que carecem de amostras de referência em herbários.

A Plataforma Continental de Abrolhos (PCA) (16°40'-19°40'S, 39°10'-37°20'W) é um alargamento da plataforma continental brasileira (Figura 2) com uma área de aproximadamente 46.000 km². Apresenta a formação coralínea mais importante do Atlântico Sul, abrigando elevada biodiversidade (Leão & Kikuchi, 2005) e diversas espécies marinhas ameaçadas de extinção (Francini-Filho et al., 2008). Na PCA, as algas calcárias incrustantes representam até 30% da cobertura dos recifes rasos (Francini-Filho et al., 2013).



Figura 2. Localização da Plataforma Continental de Abrolhos. Alargamento da plataforma continental brasileira.

Até o momento foram registradas para os recifes rasos da PCA, onze espécies de CCA (Torrano-Silva & Oliveira 2013; Figueiredo & Steneck 2000). Entretanto, as espécies não foram descritas e os exemplares das espécies que, segundo Figueiredo & Steneck (2000), estão depositados no Herbário do Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro (RB) não foram encontrados nesta coleção, impossibilitando uma análise do material de acordo com os critérios modernos da taxonomia do grupo (Bahia 2014).

A principal justificativa desse trabalho é a importância do grupo das CCA na estrutura das comunidades bentônicas dos recifes coralíneos de Abrolhos (Francini Filho et al., 2013). O conhecimento da composição específica permitirá a geração de informações para melhor entendimento do papel desempenhado pelas CCA nos recifes coralíneos de Abrolhos ajudando a responder perguntas como, por exemplo, quais espécies atuam como construtoras? Quais espécies podem atuar recobrando corais, atuando nesse caso como “coral killers”? Outro aspecto fundamental desse trabalho é a utilização de dados morfoanatômicos e reprodutivos associados a dados moleculares de maneira integrativa permitindo maior robustez na análise taxonômica

do grupo. Além disso, a atualização dos dados sobre a distribuição de espécies de CCA na PCA contribuirá também para avaliações futuras sobre a filogeografia desse grupo.

Essa dissertação visa, portanto, ampliar o conhecimento sobre as CCA formadoras dos recifes coralíneos de Abrolhos, procurando avaliar a eficiência da utilização de marcadores moleculares específicos para a identificação taxonômica. Essa dissertação está inserida no contexto do projeto Rede Abrolhos: Estrutura, funcionamento e conservação do principal complexo coralíneo do Atlântico Sul (www.abrolhos.org), PELD Abrolhos 2012 (MCT/CNPq).

2. Objetivo Geral

Inventariar e descrever as espécies de CCA do maior complexo de recifes coralíneos do Atlântico sul.

3. Objetivos Específicos

1. Identificar no nível morfoanatômico e molecular as principais espécies de CCA dos recifes rasos da PCA.
2. Validar caracteres morfoanatômicos para a taxonomia do grupo a partir de dados moleculares.
3. Determinar o posicionamento filogenético das espécies encontradas em relação a outros espécimes e táxons de CCA de diferentes regiões do mundo.

4. Material e Métodos

4.1 Área de estudo.

A PCA abrange uma área relativamente rasa (até 100 m de profundidade) de cerca de 46.000 km². A temperatura superficial da água varia em torno de 28° C (no verão) a 24° C (no inverno) com variações inferiores a 2° C. A salinidade varia de 36.5 a 36.7 partes por milhão em torno dos recifes (Leão & Ginsburg, 1997). A área da PCA abrange o Parque Nacional Marinho dos Abrolhos (PARNAMAR Abrolhos), uma unidade de conservação de proteção integral criada em 1983 que compreende duas porções descontínuas (Figura 3): uma mais perto da costa (Timbebas), e outra mais distante da costa (Arquipélago de Abrolhos e Parcel dos

Abrolhos). As amostragens das CCA foram realizadas nas seguintes áreas recifais (Figura 3, Tabela 1) para as quais já existe uma série de dados relativamente longa de monitoramento das comunidades bentônicas (~10 anos) (Francini-Filho et al., 2013): recifes rasos do arco recifal interno (Pedra de Leste no Parcel das Paredes), região mais próxima da costa e não incluída na área do PARNAMAR Abrolhos e recifes rasos do Arquipélago dos Abrolhos (arco recifal externo), Recifes do Parcel dos Abrolhos (arco recifal externo) e Recife Califórnia (arco recifal externo), sítios que estão dentro da área do PARNAMAR Abrolhos.

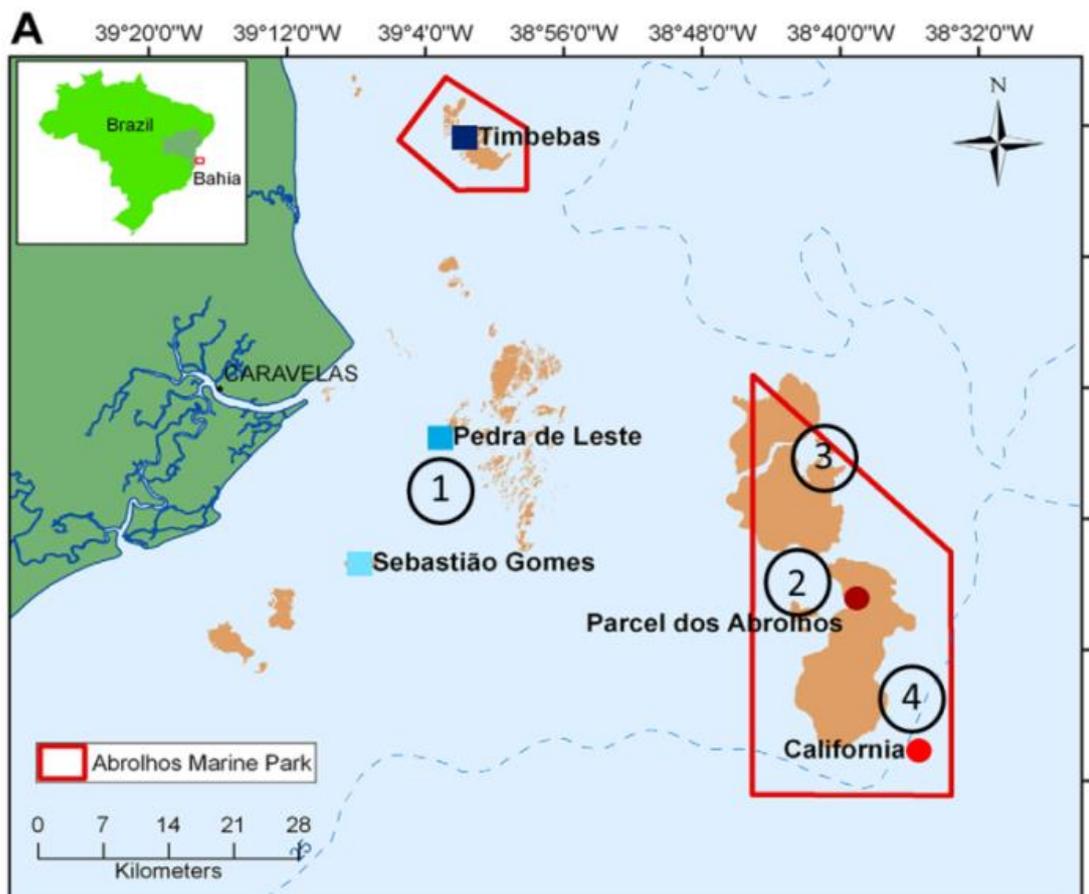


Figura 3 – Locais de coleta; **1**- Recifes rasos do arco recifal interno. (Pedra de leste no Parcel das paredes); **2** - Recifes rasos do Arquipélago (arco externo); **3** - Recifes do Parcel dos Abrolhos (arco externo); **4** - Recife Califórnia (arco externo).

Tabela 1. Sítios de coleta amostrados nos recifes rasos da Plataforma Continental de Abrolhos.

Sítio de coleta	Data da coleta	Latitude (S)	Longitude (W)	Profundidade
Arquipélago dos Abrolhos (Porto Norte)	23-24/06/2014	17°57'45"	38°41'43"	3-7 m
Arquipélago dos Abrolhos (Porto Sul)	24/10/2012	17°57'50"	38°42'02"	5 m
Parcel dos Abrolhos	26/06/2014	17°59'53"	38°40'18"	3-7 m
Parcel das Paredes	29/06/2014	17°47'00"	39°03'05"	3-7 m
Recife Califórnia	23/02/2014	18°05'00"	38°36'00"	7 m

4.2 Coletas.

As amostras foram coletadas manualmente através de mergulho autônomo e, dependendo da profundidade do sítio, foram coletadas amostras em diferentes estratos de profundidade (Tabela 1). Fragmentos de ao menos 10 cm² foram retirados do substrato com auxílio de uma ponteira e uma marreta. Na embarcação as amostras foram lavadas com água corrente e escovadas para garantir a retirada de epibiontes. Os morfótipos foram secos, separados visualmente e imediatamente fotografados. Parte do material então foi preservado em formol 4% e outra parte armazenado em sílica gel, mantendo a integridade do DNA para as análises moleculares.

4.3 Identificação morfoanatômica.

No laboratório, as CCAs foram separadas em morfótipos, considerando a coloração, forma de crescimento (morfologia externa), o tipo de estrutura reprodutiva – conceptáculo tetraesporangial uniporado, conceptáculo tetraesporangial multiporado, soros – e suas variações morfológicas – elevado, plano, afundado e dimensões.

A metodologia para obtenção dos cortes para microscopia óptica foi uma adaptação da técnica utilizada por Maneveldt & Van der Merwe (2012), descrita a seguir.

- 1- Análise da amostra armazenada em solução de formol 4% em microscópio estereoscópio e seleção do fragmento contendo estruturas reprodutivas (conceptáculos ou soros).
 - 2- Descalcificação do fragmento selecionado em ácido nítrico 10% até o completo desprendimento das bolhas de gás carbônico liberadas durante a reação química do ácido com o carbonato de cálcio.
 - 3- Desidratação do material em série crescente de etanol 70%, 90% e 100% com pelo menos 1 hora de duração em cada concentração.
 - 4- Após a amostra ser retirada do etanol 100%, secagem da mesma em papel toalha por no máximo 10 segundos de modo a retirar o excesso de etanol e evitar a diluição da solução de infiltração utilizada na etapa a seguir.
 - 5- Infiltração: imersão da amostra em solução de infiltração (50ml de 2-hidroxietil metacrilato acrescido de 0,5 g de peróxido de benzoila) (produtos obtidos do kit Leica Historesin) sendo mantida em geladeira por pelo menos 12 hrs.
 - 6- Polimerização: posicionamento da amostra em fôrma de silicone, e adicionando sobre esta a solução de inclusão (1,5 ml de solução de infiltração acrescida de 0,1 ml do agente polimerizante dimetilsulfóxido. Manutenção da fôrma contendo a amostra em estufa a 50-60 °C por 20-30 minutos ou até a polimerização completa.
 - 7- Retirada do bloco de historesina (contendo a amostra) da fôrma e manutenção em sílica gel por pelo menos 12 horas para remoção da umidade.
 - 8- Cortes transversais ou longitudinais com navalha de aço em micrótomo rotatório.
 - 9- Adição de gotas de água destilada em uma lâmina histológica e distensão dos cortes nesta lâmina com auxílio de pincel de ponta fina e estilete.
 - 10- Secagem da lâmina em dessecador eletrônico (a 37° C e com ventilação forçada) por pelo menos 12 horas.
 - 11- Coloração dos cortes fixos à lâmina com corante azul de toluidina. Os cortes foram corados por cerca de um minuto e lavados em água destilada para retirar o excesso do corante, sendo novamente secos em dessecador eletrônico.
 - 12- Observação e obtenção de imagens de características de interesse taxonômico em microscópio óptico de campo claro (Olympus BX 43) com câmera de captura de imagens e o software de processamento de imagens ScopeImage DynamicPro.
- Amostras de referência para cada espécie encontrada foram depositadas no herbário do Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro (RB).

4.4 Análises moleculares.

As etapas de extração e amplificação de DNA foram realizadas em novembro de 2014, no Laboratório de Biologia Molecular do *Smithsonian National Museum of Natural History*, Washington DC, USA em colaboração com o Dr. Walter H. Adey. Para a análise de DNA das CCA, a extração foi realizada a partir de 15 mg de material seco utilizando kit de extração *DNeasy Blood & Tissue* da Qiagen seguindo o protocolo de Broom *et al.* (2008).

Foram utilizados dois marcadores moleculares: *psbA*, (gene plastidial) e COI (gene mitocondrial). O *psbA* foi amplificado utilizando os *primers psbAF1*, e *psbAR2*, (Yoon *et al.* 2002) e o marcador molecular COI foi amplificado utilizando os *primers GazF1* e *GazR1* (Saunders, 2005). Para a PCR em um volume final de 25µl foi utilizado 2.5µl de PCR *buffer* (10x), 2µl dNTPs (10x), 1µl MgCl₂ (25mM), 1µl de cada primer (*Forward* e *Reverse*) a uma concentração de 10µM, 0.5µl de BSA (*Bovine Serum Albumin*) a 20mg/ml, 15.8µl de água estéril (*HyPureTM*), 0.2µl de Invitrogen Taq polymerase (5µg/µl) (Invitrogen, Carlsbad, USA), e 1µl de DNA. A amplificação dos marcadores seguiu o protocolo de Saunders (2005) Na tabela 2 estão representados os ciclos de PCR utilizados para os marcadores utilizados. A purificação e o sequenciamento desses genes foram realizados através da Macrogen. (Macrogen Inc., Seul, Coréia).

Tabela 2. Sequências dos *primers* utilizados

<i>Primer</i>	Sequência	Referência
<i>PsbA-F1</i>	5' ATGACTGCTACTTTAGAAAGACG 3'	Yoon 2002
<i>PsbA-R2</i>	5' TCATGCATWACTTCCATACCTA 3'	Yoon 2002
<i>Gaz-F1</i>	5' TCAA- CAAATCATAAAGATATTGG 3'	Saunders 2005
<i>Gaz-R1</i>	5' ACTT- CTGGATGTCCAAAAAYCA 3'	Saunders 2005

As sequências obtidas foram editadas no programa Bioedit e o alinhamento realizado através do programa Mega 6.06. As sequências de espécimes de outras regiões e de outros táxons de CCA foram obtidas do Genbank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>). As relações filogenéticas entre os diferentes táxons foram inferidas utilizando “neighbour joining” (NJ) e máxima verossimilhança (MV), no programa Mega 6.06.

Tabela 3. Condições de PCR implementadas para os marcadores *psbA* e COI

<i>psbA/COI</i>			
	Número de ciclos	Tempo min/seg	Temperatura °C
Etapa 1	1	5'	94
Etapa 2	35	30"	94
		45"	52
		1'	72
Etapa 3	1	7'	72

Para as análises moleculares foram utilizados dois conjunto de dados. Conjunto de Dados 1, composto por 15 sequências de *psbA* geradas neste estudo e 70 sequências disponíveis no *Genbank* (Tabela 4), e Conjunto de Dados 2, formado por 7 sequências de COI geradas neste estudo e 51 sequências disponíveis no *Genbank* (Tabela 5).

Tabela 4. Dados de sequências de *psbA* (Conjunto de Dados 1) utilizadas nesse trabalho. As sequências geradas neste estudo estão marcadas em negrito. * Sequências que serão depositadas no GenBank.

Táxon	Voucher	Localidade	Nº de acesso no GenBank
Corallinaceae			
<i>Hydrolithon reinboldii</i>	RB621493	Brasil (Abrolhos)	*
<i>Hydrolithon reinboldii</i>	RYUA0015	Japão	AB576038
<i>Lithophyllum kotschyianum</i>	RB623158	Brasil (Abrolhos)	*
<i>Lithophyllum kotschyianum</i>	RB623159	Brasil (Abrolhos)	*
<i>Lithophyllum kotschyianum</i>	RB623160	Brasil (Abrolhos)	*
<i>Lithophyllum kotschyianum</i>	RYUA0006	Japão	AB576029
<i>Lithophyllum kotschyianum</i>	RYUA0001	Japão	AB576030
<i>Lithophyllum kotschyianum</i>	RYUA0008	Japão	AB576031
<i>Lithophyllum corallinae</i>	ND52	Nova Zelândia	FJ361409
<i>Lithophyllum corallinae</i>	ND309	Nova Zelândia	FJ361544
<i>Lithophyllum carpophylli</i>	NZC0870	Nova Zelândia	DQ167984
<i>Lithophyllum carpophylli</i>	DH3	Nova Zelândia	DQ167941
<i>Lithophyllum carpophylli</i>	ND322	Nova Zelândia	FJ361555
<i>Lithophyllum johansenii</i>	ND37	Nova Zelândia	FJ361408
<i>Lithophyllum johansenii</i>	ND315	Nova Zelândia	FJ361549
<i>Lithophyllum margaritae</i>	GALW15764	México	JQ896235
<i>Lithophyllum margaritae</i>	GALW15767	México	JQ896253
<i>Lithophyllum riosmenae</i>	ND496	Nova Zelândia	FJ361615
<i>Lithophyllum sp.</i>	NZC0491	Nova Zelândia	DQ167958
<i>Lithophyllum sp.</i>	GALW15745	Irlanda	JQ896239
<i>Lithophyllum sp.</i>	CPVP965	França	KC819267
<i>Pneophyllum coronatum</i>	NZC0676	Nova Zelândia	DQ168007

Tabela 4. (continuação)

<i>Pneophyllum coronatum</i>	NZC0730	Nova Zelândia	DQ168008
<i>Pneophyllum coronatum</i>	ND626	Nova Zelândia	FJ361739
<i>Pneophyllum conicum</i>	RB621924	Brasil (Abrolhos)	*
<i>Pneophyllum conicum</i>	RB621929	Brasil (Abrolhos)	*
<i>Pneophyllum conicum</i>	RB621932	Brasil (Abrolhos)	*
<i>Pneophyllum conicum</i>	RB621933	Brasil (Abrolhos)	*
<i>Pneophyllum conicum</i>	RYUA0031	Japão	AB576040
<i>Pneophyllum fragile</i>	NZC0715	Nova Zelândia	DQ167967
<i>Pneophyllum fragile</i>	NZC0737	Nova Zelândia	DQ167969
<i>Porolithon onkodes</i>	RB623155	Brasil (Abrolhos)	*
<i>Porolithon onkodes</i>	RYUA0010	Japão	AB576036
<i>Porolithon onkodes</i>	RYUA0011	Japão	AB576037
<i>Porolithon onkodes</i>	ND560	Nova Zelândia	FJ361689
Hapalidiaceae			
<i>Lithothamnion corallioides</i>	CPVP563	Espanha	KC819256
<i>Lithothamnion corallioides</i>	CPVP691	Espanha	KC819261
<i>Lithothamnion corallioides</i>	CPVP808	França	KC819264
<i>Lithothamnion corallioides</i>	CPVP817	França	KC819265
<i>Lithothamnion corallioides</i>	GALW15750	França	JQ896234
<i>Lithothamnion muelleri</i>	GALW15734	México	JQ896241
<i>Lithothamnion glaciale</i>	CPVP1443	Noruega	KC819270
<i>Lithothamnion glaciale</i>	CPVP1444	Noruega	KC819271
<i>Lithothamnion glaciale</i>	CPVP91	Noruega	KC819244
<i>Lithothamnion glaciale</i>	GWS007542	Canadá	JQ422235
<i>Lithothamnion glaciale</i>	GALW15742	Irlanda	JQ896233
<i>Lithothamnion crispatum</i>	RB623156	Brasil (Abrolhos)	*
<i>Lithothamnion crispatum</i>	RB623157	Brasil (Abrolhos)	*
<i>Lithothamnion crispatum</i>	ND226	Nova Zelândia	FJ361502
<i>Lithothamnion crispatum</i>	RHO2099	Nova Zelândia	KC963420
<i>Lithothamnion sp.</i>	VPF00148	Espanha	KJ710356
<i>Mesophyllum erubescens</i>	RB621495	Brasil (Abrolhos)	*
<i>Mesophyllum erubescens</i>	RB621742	Brasil (Abrolhos)	*
<i>Mesophyllum erubescens</i>	RB623166	Brasil (Abrolhos)	*
<i>Mesophyllum erubescens</i>	FLOR14896	Brasil (FN)	KM983035
<i>Mesophyllum erubescens</i>	FLOR14898	Brasil (FN)	KM983036
<i>Mesophyllum erubescens</i>	FLOR14901	Brasil (FN)	KM983039
<i>Mesophyllum erubescens</i>	NZC0750	Nova Zelândia	DQ167932
<i>Mesophyllum erubescens</i>	NZC0755	Nova Zelândia	DQ167936
<i>Mesophyllum erubescens</i>	NZC0788	Nova Zelândia	DQ167951
<i>Mesophyllum erubescens</i>	RYUA0033	Japão	AB576044
<i>Mesophyllum erubescens</i>	GALW15774	Espanha	JQ896246
<i>Mesophyllum printzianum</i>	NZC0898	Nova Zelândia	DQ167985
<i>Mesophyllum printzianum</i>	NZC0234	Nova Zelândia	DQ168001
<i>Mesophyllum printzianum</i>	NZC0754	Nova Zelândia	DQ167935
<i>Mesophyllum printzianum</i>	NZC0320	Nova Zelândia	DQ167956

Tabela 4. (continuação)

<i>Mesophyllum prinzianum</i>	NZC0621	Nova Zelândia	DQ168004
Sporolithaceae			
<i>Sporolithon durum</i>	NZC0310	Nova Zelândia	DQ167887
<i>Sporolithon durum</i>	NZC0249	Nova Zelândia	DQ167909
<i>Sporolithon durum</i>	NZC0228	Nova Zelândia	DQ167955
<i>Sporolithon durum</i>	NZC0805	Nova Zelândia	DQ167961
<i>Sporolithon durum</i>	NZC0804	Nova Zelândia	DQ167966
<i>Sporolithon durum</i>	NZC0830	Nova Zelândia	DQ167971
<i>Sporolithon durum</i>	NZC0833	Nova Zelândia	DQ167989
<i>Sporolithon durum</i>	NZC0839	Nova Zelândia	DQ167992
<i>Sporolithon durum</i>	NZC0837	Nova Zelândia	DQ167995
<i>Sporolithon durum</i>	ND371	Nova Zelândia	FJ361583
<i>Sporolithon durum</i>	ND393	Nova Zelândia	FJ361599
<i>Sporolithon durum</i>	-	Austrália	DQ168023
<i>Sporolithon tenue</i>	BAHIABRAZIL125124	Brasil (FN)	KC870923
<i>Sporolithon tenue</i>	BAHIABRAZIL33	Brasil (FN)	KC870924
<i>Sporolithon sp.</i>	NCU627394	Nova Zelândia	KJ637690
<i>Sporolithon ptychoides</i>	RB621750	Brasil (Abrolhos)	*
<i>Sporolithon ptychoides</i>	AmadoFilhoBrazil8	Brasil (BA)	KC870926
<i>Sporolithon ptychoides</i>	AmadoFilhoBrazil7	Brasil (BA)	KC870927
Rhodogorgonaceae			
<i>Uncultured Rhodogorgonales</i>	LLG0730	Nova Caledônia	GQ917503
<i>Uncultured Rhodogorgonales</i>	LLG0743	Nova Caledônia	GQ917504

Tabela 5. Dados de seqüências de COI (Conjunto de Dados 2) utilizadas nesse trabalho. As seqüências geradas neste estudo estão marcadas em negrito. * Sequências que serão depositadas no GenBank.

Táxon	Voucher	Localidade	Número de acesso no GenBank
Corallinaceae			
<i>Hydrolithon reinboldii</i>	ARS02817	Havaí	HQ422709
<i>Hydrolithon reinboldii</i>	ARS02352	Havaí	HQ423071
<i>Hydrolithon reinboldii</i>	ARS02357	Havaí	HQ423074
<i>Hydrolithon reinboldii</i>	ARS02360	Havaí	HQ423077
<i>Hydrolithon reinboldii</i>	RB621493	Brasil	*
<i>Hydrolithon gardineri</i>	ARS02346	Havaí	HQ423067
<i>Hydrolithon gardineri</i>	ARS02348	Havaí	HQ423069
<i>Hydrolithon sp.</i>	ARS02828	Havaí	HQ422713
<i>Lithophyllum atlanticum</i>	FLOR14567	Brasil	KP192393
<i>Lithophyllum atlanticum</i>	FLOR14569	Brasil	KP192394
<i>Lithophyllum atlanticum</i>	FLOR14574	Brasil	KP192395
<i>Lithophyllum atlanticum</i>	FLOR14576	Brasil	KP192396
<i>Lithophyllum margaritae</i>	FLOR14570	Brasil	KP192397
<i>Lithophyllum margaritae</i>	FLOR14571	Brasil	KP192398
<i>Lithophyllum sp.</i>	CPVP-303	Irlanda	KC861445
<i>Lithophyllum sp.</i>	CPVP-302	Irlanda	KC861446

Tabela 5. (continuação)

<i>Lithophyllum insipidum</i>	ARS02818	Irlanda	HQ422710
<i>Lithophyllum insipidum</i>	ARS0234	Havaí	HQ423068
<i>Lithophyllum kotschyanum</i>	ARS02355	Havaí	HQ423072
<i>Lithophyllum insipidum</i>	ARS02358	Havaí	HQ423075
<i>Lithophyllum kotschyanum</i>	RB623158	Brasil	*
<i>Lithophyllum kotschyanum</i>	RB623159	Brasil	*
<i>Lithophyllum kotschyanum</i>	RB623160	Brasil	*
<i>Pneophyllum conicum</i>	ARS02823	Havaí	HQ422712
<i>Pneophyllum conicum</i>	ARS02359	Havaí	HQ423076
<i>Pneophyllum conicum</i>	RB621924	Brasil	*
<i>Pneophyllum sp.</i>	GWS020615	Canadá	KM254271
<i>Pneophyllum sp.</i>	GWS010222	Canadá	KM254977
<i>Pneophyllum sp.</i>	GWS021300	EUA	KM254984
Hapalidiaceae			
<i>Lithothamnion glaciale</i>	CPVP-93	Noruega	KC861503
<i>Lithothamnion glaciale</i>	CPVP-1401	Noruega	KC861504
<i>Lithothamnion glaciale</i>	CPVP-1403	Noruega	KC861505
<i>Lithothamnion glaciale</i>	CPVP-1448	Noruega	KC861506
<i>Lithothamnion glaciale</i>	CPVP-1443	Noruega	KC861507
<i>Lithothamnion glaciale</i>	CPVP-91	Noruega	KC861508
<i>Lithothamnion glaciale</i>	CPVP-1444	Noruega	KC861509
<i>Lithothamnion glaciale</i>	GWS007542	Canadá	HM918812
<i>Lithothamnion corallioides</i>	CPVP-1182	Reino unido	KC861495
<i>Lithothamnion corallioides</i>	CPVP-1183	Reino unido	KC861496
<i>Lithothamnion corallioides</i>	CPVP-1238	França	KC861497
<i>Lithothamnion corallioides</i>	CPVP-1227	França	KC861498
<i>Lithothamnion corallioides</i>	CPVP-1231	França	KC861499
<i>Lithothamnion corallioides</i>	CPVP-1232	França	KC861500
<i>Lithothamnion corallioides</i>	CPVP-794	França	KC861501
<i>Lithothamnion corallioides</i>	CPVP-799	França	KC861502
<i>Lithothamnion sp.</i>	FRA1148	França	KJ710343
<i>Lithothamnion sp.</i>	FRA1152	França	KJ710342
<i>Lithothamnion sp.</i>	FRA1211	França	KJ710346
<i>Lithothamnion crispatum</i>	RB623157	Brasil	*
<i>Mesophyllum sphaericum</i>	CPVP-1115	Espanha	KC861527
<i>Mesophyllum conchatum</i>	GWS030850	Canadá	KM254528
<i>Mesophyllum conchatum</i>	GWS030688	Canadá	KM254948
<i>Mesophyllum conchatum</i>	GWS028387	Canadá	KM254661
<i>Mesophyllum erubescens</i>	RB621742	Brasil	*
<i>Mesophyllum erubescens</i>	ARS02835	Havaí	HQ422717
<i>Mesophyllum erubescens</i>	ARS02826	Havaí	HQ422718
Rhodogorgonaceae			
<i>Rhodogorgon ramosissima</i>	HV434	Jamaica	KC130149

5. Resultados.

5.1 Dados Morfoanatômicos

Os espécimes analisados neste estudo foram identificados por morfologia/anatomia no nível específico, resultando na determinação de sete táxons para os recifes rasos de Abrolhos (tabela 6).

Tabela 6. Lista de espécies identificadas para os recifes da Plataforma Continental de Abrolhos.

Táxons	Arquipélago dos Abrolhos	Parcel dos Abrolhos	Recife Califórnia	Parcel das Paredes
Corallinaceae				
<i>Hydrolithon reinboldii</i> (Weber-van Bosse & Foslie) Foslie	X			
<i>Lithophyllum kotschyannum</i> Unger	X	X	X	X
<i>Pneophyllum conicum</i> (E.Y.Dawson) Keats et al.	X	X		X
<i>Porolithon onkodes</i> (Heydrich) Foslie	X	X		X
Hapalidiaceae				
<i>Lithothamnion crispatum</i> Hauck	X			
<i>Mesophyllum erubescens</i> M. Lemoine	X	X	X	X
Sporolithaceae				
<i>Sporolithon ptychoides</i> Heydrich	X			

5.1.1 Descrição das espécies identificadas nos recifes rasos da plataforma continental dos Abrolhos no presente estudo.

5.1.1.1 *Hydrolithon reinboldii* (Weber-van Bosse & Foslie) Foslie 1909: 55

Localidade Tipo: Recife de Muaras, Kalimantan Leste, Indonésia

Holótipo: TRH (sem número). Este corresponde ao holótipo do gênero *Hydrolithon*.

Sinônimos homotípicos:

Lithophyllum reinboldii Weber-van Bosse & Foslie 1901

Goniolithon reinboldii (Weber-van Bosse & Foslie) Weber-van Bosse & Foslie 1904

Paragoniolithon reinboldii (Weber-van Bosse & Foslie) Lemoine 1911

Porolithon reinboldii (Weber-van Bosse & Foslie) Lemoine 1911

Spongites reinboldii (Weber-van Bosse & Foslie) Penrose & Woelkerling 1988

Distribuição mundial (baseada em Guiry & Guiry 2015 e Tâmega et al. 2015):

Hydrolithon reinboldii é considerada uma espécie cosmopolita com ocorrência registrada para o Atlântico (México, Brasil), Índico (Indonésia, Ilhas Seychelles, Ilhas Comores, Ilhas Reunião,

Ilhas Lacadivas, Índia, Sri Lanka, Papua Nova Guiné e Austrália) e Pacífico (China, Coreia, Japão, Polinésia Francesa, Fiji, Ilhas Marianas, Havaí, Palau e Samoa).

Distribuição no Brasil:

No Brasil, esta espécie só havia sido registrada para Ilha Grande (RJ) (Tâmega et al. 2015). Este é o primeiro registro desta espécie para os recifes de Abrolhos.

Material Examinado

Brasil, Bahia, Arquipélago dos Abrolhos, Ilha de Santa Bárbara, Porto Norte (17°57'45"S; 38°41'43"W, - 4 m, *GM Amado Filho*, 23.x.2012, **RB 621493**).

Aspecto geral do talo, hábito e observações ecológicas (fig. 4A)

Plantas de cor esbranquiçada, rosa ou violeta com forma de crescimento incrustante a grumosa encontradas restritamente nos topos dos recifes coralíneos e chapeirões, em ambientes rasos (até 5 m de profundidade) expostos à luz.

Anatomia vegetativa (figs. 4B-D)

Talo pseudoparenquimatoso com construção interna dímera. Filamento primário (basal) composto por células quadráticas (fig. 4B) ou alongadas ou pontiagudas não paliçadas (fig. 4C) com 12-25 µm de altura e 7-14 µm de diâmetro. Filamentos secundários contendo células (9-21 µm de altura e 9-15 µm de diâmetro) com formas arredondadas a cilíndricas e conectados lateralmente por fusões celulares (fig. 4C). Células subepiteliais iniciais do mesmo tamanho ou maiores que as células subjacentes. Células epiteliais, 5-8 µm de altura e 8-14 µm de diâmetro, arredondadas a achatadas e dispostas em uma única camada. Tricócitos presentes isolados ou em pares, tanto na superfície quanto no interior do talo (figs. 4B e D).

Conceptáculos tetrasporangiais (figura 4E-H)

Conceptáculos tetrasporangiais uniporados e elevados em relação à superfície vegetativa adjacente do talo (figs. 4E-G). Câmara dos conceptáculos com 124-145 µm de altura e 215-253 µm de diâmetro. Piso do conceptáculo situado a 10-15 células (incluindo as epiteliais) abaixo da superfície adjacente do talo vegetativo. Teto do conceptáculo formado por 5-6 camadas de células (incluindo as epiteliais) (figs. 4F e G). Teto da câmara do conceptáculo e canal do poro formado tanto por filamentos intercalados entre os esporângios quanto por filamentos periféricos à área fértil. Canal do poro delimitado por células alongadas posicionadas perpendicularmente à superfície do teto do conceptáculo (fig. 4F). Abertura do poro do conceptáculo localizada abaixo da superfície do teto do conceptáculo (figs. 4F e G). Tetrasporângios contendo esporos zonadamente divididos. Columela central ausente. Outras fases do ciclo de vida não foram observadas.

Características diagnósticas

Hydrolithon reinboldii pode ser distinguido de outras espécies de *Hydrolithon* e do gênero próximo, *Porolithon*, pela seguinte combinação de características: 1) talo de construção interna dímera; 2) presença de tricócitos isolados ou em pares e nunca agrupados em campos circulares e 3) abertura do poro do conceptáculo tetrasporangial localizada abaixo da superfície do teto do conceptáculo.

Comentários

O espécime examinado no presente estudo concorda com a descrição de *Hydrolithon reinboldii* da Indonésia, Fiji (Maneveldt, 2005), Havaí (Adey et al. 1982) e Ilha Grande (RJ) (Tâmega et al. 2015). A única diferença encontrada foi que os exemplares de Fiji possuem o diâmetro dos conceptáculos tetrasporangiais relativamente maiores (160-500 μm) do que o encontrado para os espécimes de Abrolhos (215-253 μm), do Havaí (200-340 μm), da Ilha Grande (102-255 μm) e da Indonésia (200-270 μm).

A distinção eficaz entre *Hydrolithon reinboldii* e *Porolithon onkodes* requer uma análise de cortes anatômicos. *Hydrolithon reinboldii* possui o talo dímero enquanto que o talo de *Porolithon onkodes* é monômero. Outra característica taxonômica importante é o arranjo dos tricócitos no talo. *Hydrolithon reinboldii* possui tricócitos isolados ou em pares enquanto que *Porolithon onkodes* os tricócitos estão agrupados em campos circulares. Além disso, *Hydrolithon reinboldii* possui a abertura do poro do conceptáculo tetrasporangial localizada abaixo da superfície do teto do conceptáculo, já *Porolithon onkodes* tem a abertura do poro no mesmo nível do teto do conceptáculo.

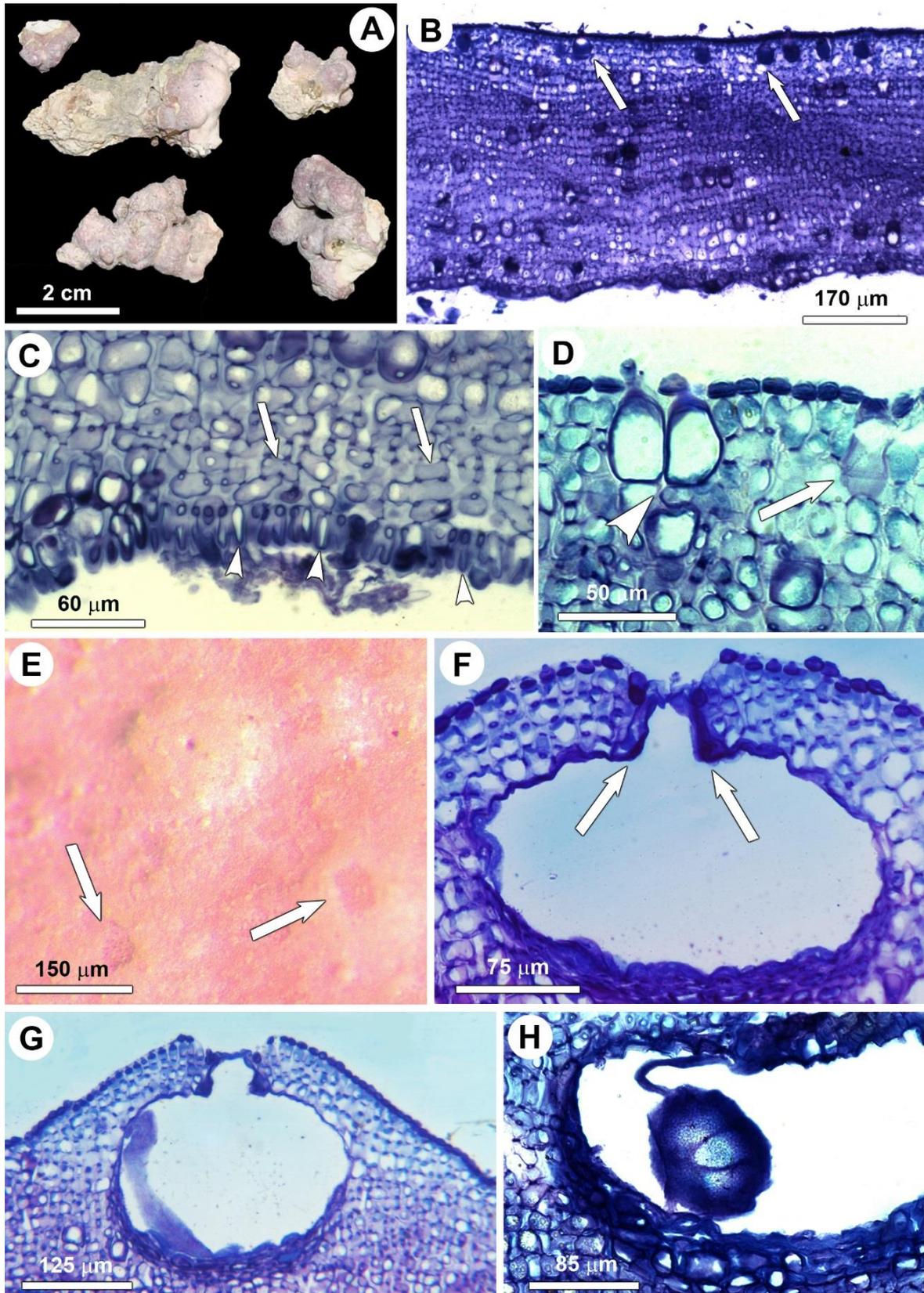


Figura 4 (A-H). Características vegetativas e reprodutivas de *Hydrolithon reinboldii*. (A) Aspecto geral de fragmentos de um espécime (RB 621493) com forma de crescimento incrustantea grumosa coletado no Arquipélago de Abrolhos. (B) Corte transversal do talo vegetativo mostrando a construção dímera e inúmeros tricócitos (setas) isolados ou em pares.

(C) Detalhe da região basal do talo mostrando a sua construção interna dímica. Note a presença de uma camada basal com células alongadas ou pontiagudas (cabeças de seta). (D) Corte transversal da superfície vegetativa do talo mostrando células epiteliais arredondadas a achatadas, fusões celulares (f) conectando lateralmente filamentos adjacentes e tricócitos solitários (seta) ou em pares (cabeça de seta). (E) Vista superficial de um conceptáculo tetrasporangial uniporado e campos de tricócitos (setas). (F) Corte longitudinal de um conceptáculo tetrasporangial uniporado com canal do poro delimitado por células alongadas (setas) posicionadas perpendicularmente à superfície do teto do conceptáculo. Note que a abertura do poro do conceptáculo se encontra abaixo da superfície do teto do conceptáculo (característica diagnóstica da espécie). (G) Corte longitudinal de um conceptáculo tetrasporangial elevado em relação à superfície vegetativa do talo. (H) Detalhe de um tetrasporângio zonadamente dividido.

5.1.1.2 *Lithophyllum kotschyenum* Unger 1858: 22

Localidade Tipo: Golfo do Bahrain

Holótipo: TRH (sem número)

Sinônimo heterotípico:

Lithothamnion kaiseri Heydrich 1897

Distribuição mundial:

Lithophyllum kotschyenum tem ampla distribuição nos oceanos Índico e Pacífico tropical. Este é o primeiro registro desta espécie para o Atlântico.

Distribuição no Brasil:

No Brasil, esta espécie havia sido registrada como *Lithophyllum congestum* (Figueiredo & Steneck 2000) e *Lithophyllum stictaeforme* (Tâmega et al. 2014) para os recifes de Abrolhos.

Material Examinado

Brasil, Bahia, Arquipélago dos Abrolhos, Ilha de Santa Bárbara, Porto Norte (17°57'45"S; 38°41'43"W, - 4 m, GM Amado Filho, 23.x.2012, RB 623158, RB 623159). Brasil, Bahia, Arquipélago dos Abrolhos, Ilha de Santa Bárbara, Porto Sul (17°57'50"S; 38°42'02"W, - 4 m, GM Amado Filho, 24.x.2012, RB 623160).

Aspecto geral do talo, hábito e observações ecológicas (figuras 5A-B)

Plantas de cor rosa claro a vináceo com forma de crescimento fruticosa (fig. 5A e B) encontradas restritamente nos topos dos recifes coralíneos e chapeirões, em ambientes rasos (até 5 m de profundidade) expostos à luz. Protuberâncias cilíndricas (fig. 5A) ou achatadas (fig. 5B), frequentemente com extremidades fusionada.

Anatomia vegetativa (figura 5C)

Talo pseudoparenquimatoso com construção interna dímera com um filamento primário (basal) de células quadráticas não paliçadas. Filamentos secundários contendo células com formas arredondadas a cilíndricas, medindo 4-20 µm de altura e 5-11 µm de diâmetro. Células subepiteliais iniciais do mesmo tamanho ou maiores que as células subjacentes. Células epiteliais arredondadas a achatadas com 4-7 µm de altura 7-10 µm de diâmetro. Células de filamentos adjacentes conectadas apenas por conexões celulares secundárias. Fusões celulares e tricócitos ausentes.

Conceptáculos tetrasporangiais (figura 5D-F)

Conceptáculos tetrasporangiais uniporados no mesmo nível ou levemente elevados em relação à superfície vegetativa adjacente do talo (figura 5E). Câmara dos conceptáculos com 115-130 µm de altura e 330-346 µm de diâmetro. Piso do conceptáculo situado a 9-12 células (incluindo as epiteliais) abaixo da superfície adjacente do talo vegetativo. Teto do conceptáculo

com 44-61 µm de espessura composto por 4-6 camadas de células (incluindo as epiteliais) (figs. 5E e F). Canal do poro do conceptáculo formado por células que, em alguns casos, se projetam lateralmente para dentro do canal, mas sem obstruí-lo completamente (figs. 5E e F). Tetrasporângios com esporos zonadamente divididos e formados perifericamente a uma columela central. Outras fases do ciclo de vida não foram observadas.

Característica diagnóstica

Lithophyllum kotschyanum pode ser separada de outras espécies de *Lithophyllum* por sua forma de crescimento fruticosa com protuberâncias cilíndricas a achatadas que frequentemente possuem as extremidades fusionadas.

Comentários

Os espécimes analisados neste estudo estão de acordo com o holótipo de *Lithophyllum kotschyanum* descrito em detalhes por Basso & Annalisa (2014). A única diferença encontrada foi em relação à ocorrência de tricócitos que esteve presente no holótipo e ausente nos exemplares de Abrolhos e em registros prévios desta espécie na literatura.

Lithophyllum kotschyanum é muito semelhante morfoanatomicamente à espécie caribenha *Lithophyllum congestum* (Steneck & Adey 1976, Adey et al. 1982), sendo possivelmente conspecíficas.

Tâmega et al. (2014) analisaram o tipo de *Lithophyllum congestum* e, devido a semelhanças anatômicas, consideraram esta espécie como sinônimo heterotípico de *L. stictaeforme*. Apesar da semelhança anatômica, a morfologia externa destas duas espécies é muito distinta. O lectótipo de *L. stictaeforme* designado por Athanasiadis (1999) apresenta forma de crescimento foliosa enquanto que o de *L. congestum* (ilustrado em Tâmega et al. 2014) tem forma de crescimento fruticosa tal qual conhecida para *L. kotschyanum*. Embora a morfologia externa de *L. congestum* seja comprovadamente afetada por fatores ambientais (Steneck & Adey 1976), o padrão de protuberâncias encontrado nesta espécie é uma característica que não deve ter o seu valor taxonômico descartado até que evidências moleculares comprovem o contrário. Deste modo, devido às diferenças da morfologia externa entre *L. stictaeforme* e *L. congestum*, esta dissertação as considera como entidades taxonômicas distintas.

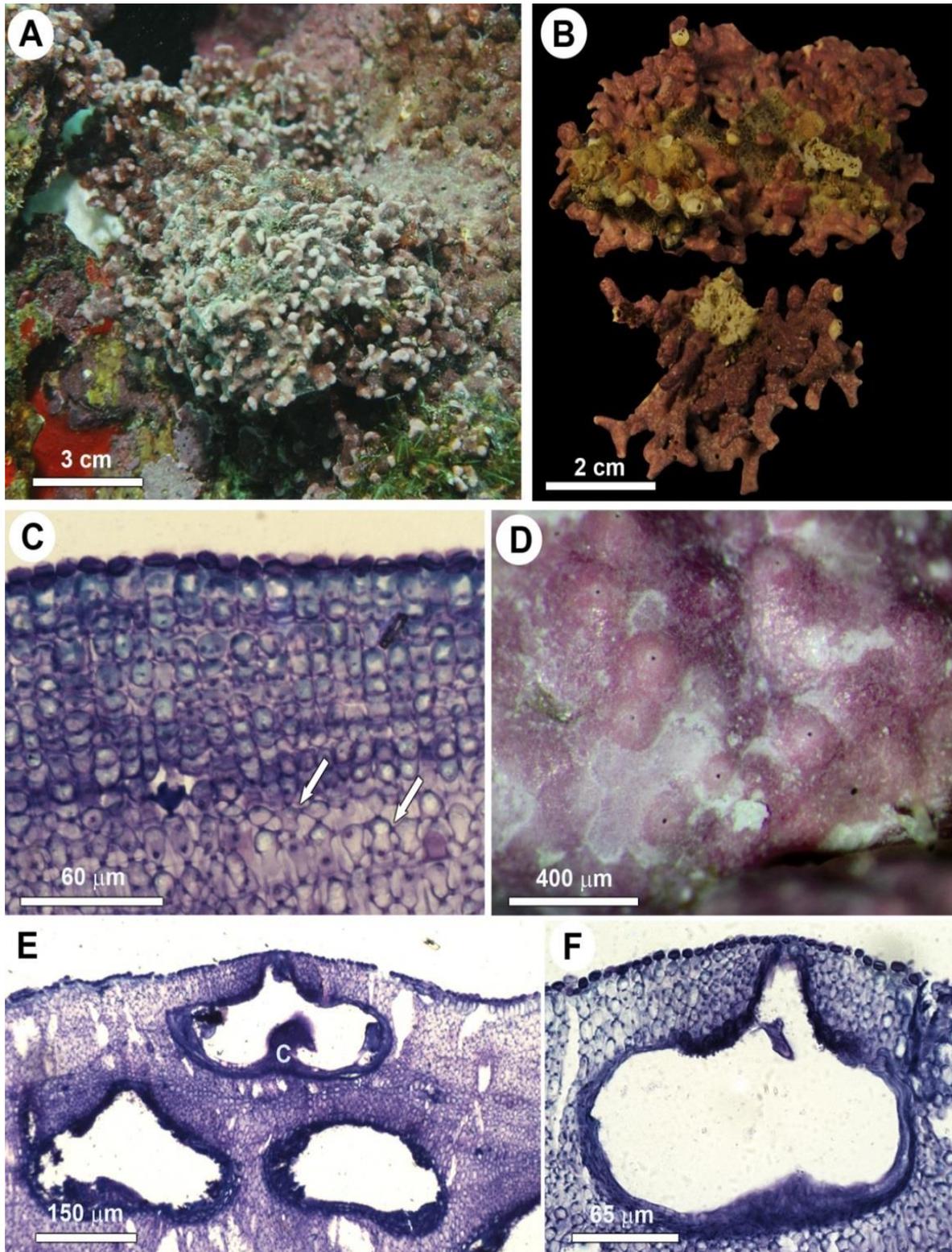


Figura 5 (A-F). Características vegetativas e reprodutivas de *Lithophyllum kotschyanum*. **(A)** Espécime (RB 623158) fotografado no campo a 3 m de profundidade sobre o topo de um recife no Porto Norte da Ilha de Santa Bárbara, Arquipélago de Abrolhos. **(B)** Aspecto geral da morfologia externa do talo de um exemplar (RB 623160) coletado a 3 m de profundidade no Porto Sul da Ilha de Santa Bárbara, Arquipélago de Abrolhos. **(C)** Corte transversal do talo vegetativo mostrando células epiteliais arredondadas e conexões celulares secundárias (setas). **(D)** Conceptáculos tetrasporangiais uniporados

em vista superficial. (E) Corte longitudinal de um conceptáculo tetrasporangial uniporado levemente elevado em relação à superfície vegetativa adjacente do talo. Note a presença de columela central (c) e câmaras de outros dois conceptáculos senescentes que foram recobertos por crescimento vegetativo. (F) Corte longitudinal de um conceptáculo aparentemente tetrasporangial.

5.1.1.3 *Pneophyllum conicum* (E.Y.Dawson) Keats, Y.M.Chamberlain &M.Baba 1997: 264

Basiônimo: *Hydrolithon conicum* E.Y.Dawson 1960

Localidade Tipo: Binnars Cove, Isla Socorro, Arquipélago de Revillagigedo, México

Holótipo: US Dawson 12148

Sinônimos homotípicos:

Hydrolithon conicum E.Y.Dawson 1960 *Neogoniolithon conicum* (E.Y.Dawson) G.D.Gordon, T.Masaki & H.Akioka 1976 *Paragoniolithon conicum* (E.Y.Dawson) Adey, Townsend & Boykins 1982 *Porolithon conicum* (E.Y.Dawson) M.Baba 1987

Distribuição mundial (baseada em Guiry & Guiry 2015)

Indo-Pacífico (China, Japão, Havaí, Polinésia Francesa, Micronésia, Ilhas Marianas, Arquipélago de Revillagigedo México e África do Sul), Oceano Atlântico (Brasil).

Distribuição no Brasil

No Brasil, esta espécie só havia sido registrada para Porto Seguro (BA) (Mariath et al. 2012). Este é o primeiro registro desta espécie para os recifes de Abrolhos.

Material Examinado

Brasil, Bahia, Arquipélago de Abrolhos, Porto Norte (17°57'45``S; 38°41'43``W, - 4 m, GM Amado Filho, 23.x.2012, **RB 621924, RB 621933**; RG Bahia, 24.vi.2014, **RB 621929**). Brasil, Bahia, Parcel dos Abrolhos (17°59'53``S; 38°40'18``W, - 7 m, RG Bahia, 26.vi.2014, **RB 621932**)

Aspecto geral do talo, hábito e observações ecológicas (figuras 6, 7A-B)

Plantas de cor rosa claro a vináceo com forma de crescimento incrustante a verrucosa, crescendo tanto na parede quanto no topo de chapeirões e recifes coralíneos (figuras 6, 7A-B). É uma das espécies mais abundantes dos recifes de Abrolhos, sendo frequentemente encontrada cobrindo grandes áreas da superfície de corais e outras algas coralináceas, desempenhando papel cimentador nos recifes. Esta espécie é conhecida no Indo-Pacífico por matar corais ao crescer sobre eles (Keats et al. 1997, Antonius 2001).

Em Abrolhos, *Pneophyllum conicum* também foi encontrada recobrindo e com a consequente morte dos corais (figura 6).

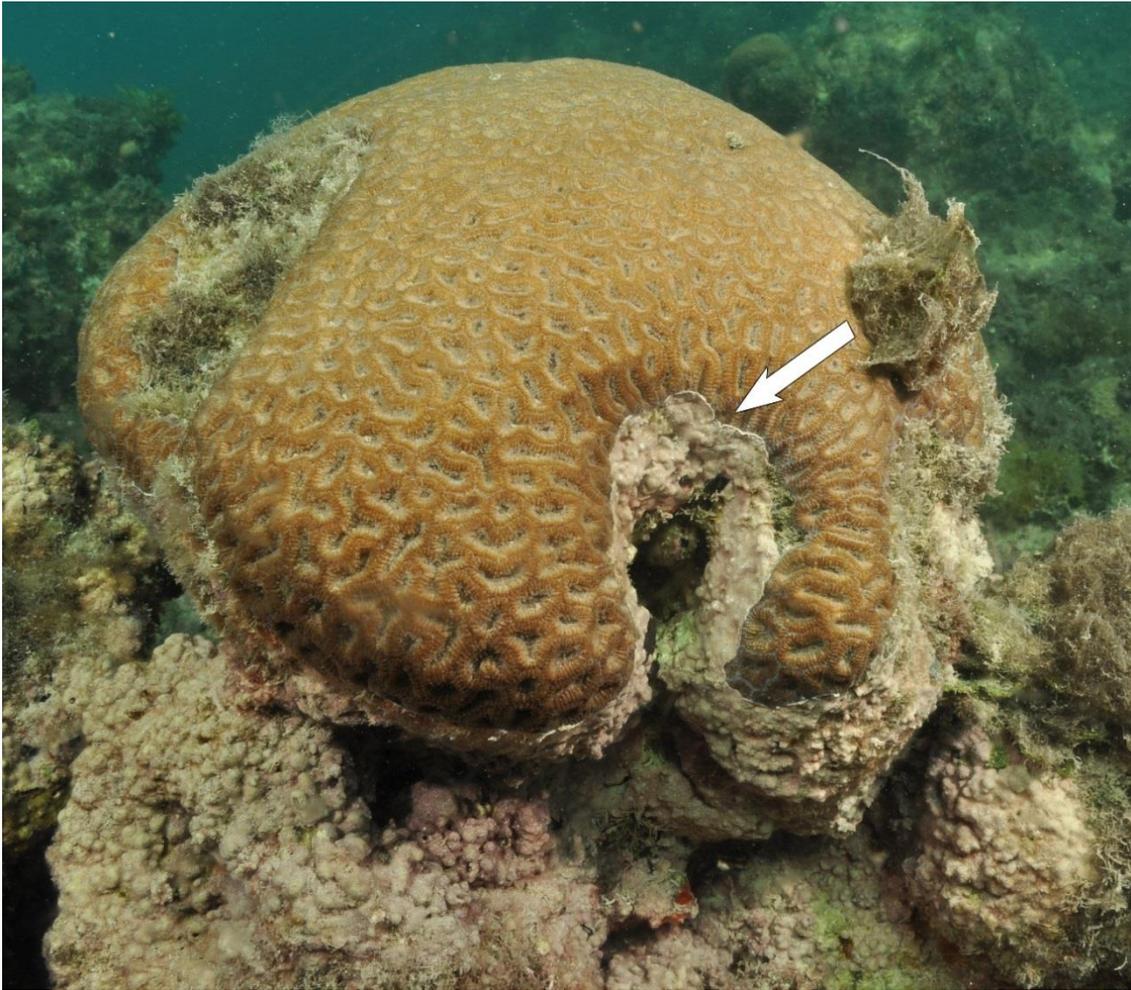


Figura 6. *Pneophyllum conicum* (seta) recobrando uma colônia do coral *Mussismilia braziliensis* no Arquipélago dos Abrolhos.

Anatomia vegetativa (figuras 7C-D)

Talo pseudoparenquimatoso, medindo 0,2-0,4 mm em espessura. Construção interna monômera do tipo coaxial (figura 7C). Filamentos da medula (hipotalo) compostos por células predominantemente cilíndricas com 8-25 μm de comprimento e 5-11 μm de diâmetro (figura 7C). Filamentos do córtex contendo células com formas arredondadas a cilíndricas, medindo 3-15 μm de altura e 3-12 μm de diâmetro (figuras 7C-D). Células epiteliais arredondadas com 5-10 μm de altura e 5-10 μm de diâmetro (figura 7D). Células de filamentos adjacentes conectadas apenas por fusões celulares e nunca por conexões celulares secundárias (figura 7D). Tricócitos com 20-35 μm de altura e 12-20 μm de diâmetro, abundantes na superfície do talo, aparecendo em campos circulares quando em vista superficial ou agrupados horizontalmente quando vistos em cortes transversais (figura 7D).

Conceptáculos tetrasporangiais (figura 7E)

Conceptáculos tetrasporangiais uniporados, elevados em relação à superfície adjacente do talo vegetativo. Câmara dos conceptáculos com 90-115 µm de altura e 260-360 µm de diâmetro. Teto do conceptáculo composto por 5-10 camadas de células (incluindo as epiteliais). Teto da câmara do conceptáculo e canal do poro formado por filamentos intercalados entre os esporângios. Assoalho do conceptáculo situado 6-12 células abaixo da superfície vegetativa adjacente do talo. Canal do poro do conceptáculo formado por células orientadas paralelamente à superfície do teto do conceptáculo. Columela central presente no centro do assoalho do conceptáculo.

Tetrasporângios com 50-60 µm de altura e 30-35 µm de diâmetro apresentam esporos zonadamente divididos e ocorrem perifericamente a uma columela central. Conceptáculos senescentes íntegros não foram encontrados no interior do talo, o que possivelmente indica um interrompimento do crescimento do talo em espessura após atingir a maturidade reprodutiva.

Conceptáculos gamentangiais femininos (figura 7F)

Conceptáculos femininos uniporados, elevados em relação à superfície adjacente do talo vegetativo. Câmaras com 70-115 µm de altura e 270-300 µm de diâmetro. Assoalho do conceptáculo situado 0-8 células (incluindo as epiteliais) abaixo da superfície adjacente do talo vegetativo. Teto do conceptáculo formado por 7-9 camadas de células (incluindo as epiteliais). Ramos carpogoniais reunidos no centro do assoalho do conceptáculo, alguns dos quais terminam em uma tricogine alongada que pode se projetar para fora do conceptáculo.

Características diagnósticas

De acordo com Keats et al. (1997) e Mariath et al. (2012), *Pneophyllum conicum* pode ser separada de outras espécies de *Pneophyllum* principalmente a partir das seguintes características: (1) talo monômero coaxial; (2) tricócitos agrupados em campos circulares na superfície do talo; (3) diâmetro das câmaras dos conceptáculos tetrasporangiais entre 220-400 µm e (4) ausência de conceptáculos tetrasporangiais íntegros no interior do talo.

Comentários

Os espécimes aqui analisados estão de acordo com a descrição detalhada do isótipo (US Dawson 12148) de *Pneophyllum conicum* coletado no Arquipélago de Revillagigedo, México, que consta no trabalho de Keats et al. (1997), assim como, com os outros espécimes do Indo-Pacífico analisados neste mesmo trabalho. Também estão de acordo com o que foi observado para os exemplares desta espécie coletados no Recife de Fora, Porto Seguro, Bahia (Mariath et al. 2012) (tabela 7).

Uma sutil diferença foi observada, em relação à descrição detalhada na posição do assoalho do conceptáculo tetrasporangial em relação à superfície vegetativa adjacente. Os assoalhos dos conceptáculos tetrasporangiais dos espécimes de Abrolhos estão situados 6-12 células abaixo da superfície vegetativa adjacente do talo. Estes valores estão mais próximos do que foi encontrado no isótipo (6-9 células) e exemplares do Indo-Pacífico (5-11 células) do que para o observado nos espécimes brasileiros de Porto Seguro (3-4 células) (tabela 7). Keats et al. (1997, p. 271), porém, comentam que os conceptáculos tetrasporangias quando jovens, estão situados a apenas 3-4 células abaixo da superfície do talo vegetativo. É possível, portanto, que Mariath et al. (2012) tenham realizado essas medições em conceptáculos ainda imaturos.

Tabela 7. Características vegetativas e reprodutivas do isótipo de diferentes populações de *Pneophyllum conicum* descritas em estudos recentes.¹Keats et al. (1997); ²presente estudo; ³Mariath et al. (2012).

Característica	Isótipo (Revillagigedo)¹	Espécimes de Abrolhos ²	Espécimes do Recife de Fora (Porto Seguro)³	Espécimes do Indo-Pacífico¹
Construção interna do talo	Monômera coaxial	Monômera coaxial	Monômera coaxial	Monômera coaxial
Altura da câmara do conceptáculo tetrasporangial	81-105 µm	90-115 µm	65-80 µm	42-75 µm
Diâmetro da câmara do conceptáculo tetrasporangial	273-310 µm	260-360 µm	308-390 µm	220-400 µm
Nº de camadas de células no teto do conceptáculo tetrasporangial	11-13	5-10	4-9	5-11
Posição do assoalho do conceptáculo tetrasporangial em relação à superfície vegetativa do talo	6-9 células	6-12 células	3-4 células	5-11 células
Presença de columela central	Sim	Sim	Sim	Sim

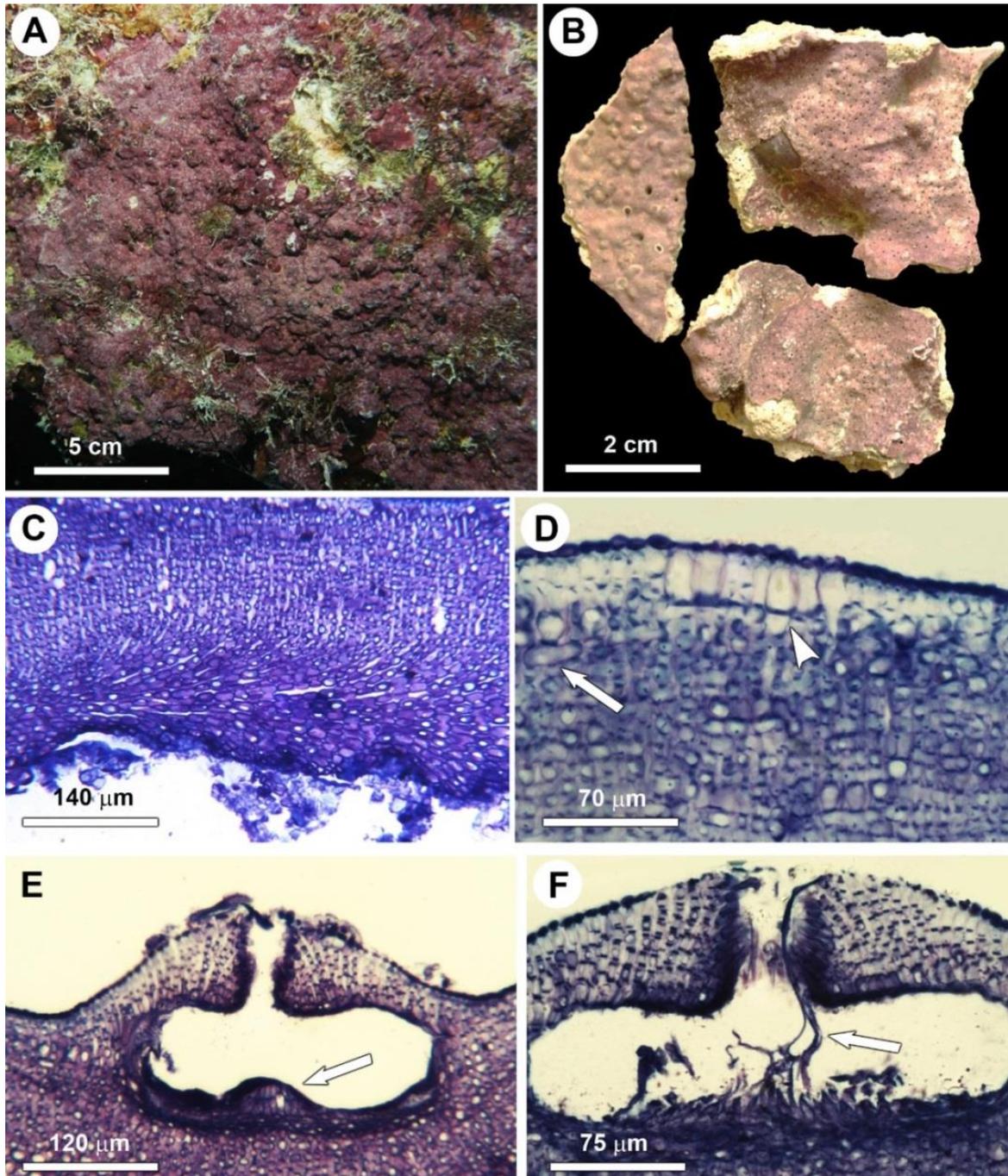


Figura 7 (A-F). Características vegetativas e reprodutivas de *Pneophyllum conicum*. (A) Exemplar (RB 621932) crescendo na parede lateral de um “chapeirão” do Parcel dos Abrolhos (PAB3) a 7 m de profundidade. (B) Exemplar (RB 621924) com forma de crescimento incrustante a verrucosa coletados a 4 m de profundidade em um recife do Arquipélago de Abrolhos (Porto Norte). (C) Corte transversal do talo vegetativo mostrando sua construção monômera do tipo coaxial. (D) Corte transversal da superfície vegetativa do talo mostrando células epiteliais arredondadas, fusões celulares (seta) conectando lateralmente filamentos adjacentes e um campo de tricócitos densamente agrupados (cabeça de seta). (E) Corte longitudinal de um conceptáculo tetrasporangial uniporado com presença de columela

central (seta). Note que as células que delimitam o canal do poro estão orientadas quase paralelamente à superfície do teto do conceptáculo. (F) Corte longitudinal de um conceptáculo gametangial feminino mostrando ramos carpogoniais agrupados no centro do conceptáculo, alguns dos quais com tricogine (seta).

5.1.1.4 *Porolithon onkodes* (Heydrich) Foslie 1909: 57

Localidade Tipo: Ilha de Tami, Golfo de Huon, Papua Nova Guiné.

Lectótipo: TRH A26-1494, designado por Adey et al. (1982) e descrito com riqueza de detalhes por Maneveldt & Keats (2014). Este corresponde ao lectótipo do gênero *Porolithon*.

Basiônimo: *Lithothamnion onkodes* Heydrich 1897

Sinônimos homotípicos:

Goniolithon onkodes (Heydrich) Foslie 1898

Lithophyllum onkodes (Heydrich) Heydrich 1901

Spongites onkodes (Heydrich) Penrose & Woelkerling 1988

Hydrolithon onkodes (Heydrich) Penrose & Woelkerling 1992

Sinônimos heterotípicos:

Lithophyllum dentatum f. *sandvicensis* Foslie 1901

Lithophyllum onkodes f. *pachydermum* Foslie 1904

Lithophyllum antillarum Foslie & M.Howe 1906

Porolithon antillarum (Foslie & M.A.Howe) Foslie & M.A.Howe 1909

Porolithon pachydermum (Foslie) Foslie 1909

Porolithon sandvicense (Foslie) Foslie 1909

Lithophyllum sandvicense (Foslie) Foslie 1909

Porolithon cocosicum Lemoine 1930

Lithophyllum pachydermum (Foslie) Adey & Lebednik 1967

Distribuição mundial:

Porolithon onkodes é considerada uma das espécies de algas calcárias com distribuição mais ampla nas regiões tropicais e subtropicais dos oceanos Atlântico, Índico e Pacífico (veja Guiry & Guiry 2015 e Maneveldt & Keats 2014 para uma listagem detalhada de sua distribuição). De acordo com observações de Maneveldt & Keats (2014), *Porolithon onkodes* é uma das espécies de algas calcárias mais comuns em áreas rasas (< 15 m) de recifes coralíneos, onde ocorre sobre esqueleto de corais mortos e outros substratos duros.

Distribuição no Brasil:

Abrolhos (como *Porolithon pachydermum*, Figueiredo & Steneck 2000, Tâmega et al. 2014), Porto Seguro (como *Porolithon pachydermum* Mariath 2009), Atol das Rocas (como *Porolithon pachydermum* Villas Boas et al. 2005).

Material Examinado

Brasil, Bahia, Parcel das Paredes, Pedra de Leste (17°47'00``S; 39°03'05``W, - 4 m, *RG Bahia*, 29.6.2014, **RB 623155**).

Aspecto geral do talo, hábito e observações ecológicas (fig. 8A-B)

Plantas de cor esbranquiçada a rosa com forma de crescimento incrustante a grumosa encontradas restritamente nos topos dos recifes coralíneos e chapeirões, em ambientes rasos (até 5 m de profundidade) expostos à luz. Os indivíduos coletados e analisados neste estudo estavam crescendo sobre a espécie de alga calcária *Titanoderma prototypum* que, por sua vez, estava recobrando a espécie de coral *Millepora alcicornis*.

Anatomia vegetativa (figs. 8C-D)

Talo pseudoparenquimatoso com construção interna monômera do tipo não coaxial (fig. 8C). Filamentos da medula compostos por células arredondadas a retangulares com 8-26 µm de altura e 7-13 µm de diâmetro. Filamentos do córtex com células de 6-14 µm de altura e 4-10 µm de diâmetro com formas arredondadas a cilíndricas e conectados lateralmente por fusões celulares (fig. 8D). Células subepiteliais iniciais geralmente maiores que as células subjacentes. Células epiteliais com 4-6 µm de altura e 5-8 µm de diâmetro arredondadas a elípticas e dispostas em mais de uma camada (fig 8D). Tricócitos agrupados em campos horizontais (quando vistos em corte transversais) e circulares (quando em vista superficial), tanto na superfície quanto no interior do talo (figs. 8C-E).

Conceptáculos tetrasporangiais (figura 8E-F)

Conceptáculos tetrasporangiais uniporados ocorrendo no mesmo nível ou levemente elevados em relação à superfície vegetativa adjacente do talo (figs. 8E-F). Câmara dos conceptáculos com 100-120 µm de altura e 220-230 µm de diâmetro. Piso do conceptáculo situado a 10-17 células (incluindo as epiteliais) abaixo da superfície adjacente do talo vegetativo. Teto do conceptáculo formado por 4-6 camadas de células (incluindo as epiteliais) (figs. 8F). Teto da câmara do conceptáculo e canal do poro formado tanto por filamentos intercalados entre os esporângios quanto por filamentos periféricos à área fértil. Canal do poro delimitado por células alongadas posicionadas quase perpendicularmente à superfície do teto do conceptáculo (fig. 8F). Abertura do poro do conceptáculo localizada no mesmo nível da

superfície do teto do conceptáculo (figs. 8F). Tetrasporângios contendo esporos zonadamente divididos. Columela central ausente. Outras fases do ciclo de vida não foram observadas.

Características diagnósticas

Porolithon onkodes pode ser distinguido de outras espécies de *Porolithon* e do gênero próximo *Hydrolithon*, pela seguinte combinação de características: 1) talo de construção interna dímera; 2) presença de mais de uma camada de células epiteliais; 3) presença de tricócitos agrupados em campos horizontais (em vista de corte transversal) ou circulares (em vista superficial); 4) abertura do poro do conceptáculo tetrasporangial localizada no mesmo nível da superfície do teto do conceptáculo e 5) ausência de columela central nos conceptáculos tetrasporangiais.

Comentários

Os espécimes examinados no presente estudo concordam com o lectótipo de *Porolithon onkodes* de Papua Nova Guiné, bem como, com indivíduos de populações do Índico e Pacífico que foram descritos em detalhes por Maneveldt & Keats (2014). Foram encontradas, entretanto, uma maior variação na morfologia externa do que nos indivíduos analisados por Maneveldt & Keats (2014). Os exemplares de Abrolhos tiveram forma de crescimento apenas incrustante a grumosa. Entretanto, Maneveldt & Keats (2014) observaram que, além destas formas de crescimento, *Porolithon onkodes*, pode ser folioso (em forma de colmeia) ou verrucoso.

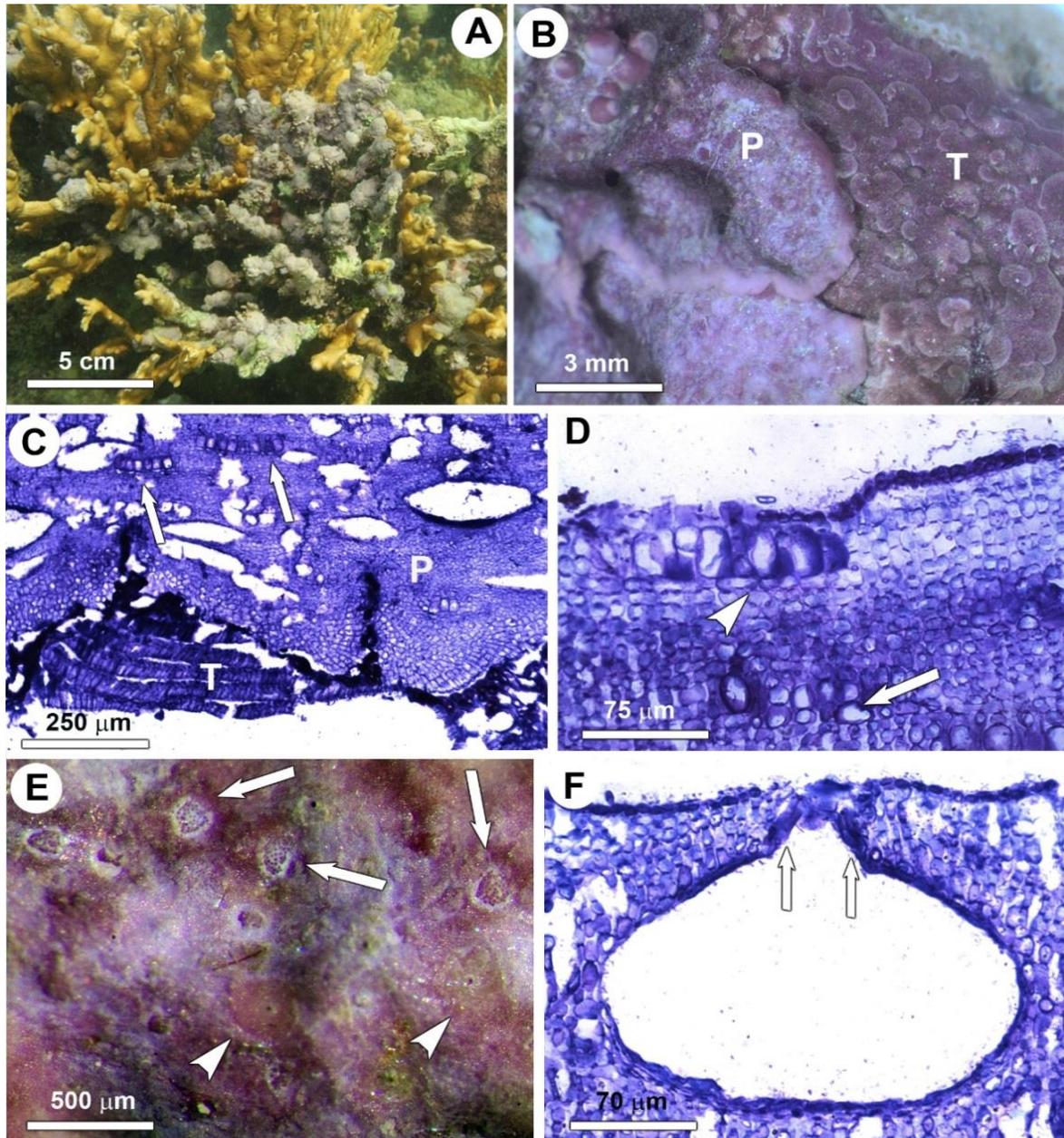


Figura 8 (A-F). Características vegetativas e reprodutivas de *Porolithon onkodes* (A) Espécime (RB 623155) coletado no topo de um recife de Pedra de Leste sobre *Millepora alcicornis* (B) Detalhe de um exemplar de *Porolithon onkodes* (P) cuja margem cresceu sobre uma fina crosta de *Titanoderma prototypum* (T), que, por sua vez, está sobre *Millepora alcicornis*. (C) Corte transversal do talo mostrando um indivíduo (P) que cresceu sobre *Titanoderma prototypum* (P). Note a construção do talo monômera e a presença de campos de tricócitos densamente agrupados (setas). (D) Corte transversal da superfície vegetativa do talo mostrando células epiteliais arredondadas dispostas em mais de uma camada, fusões celulares (seta) conectando lateralmente filamentos adjacentes e um campo de tricócitos densamente agrupados (cabeça de seta) sem ocorrência de filamentos vegetativos entre eles. (E) Vista superficial do talo mostrando campos de tricócitos (setas) e conceptáculos tetrasporangiais uniporado (cabeça de seta). (F) Corte longitudinal de um conceptáculo tetrasporangial uniporado com canal do poro delimitado por células alongadas (setas) posicionadas de modo quase perpendicular à superfície do teto do conceptáculo.

5.1.1.5 *Lithothamnion crispatum* Hauck 1878: 289

Localidade Tipo: Rovinj, Mar Adriático, Croácia.

Lectótipo: L 943.7-75

Sinônimos homotípicos:

Lithophyllum crispatum (Hauck) Hauck 1885

Archaeolithothamnion crispatum (Hauck) Foslie 1898

Lithothamnion philippii f. *crispatum* (Hauck) Foslie 1904

Sinônimos heterotípicos:

Lithothamnion brasiliense f. *heteromorpha* Foslie 1900: 4

Lithothamnion fruticosum f. *confinis* Foslie (1904b: 4)

Lithothamnion heteromorphum (Foslie) Foslie 1908: 10

Lithothamnion indicum Foslie 1907: 7

Lithothamnion philippii Foslie f. *crispata* (Hauck) Foslie 1904:13

Lithothamnion superpositum Foslie 1900: 8

Mesophyllum superpositum (Foslie) Adey 1970: 26

Distribuição mundial (baseada em Basso et al. 2011):

Lithothamnion crispatum é considerada uma espécie cosmopolita, apresentando diversos registros na costa sudoeste e sudeste do Atlântico (Brasil, Arquipélago da Madeira e África do Sul); leste e oeste do Mar Mediterrâneo; Oceano Índico (Ilhas Seychelles, Djibouti, Ilhas Maldivas e Austrália), assim como na costa pacífica da Austrália.

Distribuição no Brasil:

No Brasil, *Lithothamnion crispatum*, apresenta ampla distribuição latitudinal com ocorrências registradas para a costa sul, sudeste e nordeste do país, incluindo: Santa Catarina (como *L. superpositum*, Farias et al. 2010), São Paulo (como *L. heteromorphum* e *L. superpositum*, Farias et al. 2010), Sul do Espírito Santo (Bahia 2014), Cadeia Vitória-Trindade (Bahia 2014), Plataforma Continental de Abrolhos (Bahia 2014 e presente estudo), Salvador (Bahia 2014), Rio Grande do Norte (como *Lithothamnion superpositum*, Farias et al. 2010), Atol das Rocas Bahia (2014) e Fernando de Noronha (Amado Filho et al. 2012 e Bahia et al. 2010).

Material Examinado

Brasil, Bahia, Arquipélago dos Abrolhos, Ilha de Santa Bárbara, Porto Norte (17°57'45``S; 38°41'43``W, - 4 m, *GM Amado Filho*, 23.x.2012, **RB 623157**; - 6 m, 26.x.2012, **RB 623156**).

Aspecto geral do talo, hábito e observações ecológicas (fig. 9A)

Plantas de cor vermelha a violeta com forma de crescimento predominantemente grumosa, formando protuberâncias nodulares curtas, sendo também encontrada com forma de crescimento incrustante. Esta espécie foi encontrada compondo recifes coralíneos, bem como, bancos de rodolitos no entorno do Arquipélago dos Abrolhos.

Anatomia vegetativa (figuras 9B-C)

Talo pseudoparenquimatoso com construção interna monômera do tipo não coaxial (fig. 7B). Filamentos medulares compostos por células predominantemente cilíndricas, medindo 15-35 µm de altura e 6-15 µm de diâmetro (fig. 9B). Filamentos do córtex contendo células com formas arredondadas a cilíndricas, medindo 7-25 µm de altura e 6-15 µm de diâmetro (fig. 9B e C). Células subepiteliais iniciais, 6-15 µm de altura e 7-13 µm de diâmetro, do mesmo tamanho ou maiores que as células subjacentes (fig. 9C). Células epiteliais em forma de taça, medindo 2-5 µm de altura e 6-10 µm de diâmetro (fig. 9C). Células de filamentos adjacentes conectadas apenas por fusões celulares e nunca por conexões celulares secundárias (fig. 9C).

Conceptáculos tetrasporangiais (figura 9D-F)

Conceptáculos tetrasporangiais multiporados elevados em relação à superfície vegetativa do talo adjacente (fig. 9D). Câmaras dos conceptáculos tetrasporangiais com 140-200 µm de altura e 250-450 µm de diâmetro. Teto do conceptáculo tetrasporangial formado por 3-5 camadas de células (incluindo as epiteliais) (fig. 9E). Poros dos conceptáculos tetrasporangiais em depressões resultantes da desintegração das células em roseta superficiais que o circundavam (fig. 9F). Piso do conceptáculo situado a 8-12 células (incluindo as epiteliais) abaixo da superfície adjacente do talo vegetativo. Tetrasporângios contendo plugue apical e tetrásporos zonadamente divididos (fig. 9E).

Características diagnósticas.

De acordo com Basso et al. (2011) e Bahia (2014), a presença de poros dos conceptáculos tetrasporangiais em depressões constitui a principal característica que diferencia *L. crispatum* das demais espécies do gênero *Lithothamnion*, assim como de todas as outras espécies de Hapalidiaceae conhecidas.

Comentários

As características anatômicas dos espécimes aqui descritos para Abrolhos estão de acordo com a descrição do lectótipo de *Lithothamnion crispatum* do Mar Adriático (Basso et al. 2011). Também estão de acordo com o que já havia sido documentado para o Brasil por Farias et al. (2010) e Bahia (2014), bem como para o Indo-Pacífico (Keats et al. 2000, Harvey et al. 2003).

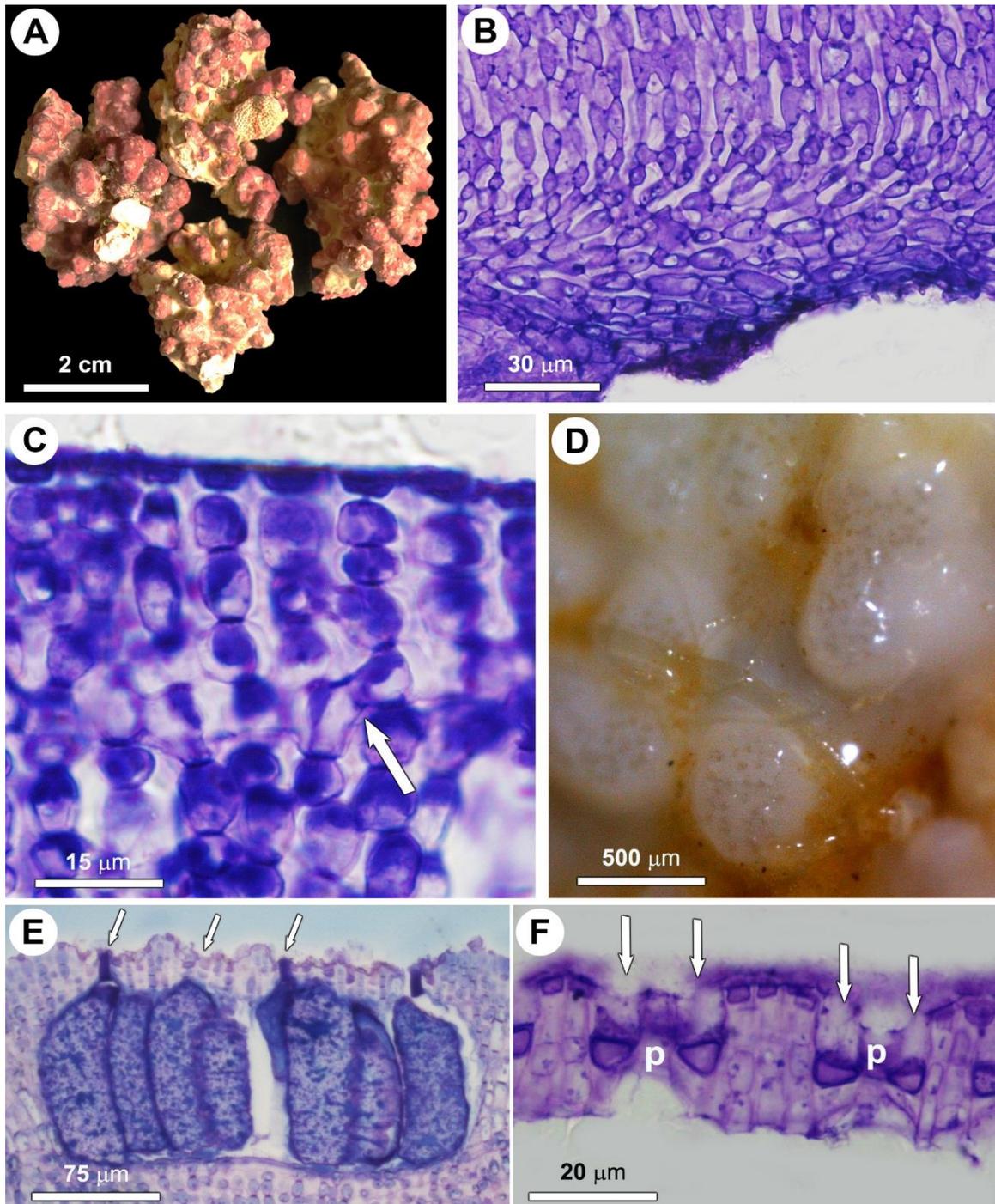


Figura 9 (A-F). Características vegetativas e reprodutivas de *Lithothamnion crispatum*. **(A)** Aspecto geral da morfologia externa do talo de um exemplar (RB 623157) coletado a 4 m de profundidade no Arquipélago de Abrolhos (Porto Norte). **(B)** Corte transversal da região da medula mostrando a construção do talo monômera não coaxial. **(C)** Corte transversal da superfície do talo mostrando células epiteliais em forma de taça (*flared*) e fusões celulares (seta). **(D)** Vista superficial de conceptáculos tetrasporangiais multiporados ampliados em microscópio estereoscópico. **(E)** Corte transversal de um conceptáculo tetrasporangial multiporado contendo diversos tetrasporângios zonadamente divididos. Note que os poros do conceptáculo estão situados em depressões (setas) no teto do conceptáculo. **(F)** Detalhe do teto de um conceptáculo tetrasporangial multiporado mostrando poros (p) situados em depressões (setas).

5.1.1.6 *Mesophyllum erubescens* (Foslie) Me. Lemoine 1928: 252

Basiônimo: *Lithothamnion erubescens* Foslie 1900

Localidade Tipo: Chaloup Bay, Fernando de Noronha, Brazil

Holótipo: TRH (sem número)

Sinônimos heterotípicos:

Lithothamnion erubescens f. *madagascarensis* Foslie 1901

Lithothamnion erubescens f. *haingsisianum* Weber-van Bosse & Foslie 1901

Lithothamnion erubescens f. *subflabellatum* Foslie 1904

Lithothamnion madagascarensis (Foslie) Foslie 1906

Mesophyllum madagascariense (Foslie) Adey 1970

Distribuição mundial (baseada em Bahia 2014 e Sissini et al. 2014):

Mesophyllum erubescens é considerada uma espécie cosmopolita, com registros no Atlântico (Brasil, México, Cabo Verde, Senegal e Ilhas Canárias), Índico (Indonésia, Índia, Vietnam, Malásia, Filipinas, Singapura, Quênia, Madagascar e África do Sul), Pacífico (Austrália, Nova Zelândia, Coreia, Japão, China, Rússia, Micronésia, Polinésia Francesa e Havai).

Distribuição no Brasil:

Santa Catarina (Metri 2006, Horta et al. 2011, Sissini et al. 2014), São Paulo (Sissini et al. 2014), Espírito Santo (Sissini et al. 2014), Ilha de Trindade (Bahia 2014), Bahia (Figueiredo & Steneck 2000, Nunes et al. 2008, Bahia et al. 2010, Bahia 2014) e Fernando de Noronha (Foslie 1900, Amado Filho et al. 2012b, como *M. engelhartii* e Bahia 2014).

Material Examinado

Brasil, Bahia, Arquipélago dos Abrolhos, Ilha de Santa Bárbara, Porto Norte (17°57'45"S; 38°41'43"W, - 4 m, GM Amado Filho, 23.x.2012, RB 621495). Brasil, Bahia, Plataforma Continental de Abrolhos, Recife Califórnia (18°05'00"S; 38°36'00"W, - 7 m, GM Amado Filho, 23.ii.2014, RB 623166).

Aspecto geral do talo, hábito e observações ecológicas (figuras 10A-B)

Plantas de cor rosa claro a vináceo com forma de crescimento incrustante a verrucosa (fig. 10A) ou fruticosa (fig. 10B) crescendo tanto na parede quanto no topo de chapeirões e recifes coralíneos de Abrolhos. As formas incrustantes e verrucosas foram encontradas predominantemente na parede dos chapeirões em profundidades maiores (5-13 m) enquanto que as formas fruticosas (ramificadas) estiveram restritas as regiões dos topos dos recifes e chapeirões, em regiões mais rasas (até 5 m de profundidade).

Anatomia vegetativa (figuras 10C-D)

Talo pseudoparenquimatoso com construção interna monômera do tipo coaxial (figura 10C). Filamentos medulares compostos por células predominantemente cilíndricas com 10-30 μm de altura e 3-10 μm de diâmetro (figura 10C). Filamentos do córtex contendo células com formas arredondadas a cilíndricas, medindo 7-20 μm de altura e 4-10 μm de diâmetro (figuras 10C-D). Células subepiteliais iniciais, 7-10 μm de altura e 5-9 μm de diâmetro, do mesmo tamanho ou maiores que as células subjacentes (figura 10D). Células epiteliais arredondadas a achatadas com 4-6 μm de altura e 6-10 μm de diâmetro (figura 10D). Células de filamentos adjacentes conectadas apenas por fusões celulares. Conexões celulares secundárias não foram encontradas (figura 10D).

Conceptáculos tetrasporangiais (figura 10E-F)

Conceptáculos tetrasporangiais multiporados elevados em relação à superfície vegetativa adjacente do talo e com superfície do teto plana (figura 10E). Câmaras do conceptáculo tetrasporangial com 150-200 μm de altura e 315-400 μm de diâmetro. Teto do conceptáculo esporangial com 45-51 μm de espessura, sendo formado por 6-8 camadas de células (incluindo as epiteliais) (figura 10E-F). Canal do poro do conceptáculo tetrasporangial delimitado por células alongadas em sua base que são maiores que as demais células do teto do conceptáculo (figura 10F). Conceptáculos tetrasporangiais frequentemente preenchidos por filamentos vegetativos.

Características diagnósticas

De acordo com Harvey et al. (2003b, 2005), Horta et al. (2011) e Bahia (2014), *Mesophyllum erubescens* pode ser distinguido de outras espécies do gênero pela seguinte combinação de características: (1) conceptáculos tetrasporangiais multiporados elevados em relação à superfície vegetativa adjacente do talo; (2) superfície do teto do conceptáculo plana com ausência de anel elevado circundante; (3) canal do poro do conceptáculo tetrasporangial multiporado delimitado por células alongadas em sua base que são maiores que as demais

células do teto do conceptáculo. Todas essas características foram observadas nos espécimes analisados neste estudo.

Comentários

São reconhecidas para o Brasil três espécies de *Mesophyllum*, a saber: *Mesophyllum erubescens* (Bahia 2014, Sissini et al. 2012), *Mesophyllum engelhartii* (Farias 2009, Amado Filho et al. 2010) e *Mesophyllum macroblastum* (Bahia et al. 2014). *Mesophyllum erubescens* é mais semelhante a *M. engelhartii*. Ambas possuem conceptáculo tetrasporangial elevado e com o topo do teto plano, o que as diferem de *M. macroblastum*, que possui o topo do teto afundado. Elas podem ser separadas principalmente pelas células que delimitam o canal do poro do conceptáculo tetrasporangial. Em *M. erubescens*, estas células, especialmente as da base do canal do poro, são diferentes em tamanho e forma das demais células do teto do conceptáculo. Já em *M. engelhartii*, elas são semelhantes em tamanho e forma às demais células do teto do conceptáculo.

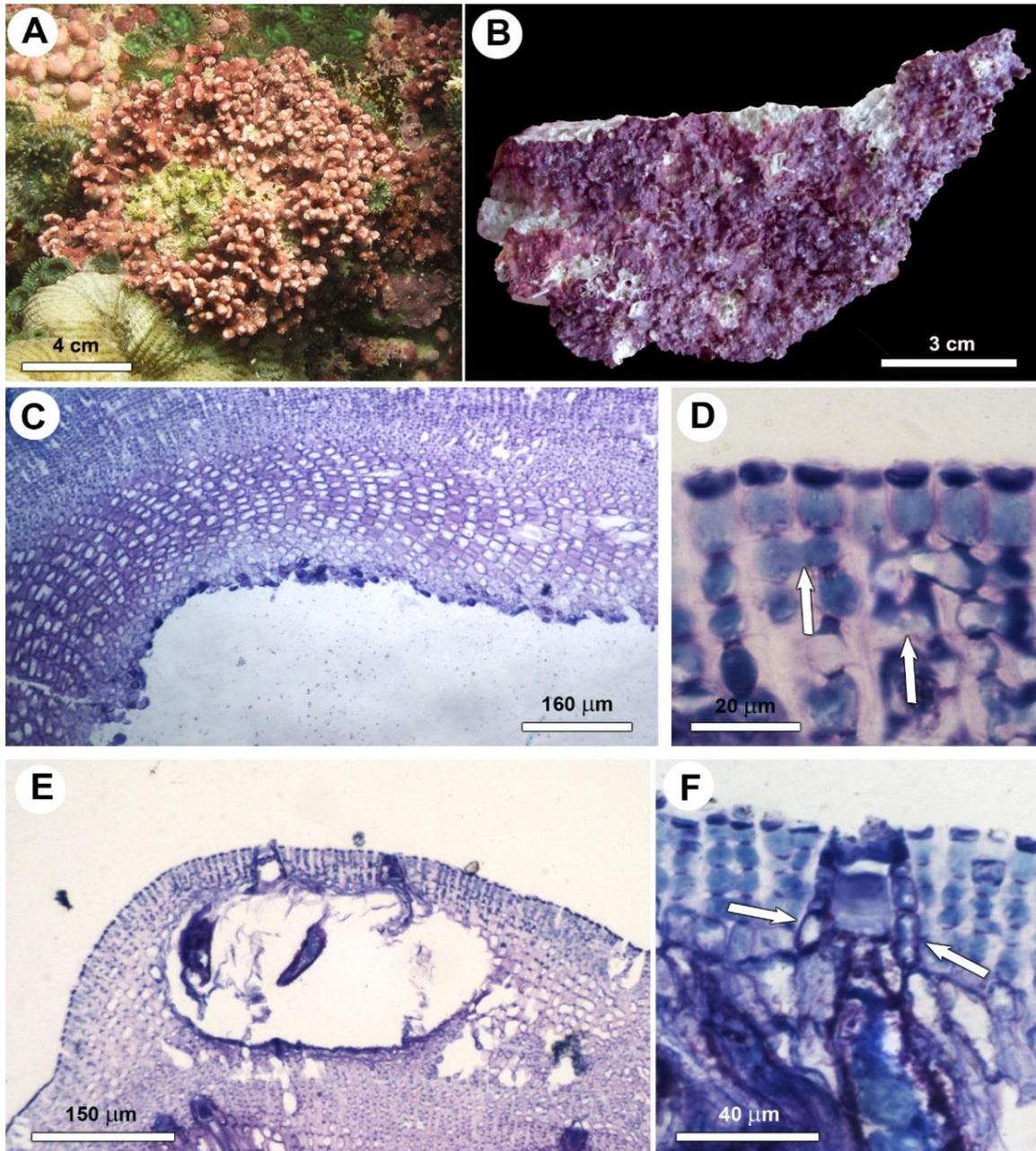


Figura 10 (A-F). Características vegetativas e reprodutivas de *Mesophyllum erubescens*. **(A)** Aspecto geral de um exemplar (RB 621495) com forma de crescimento fruticosa coletado no Arquipélago dos Abrolhos a 4 m de profundidade. **(B)** Exemplar (RB 623166) com forma de crescimento incrustante a verrucosa coletado na parede de um chapeirão do Recife Califórnia. **(C)** Corte transversal do hipotalo mostrando sua construção monômero do tipo coaxial. **(D)** Corte transversal da superfície do talo vegetativo mostrando células epiteliais arredondadas a achatadas, células subepiteliais maiores do que as subjacentes e presença de fusão celular (setas). **(E)** Corte transversal de um conceptáculo tetrasporangial multiporado elevado em relação à superfície do talo e com o topo plano. **(F)** Corte transversal do teto de um conceptáculo tetrasporangial mostrando células que delimitam o canal do poro

diferentes em tamanho e forma das demais células do teto do conceptáculo, especialmente na base do canal onde são mais alongadas (setas).

5.1.1.7 *Sporolithon ptychoides* Heydrich 1897: 67-69

Localidade Tipo: El Tor, Península do Sinai, Mar Vermelho, Egito

Lectótipo: TRH (sem número, como *Sporolithon ptychoides* f. *dura*), designado por designado por Woelkerling & Townsend (em Woelkerling 1988, p. 204). Trata-se do tipo do gênero *Sporolithon*.

Sinônimos heterotípicos:

Sporolithon mediterraneum Heydrich 1899

Archaeolithothamnion mediterraneum (Heydrich) Foslie 1901

Sporolithon dimotum (Foslie & M.A.Howe) Yamaguishi-Tomita ex M.J.Wynne 1986

Archaeolithothamnion dimotum Foslie & M.A.Howe 1906

Distribuição mundial (baseada em Bahia 2014 e Sissini et al. 2014):

Atlântico (Caribe e Brasil), Mar Mediterrâneo, Mar Vermelho, Índico (África do Sul, Indonésia e Tailândia) e Pacífico (Havaí).

Distribuição no Brasil:

Sul do Espírito Santo (Bahia et al. 2011, Bahia 2014); Cadeia Vitória-Trindade (Pereira-Filho et al. 2012, Bahia 2014); Plataforma Continental de Abrolhos (Figueiredo & Steneck 2000, como *S. dimotum*, presente estudo, Amado-Filho et al. 2012a, Bahia 2014); Arquipélago de Fernando de Noronha (Amado-Filho et al. 2012b, Bahia 2014), Atol das Rocas (Bahia 2014) e Foz do Amazonas (Bahia 2014).

Material Examinado

Brasil, Bahia, Arquipélago dos Abrolhos, Ilha de Santa Bárbara, Porto Norte (17°57'45``S; 38°41'43``W, - 4 m, GM Amado Filho, 23.x.2012, RB 621750).

Aspecto geral do talo, hábito e observações ecológicas (fig. 11A)

Plantas de coloração rosa claro a roxo escuro, com forma de crescimento incrustante a verrucosa encontrada em locais geralmente não muito expostos à luz nos recifes de Abrolhos.

Anatomia vegetativa (figuras 11B-C)

Talo pseudoparenquimatoso com construção interna monômera do tipo não coaxial (figura 11C), composto por mais do que 20 camadas de células em espessura no indivíduo maduro. Medula formada por 3-4 camadas de células cilíndricas com 14-23 µm de altura e 7-11 µm de diâmetro (fig. 11B). Córtex formado por células arredondadas a cilíndricas com 8-20

µm de altura e 5-11 µm de diâmetro (figs. 11B e C). Células subepiteliais quadráticas aproximadamente do mesmo tamanho ou menor que as células imediatamente subjacentes (fig. 11C). Células epiteliais em forma de taça, medindo 2-4 µm de altura e 6-9 µm de diâmetro, dispostas em uma única camada (fig. 11C). Células de filamentos vegetativos adjacentes unidas tanto por conexão celular secundária como por fusão celular, na proporção de 2:1, respectivamente.

Compartimentos calcificados tetrasporangiais (figura 11D-F)

Tetrasporângios formados em compartimentos calcificados uniporados agrupados em soros que são elevados 2-4 células acima da superfície vegetativa adjacente do talo (figs. 11D-F). Compartimentos tetrasporangiais elípticos a arredondados com 75-100 µm de altura e 43-50 µm de diâmetro, separados um do outro por 1-5 paráfises calcificadas, cada uma contendo entre 3-5 células (figs. 11E e F). Compartimentos tetrasporangiais formados em uma camada basal distinta de células alongadas (fig. 11F). Tetrasporângios cruciadamente divididos com 65-90 µm de altura e 40-48 µm de diâmetro, apresentando plugue apical no topo e apenas uma única célula de suporte em sua base (fig. 11F). Soros senescentes permanecem íntegros no interior do talo, formando camadas horizontais distintas em diferentes profundidades no talo (fig. 11E).

Características diagnósticas

De acordo com Bahia (2014), *Sporolithon ptychoides* pode ser separado de outras espécies de *Sporolithon* principalmente pela seguinte combinação de características: (1) talo vegetativo formado por mais do que 20 camadas de células; (2) soros elevados em relação à superfície vegetativa adjacente do talo; (3) presença de camada de células alongadas na base dos soros e (4) presença de soros senescentes íntegros no interior do talo.

Comentários

De acordo com Figueiredo & Steneck (2000), apenas duas espécies de *Sporolithon* são conhecidas por formar recifes em Abrolhos: *S. ptychoides* (= *S. dimotum*) e *S. episporum*.

Sporolithon ptychoides pode ser diferenciado de *S. episporum* pela ocorrência de soros senescentes íntegros formando camadas distintas no interior do talo. Outra característica útil na separação destes táxons é a proporção de conexões celulares secundárias em relação às fusões celulares. Em *S. ptychoides* elas ocorrem na razão de 2:1 enquanto que em *S. episporum* as conexões celulares secundárias são mais frequentes, ocorrendo na razão de 4:1. De acordo com Bahia (2014), *S. ptychoides* é uma das principais espécies formadoras de rodólitos no Brasil.

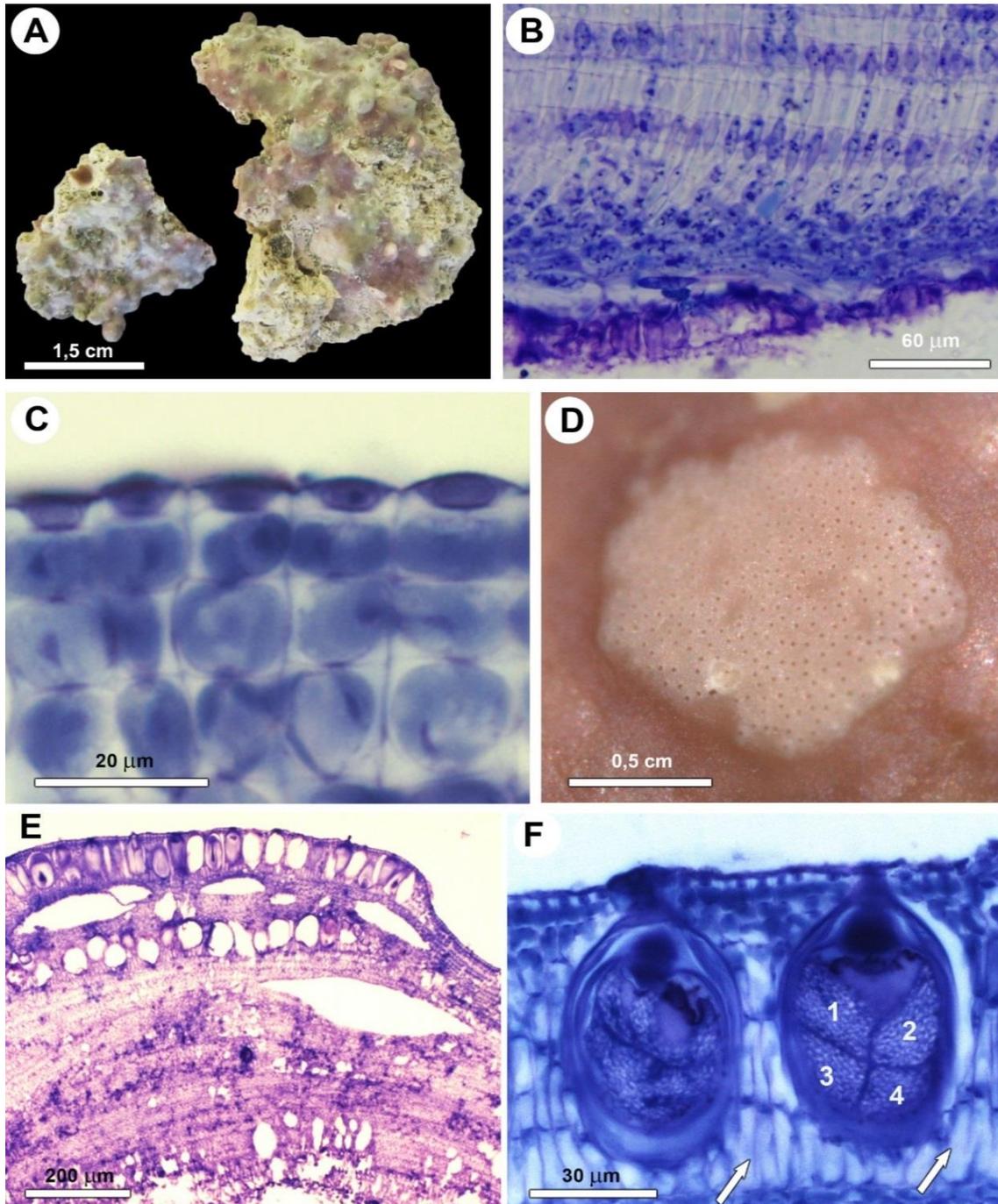


Figura 11(A-F). Características vegetativas e reprodutivas de *Sporolithon ptychoides*. (A) Aspecto geral de um exemplar (RB 621750) com forma de crescimento incrustante a verrucosa coletado no Arquipélago dos Abrolhos a 5 m de profundidade. (B) Corte transversal do hipotalo mostrando sua construção monômero do tipo não coaxial. (C) Corte transversal da superfície do talo vegetativo mostrando células epiteliais em forma de taça (*flared*). (D) Vista superficial de compartimentos tetrasporangiais calcificados agrupados em soros. (E) Corte transversal mostrando soros íntegros tanto na superfície quanto no interior do talo. (F) Corte longitudinal de compartimentos calcificados mostrando tetrasporângios cruciadamente divididos em 4 esporos (1, 2, 3 e 4) e camada de células alongadas (setas) na base dos compartimentos.

5.2 Dados Moleculares.

O presente estudo gerou 22 sequências, sendo 15 para o marcador *psbA* e sete sequências para o marcador COI. O filograma resultante de análises de máxima verossimilhança (MV) e *neighbour joining* (NJ) estão apresentados na figura 12 para o marcador *psbA* e na figura 13 para o COI.



Figura 12. Filograma de NJ inferido para o Conjunto de Dados 1 (marcador *psbA*, 85 espécimes). Em azul estão as seqüências geradas neste estudo. A escala representa o número de substituições. Nos ramos estão representados os valores de *bootstrap* (2000 réplicas), *Neighbor-Joining* (NJ) do lado esquerdo e Máxima Verossimilhança (MV) do lado direito. Valores de *bootstrap* abaixo de 80 não estão representados.

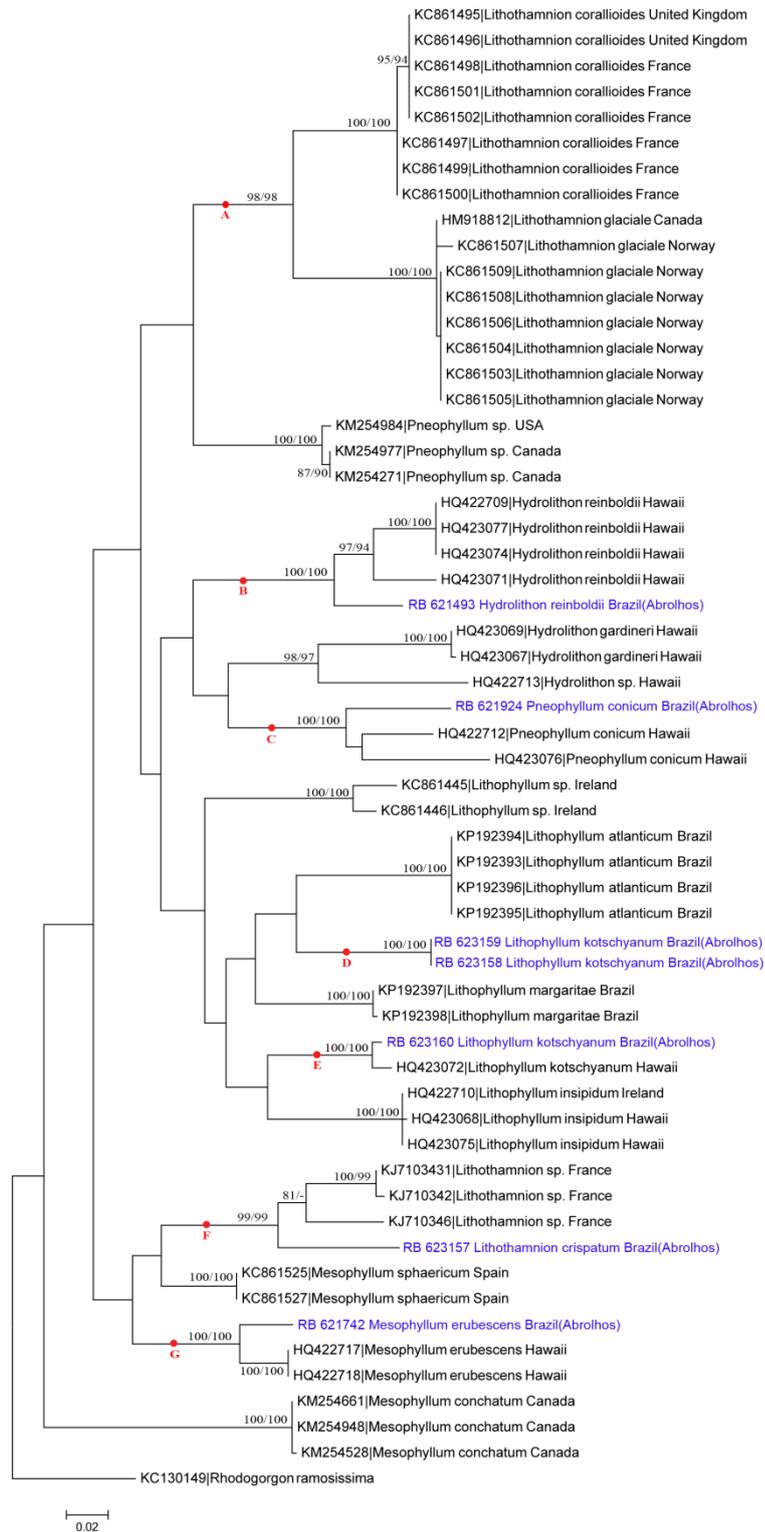


Figura 13. Filograma de NJ, inferido para o Conjunto de Dados 2 (marcador COI, 58 espécimes). Em azul estão as sequências geradas neste estudo. A escala representa o número de substituições. Nos ramos estão representados os valores de *bootstrap* (2000 réplicas), *Neighbor-Joining* (NJ) do lado esquerdo e Máxima Verossimilhança (MV) do lado direito. Valores de *bootstrap* abaixo de 80 não estão representados.

5.2.1 Filograma inferido a partir do marcador *psbA* .

O gênero *Sporolithon* formou um grupo monofilético com alto suporte, clado A (99/99% de *bootstrap*) (Figuras 12 e 14). O exemplar de Abrolhos (RB 621750) identificado morfoanatomicamente como *Sporolithon ptychoides* agrupou com outros dois espécimes de *S. ptychoides* de Fernando de Noronha (nó B) com alto valor de suporte (100/100% de *bootstrap*).

O gênero *Lithothamnion* não formou uma linhagem monofilética em nenhum dos dois conjuntos de dados (*psbA* e COI). No filograma inferido com marcador *psbA*, os espécimes de *Lithothamnion crispatum* do Brasil (Abrolhos) formaram um grupo com um espécime de *Lithothamnion* sp.(= *Lithothamnion crispatum* de acordo com a autora da sequência, Penã *com. pess.*) proveniente do Mar mediterrâneo (99/98% de *bootstrap*), localidade tipo de *L. crispatum*. A outra linhagem formada incluiu *L. mulleri* (espécie-tipo do gênero), *L. corallioides*, *L. glaciale* e dois espécimes de *L. crispatum* da Nova Zelândia (88% de *bootstrap* para NJ), nós C e D respectivamente (Figuras 12 e 14).

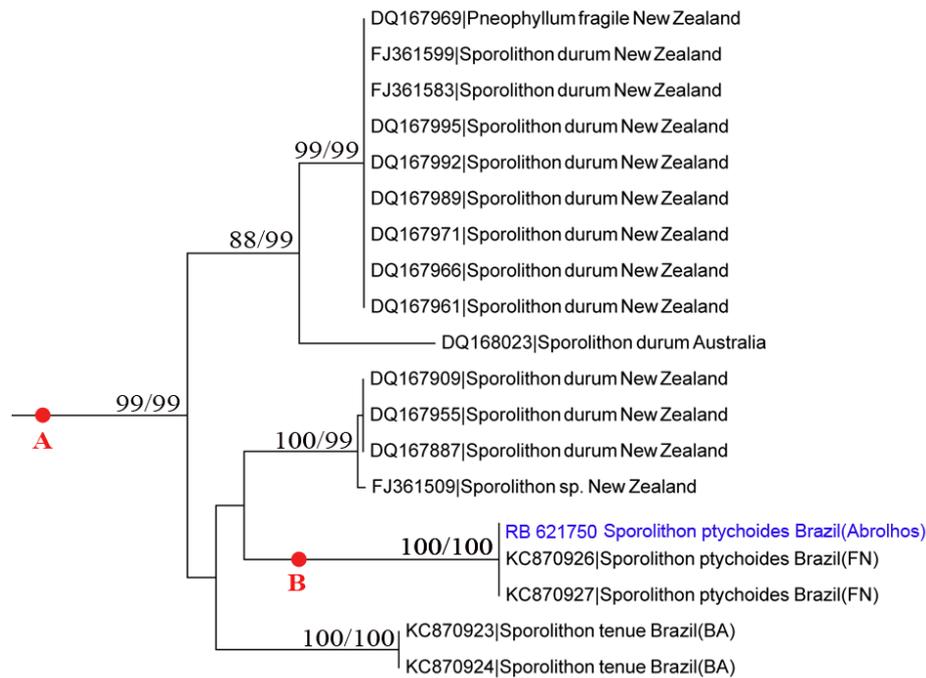


Figura 14. Detalhe do filograma inferido para o Conjunto de Dados 1 (fig. 12), marcador *psbA*, evidenciando os ramos A e B.

O gênero *Mesophyllum* formou dois cladogramas isolados, nó E, formado por espécimes de *M. printzianum* e *M. erubescens* da Nova Zelândia (85/83% de *bootstrap*) e nó F, formado por dois espécimes de *M. erubescens* de Abrolhos e dois de Fernando de Noronha (99/99% de *bootstrap*). Outro espécime de *M. erubescens* de Abrolhos (RB 623166) não agrupou com os demais espécimes de *M. erubescens*, apesar do baixo valor de suporte, destaca-se uma diferença observada em sua morfologia externa, tendo sua forma de crescimento incrustante (sem protuberâncias) podendo ser uma espécie nova. Já os outros espécimes de *M. erubescens* de Abrolhos (RB 621495 e RB 621742) apresentam a forma de crescimento fruticosa (com protuberâncias). Pode-se observar uma maior afinidade entre os espécimes de *M. erubescens* de Abrolhos com os espécimes de Fernando de Noronha (localidade tipo de *Mesophyllum erubescens*), nó G. Detalhe dos ramos são apresentados na figura 15.

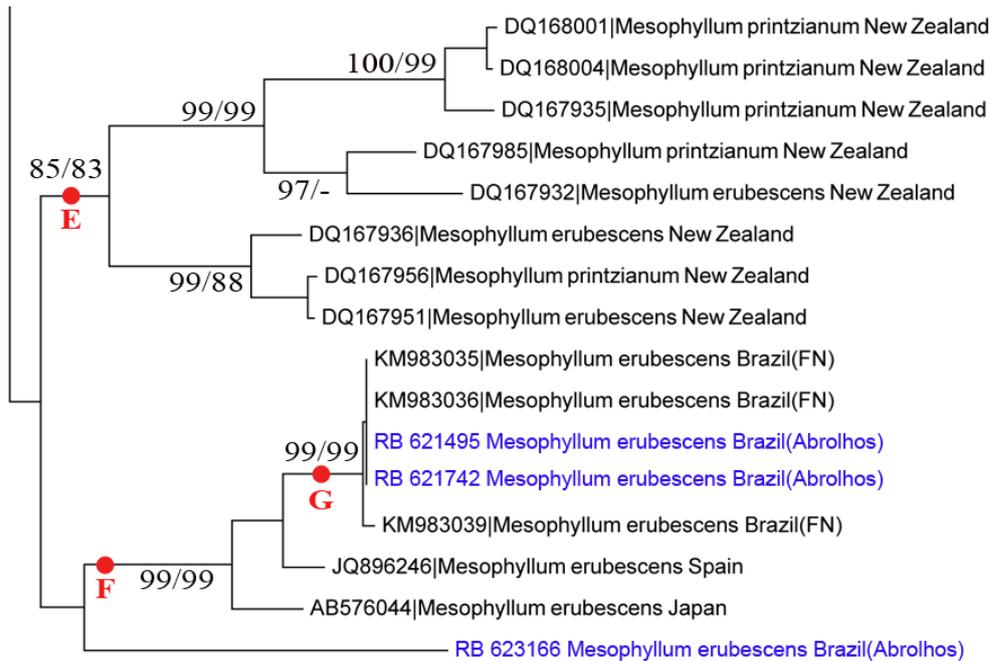


Figura 15. Detalhe do filograma inferido para o Conjunto de Dados 1 (fig. 12), marcador *psbA*, evidenciando os ramos E, F e G.

O espécime de *Hydrolithon reinboldii* de Abrolhos agrupou com *Hydrolithon reinboldii* do Japão, nó H (Figuras 12 e 16), porém com baixo suporte (63/56% de *bootstrap*).

O material brasileiro identificado neste estudo, através de morfoanatomia, como *Pneophyllum conicum* formou um grupo com alto suporte (100/100% de *bootstrap*) com *P. conicum* do Japão (nó I) (Figuras 12 e 16).

O material brasileiro identificado neste estudo por morfoanatomia como *Porolithon onkodes* agrupou com espécimes de *P. onkodes* do Japão (nó J), porém com baixo suporte (56/58% de *bootstrap*) (Figuras 12 e 16).

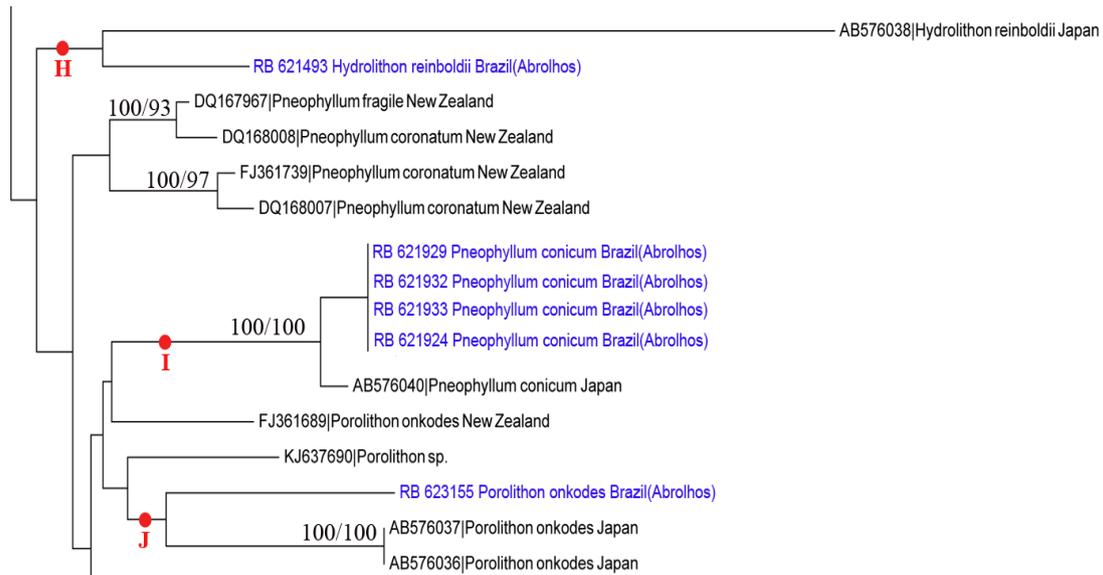


Figura 16. Detalhe do filograma inferido para o Conjunto de Dados 1 (fig. 12), marcador *psbA*, evidenciando os ramos H, I e J.

Três amostras foram identificadas neste estudo, através de morfoanatomia, como *Lithophyllum kotschyanum* e formaram dois grupos: nó L, formado por *L. kotschyanum* de Abrolhos (RB 623160) e *L. kotschyanum* do Japão (100/100% de *bootstrap*) e o nó K, formado por dois espécimes de *L. kotschyanum* de Abrolhos (RB 623158 e RB623159). Não houve divergência genética entre os espécimes de *L. kotschyanum* de Abrolhos, do clado K. Já a comparação entre os espécimes do nó K (RB 623158 e RB623159) com o espécime do nó L (RB 623160) revela uma divergência genética de 11,3%, *Lithophyllum* ser uma nova espécie do gênero. Embora a anatomia dos três espécimes de *L. kotschyanum* de Abrolhos seja idêntica, observou-se uma diferença no aspecto da morfologia externa entre os exemplares do clado K e o espécime do clado L (Figuras 12 e 17). Os indivíduos do clado K apresentam protuberâncias/ramos mais espessos enquanto que o do clado L apresenta protuberâncias/ramos mais finos e geralmente achatados ou comprimidos.

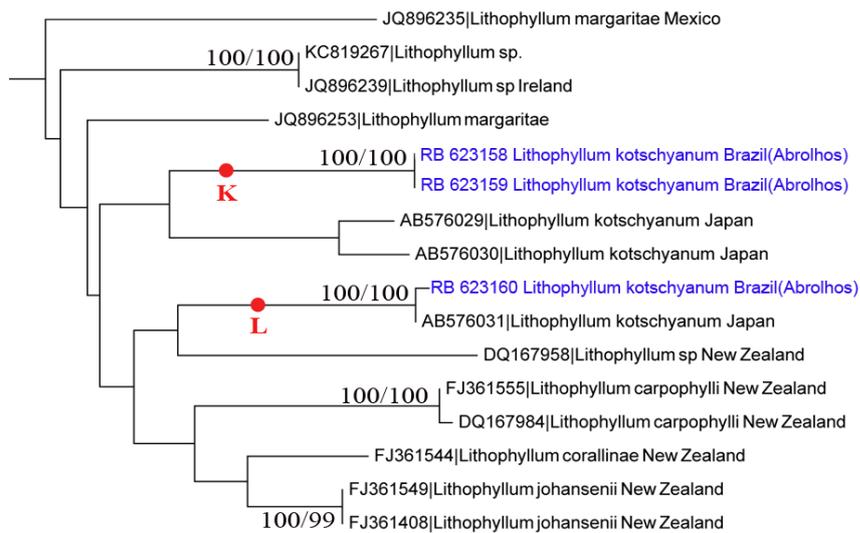


Figura 17. Detalhe do filograma inferido para o conjunto de dados 1 (fig.12), marcador *psbA*, evidenciando os ramos K e L.

5.2.2 Filograma inferido a partir do marcador COI.

O gênero *Lithothamnion* formou dois grupos: nó A (98/98% de *bootstrap*) formado por *L. glaciale* e *L. corallioides* e nó F, formado por *L. crispatum* de Abrolhos e três espécimes de *Lithothamnion* da França sem determinação no nível de espécie (Figuras 13 e 18).

A divergência genética entre o espécime de *L. crispatum* de Abrolhos com outras espécies do gênero *Lithothamnion* comparadas no presente estudo variou de 19,1% para *Lithothamnion glaciale* da Noruega a 20,3% para *Lithothamnion corallioides* da França. A comparação entre a diferença nas sequências de *L. crispatum* e espécimes do *Mesophyllum sphaericum* (Espanha) foi de 15%.

O espécime de *Mesophyllum erubescens* de Abrolhos agrupou com dois espécimes de *M. erubescens* do Havaí (nó G) (Figuras 13 e 18) com alto valor de suporte (100/100% de *bootstrap*).

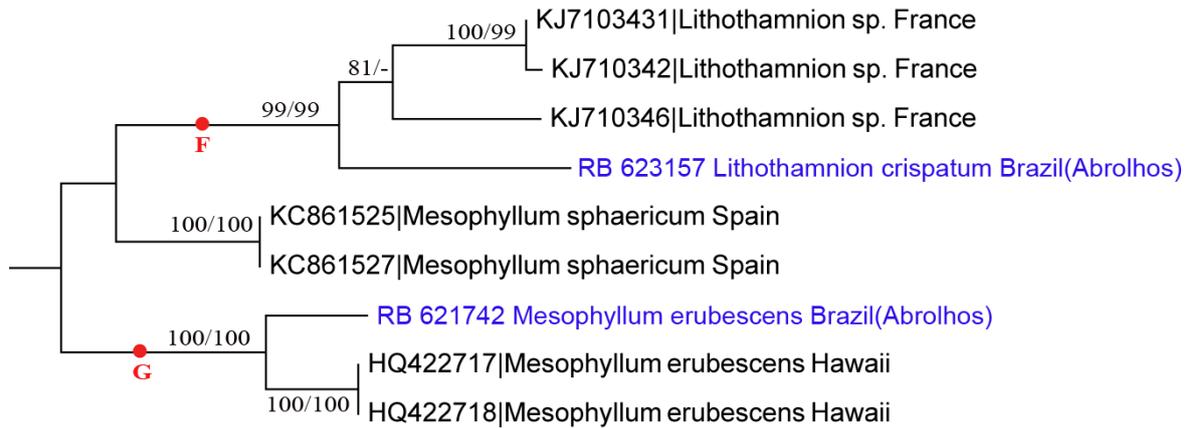


Figura 18. Detalhe do filograma inferido para o Conjunto de Dados 2 (fig. 13), marcador COI, evidenciando os ramos F e G.

O exemplar identificado morfoanatomicamente como *Hydrolithon reinboldii* de Abrolhos formou um grupo monofilético com *H. reinboldii* do Havaí (nó B) com alto valor de suporte (*bootstrap* de 100/100%) (Figuras 13 e 19).

A sequência de *Pneophyllum conicum* de Abrolhos formou um grupo, bem suportado (100% de *bootstrap*), com espécimes de *P. conicum* do Havaí (nó C) (Figuras 13 e 19).

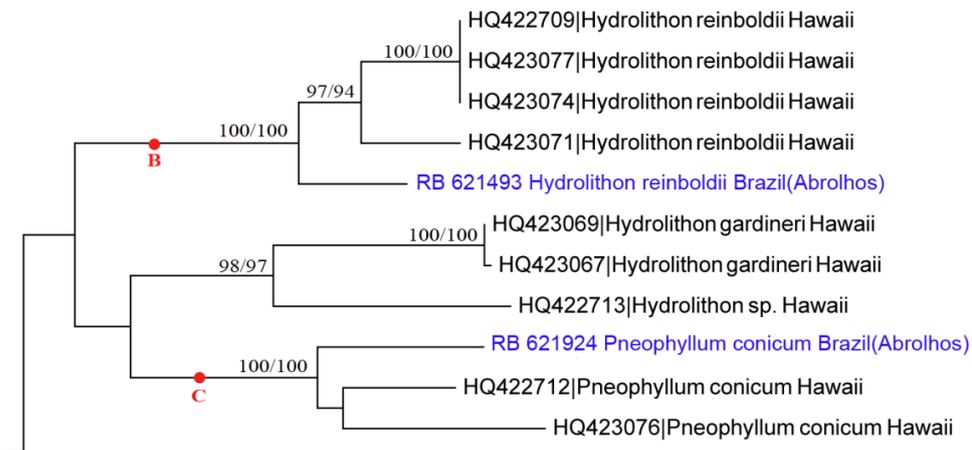


Figura 19. Detalhe do filograma inferido para o Conjunto de Dados 2 (fig. 13), marcador COI, evidenciando os ramos B e C.

Foram sequenciados, neste estudo, três espécimes de *Lithophyllum kotschyianum* onde dois deles (RB623159 e RB623158) formaram um grupo (nó D), e o outro (RB623160) agrupou com espécime do Havaí, formando um clado irmão do clado formado por espécimes de *Lithophyllum insipidum* (Figuras 13 e 20).

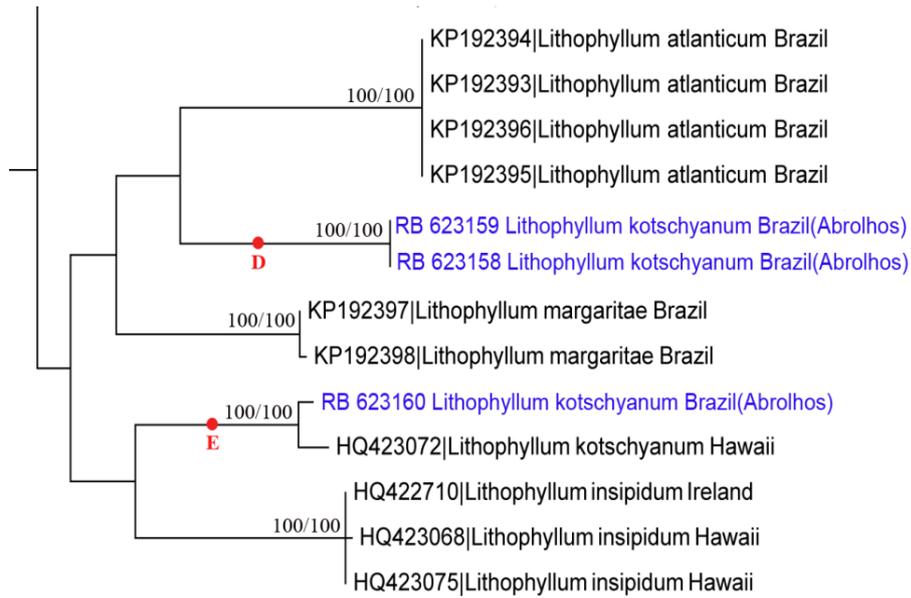


Figura 20. Detalhe do filograma inferido para o Conjunto de Dados 2 (fig. 13), marcador COI, evidenciando os ramos D e E.

6. Discussão

O presente estudo registrou um total de sete espécies de CCA sendo duas novas ocorrências para a região da PCA. Isso se deve, possivelmente, a uma amostragem em áreas além do arquipélago dos Abrolhos que não haviam sido contempladas em estudos prévios e a uma abordagem com conceitos modernos utilizados na taxonomia por característica morfoanatomia de CCA, integrada com dados moleculares.

O espécime de *Hydrolithon reinboldii*, primeira ocorrência para a região e o espécime de *Porolithon onkodes* examinados no presente estudo estão de acordo com descrições prévias (Maneveldt, 2005, Adey et al. 1982, Tâmega et al. 2015 e Maneveldt & Keats 2014). Recentemente, Binter et al. (2011) usaram os marcadores SSU e *psbA* para analisar as relações filogenéticas da subfamília Mastophoroideae (*sensu* Harvey et al. 2003) e verificaram a presença de dois clados separando espécies do então conhecido gênero *Hydrolithon*. Com base nestes resultados moleculares, Kato et al. (2011) propuseram a ressurreição do gênero *Porolithon* (cuja a espécie tipo é *Porolithon onkodes*) separando-o de *Hydrolithon* (cuja espécie tipo é *Hydrolithon reinboldii*). Anatomicamente, Kato et al. (2011) sugeriram que estes gêneros fossem separados de acordo com os critérios do arranjo dos tricócitos, conforme previamente sugerido por Adey (1970) e Maneveldt (2005).

O status taxonômico dos gêneros *Porolithon* e *Hydrolithon* tem sido fruto de intenso debate entre os taxonomistas especialistas em algas calcárias. Estes gêneros foram inicialmente separados principalmente tendo como base o arranjo dos tricócitos, i.e. isolados em *Hydrolithon* ou agrupados em campos em *Porolithon*. Penrose & Woelkerling (1992), entretanto, verificaram que o modo de desenvolvimento dos conceptáculos tetrasporangiais de *Hydrolithon* e *Porolithon* era semelhante o suficiente para propor estes dois táxons em único gênero cuja prioridade nomenclatural levou ao nome de *Hydrolithon*.

Lithophyllum kotschyanum é conhecido no Indo-Pacífico enquanto *L. congestum*, no Atlântico. Apenas diferenças ecológicas são reconhecidas para estas espécies. Enquanto *L. congestum* é comumente encontrado em regiões rasas, no topo de recifes coralíneos (até 5 m de profundidade), *Lithophyllum kotschyanum* tem distribuição vertical mais ampla e já foi encontrado em profundidades de até 50-60 m no Havaí (Adey et al. 1982).

Os resultados moleculares apresentados neste estudo demonstram que a população encontrada nos recifes de Abrolhos reconhecida em estudos anteriores (e.g. Figueiredo & Steneck 2000) como *L. congestum* tem elevada correspondência genética com espécimes

identificados para o Haváí como *L. kotschyanum*. Deste modo, apesar das diferenças ecológicas, semelhanças morfoanatômicas e genéticas são evidências suficientes para concluir que se tratam da mesma espécie. Uma comparação genética entre os tipos ou topótipos destas espécies, entretanto, deverá ser feita para confirmação da sinonímia. Caso seja confirmada a sinonímia, *L. kotschyanum* tem prioridade e por isso os espécimes tratados neste estudo foram determinados como *L. kotschyanum* ao invés de *L. congestum*.

Pneophyllum conicum se trata de uma das poucas espécies de CCA capazes de matar corais ao crescer sobre eles (Keats et al. 1997). Também se ressalta sua importância ecológica em oferecer substrato consolidado para colonização de outros organismos e atuar no papel da cimentação dos recifes coralíneos. Este é o primeiro registro desta espécie para os recifes rasos de Abrolhos, tendo sido registrada pela primeira vez no Brasil, em Porto Seguro, Bahia por Mariath et al. (2012).

De acordo com Bahia (2014), *Lithothamnion crispatum* representa uma das principais espécies formadoras de rodolitos no Brasil ocorrendo entre 5-80 m de profundidade. Entretanto, esta é a primeira vez que esta espécie é encontrada na forma de crosta fixa incrustando um recife coralíneo. Hernández-Kantún et al. (2014) investigaram se espécimes de táxons de CCA de hábito de vida-livre (rodolitos) e os que formam crostas fixas estão relacionados filogeneticamente entre si. Os resultados mostraram que o gênero *Neogoniolithon* contém um grupo monofilético de espécies restritamente formadoras de rodolitos enquanto que os demais gêneros analisados no estudo (*Phymatolithon*, *Lithothamnion*, *Mesophyllum*, *Hydrolithon*, *Spongites* e *Sporolithon*) possuem exemplares formadores e não formadores de rodolitos geneticamente relacionados entre si. As análises moleculares apresentadas no presente estudo indicam que o exemplar crostoso de *Lithothamnion crispatum* de Abrolhos (RB 623157) foi geneticamente semelhante ao exemplar de rodolito de *L. crispatum* da mesma região (RB 623156) nas análises do marcador *psbA*, reforçando as conclusões de Hernández-Kantún et al. (2015) de que a característica ecológica (rodolito ou crosta) não deve ser utilizada para separação de táxons.

Análises do gene COI mostram que os espécimes do gênero *Lithothamnion* do ramo F, incluindo o exemplar de *Lithothamnion crispatum* de Abrolhos, estão mais estreitamente relacionado com espécies do gênero *Mesophyllum* (nó G), do que com a linhagem A formada por demais espécies do gênero *Lithothamnion* incluídas nestas análises (*L. glaciale* e *L. coralliodes*). Tal fato demonstra que caracteres morfoanatômicos utilizados como diagnóstico para diferenciar estes gêneros necessitam de revisão. Por exemplo, o caráter forma das células

epiteliais (em forma de taça ou arredondada), tradicionalmente usado na diferenciação dos gêneros *Mesophyllum*, *Lithothamnion* e *Phymatolithon* (Harvey & Woelkerling 2007) não se apresentam consistentes com os dados moleculares, assim como, foi constatado por Robinson (2013). Burdett et al. (2012) demonstraram que a morfologia deste tipo de célula pode sofrer modificações em certas condições do meio marinho, como o baixo pH da água.

Os resultados do material de Abrolhos com os marcadores *psbA* e COI não recuperaram a monofilia do gênero *Mesophyllum*, corroborando o que foi demonstrado por Bittner et al. (2011).

Sissini et al. (2014) obtiveram uma sequência de DNA correspondente a 20% do gene *rbcL* do holótipo de *Mesophyllum erubescens* armazenado em herbário por mais de 140 anos. Esta sequência foi idêntica à de topotipos (espécimes da localidade tipo) coletados recentemente, bem como, a de outros espécimes coletados ao longo da costa brasileira e da costa atlântica do México. Porém, exemplares do Pacífico que foram identificados com base em morfoanatomia como sendo *M. erubescens*, tiveram suas sequências divergindo entre 2,5-13,1% com a do holótipo. Isso sugere que esses exemplares do Pacífico pertençam a espécies diferentes, embora apresentem características morfoanatômicas semelhantes aos do oeste do Atlântico (Brasil e México). Um olhar mais crítico comparando a morfoanatomia destes exemplares poderá detectar diferenças que antes não foram vislumbradas e poderá elucidar novos caracteres úteis na delimitação de espécies de *Mesophyllum*.

Exemplares de *Mesophyllum erubescens* da Nova Zelândia, linhagem E (Figura 12), estão mais estreitamente relacionados com *M. lichenoides* (espécie-tipo do gênero), do que com os espécimes de *M. erubescens* do Brasil, incluindo Abrolhos e Fernando de Noronha (localidade tipo da espécie). Esses dados corroboram Bittner et al. (2011) e demonstram que diferentes espécies estavam sendo nominadas com o mesmo epíteto (Sissini et al. 2014).

As características anatômicas dos espécimes descritos para Abrolhos neste estudo, estão de acordo com o que foi descrito para topotipos de *Mesophyllum erubescens* de Fernando de Noronha (Bahia 2014), bem como, para exemplares de outras localidades da costa brasileira e descritos por Horta et al. (2011), Bahia (2014) e Sissini et al. (2014). Em relação ao aspecto da morfologia externa, o espécime acima descrito com forma de crescimento fruticosa (RB 621495) se assemelha ao holótipo da espécie (TRH C15-3212, como *Lithothamnion erubescens*) ilustrado por Sissini et al. (2014). O exemplar (RB 623166) com forma de crescimento incrustante a verrucosa, embora tenha anatomia idêntica ao anterior, diferiu quanto à sua morfologia externa por apresentar o talo sem protuberâncias.

No conjunto de dados 2 (COI), o espécime de *Mesophyllum erubescens* de Abrolhos formou um grupo altamente suportado com espécimes de *M. erubescens* do Hawaii (Linhagem G). O material brasileiro possui maior afinidade genética com sequências do Havaí do que com espécimes da Nova Zelândia (Sissini 2013).

Os espécimes de *Sporolithon ptychoides* analisados neste estudo concordam com a descrição do lectótipo de *S. ptychoides* do Mar Vermelho (Verheij 1993), assim como com outros exemplares desta espécie descritos para o Brasil (Bahia 2014). Até o presente, esta espécie só havia sido registrada para o Brasil na forma de vida livre (rodolito) (Bahia 2014). Esta é a primeira vez no Brasil que esta espécie é encontrada na forma de crosta fixa incrustando um recife coralíneo.

Os critérios atuais da taxonomia de CCA assumem que plantas não devem ser separadas em espécies diferentes somente pela morfologia externa se a anatomia vegetativa e reprodutiva for semelhante. Entretanto, Kato *et al.* (2013a) demonstraram, através de um estudo morfoanatômico e molecular com o gênero *Neogoniolithon*, que o aspecto da morfologia externa e a ausência/presença de protuberâncias e ramificações podem ser características importantes para reconhecer espécies do gênero.

Diferenças no aspecto da morfologia externa entre espécimes de *Mesophyllum erubescens* e espécimes de *Lithophyllum kotschyenum*, que ficaram em linhagens distintas nas análises moleculares do presente estudo, justificam um maior cuidado na escolha dos caracteres a serem usados na identificação de espécies de CCA. Apesar da plasticidade fenotípica estar presente neste grupo, aspectos da morfologia externa, que não vinham sendo tratados como caracteres importantes na separação de espécies, devem ser levados em consideração. Quando se observa indivíduos anatomicamente idênticos, determinados como uma mesma espécie, porém divergindo nas análises filogenéticas e apresentando variação na morfologia externa (e.g. *Mesophyllum erubescens* e *Lithophyllum kotschyenum* analisados no presente estudo), a importância taxonômica da morfologia externa do talo é reforçada. Apesar de alguns estudos recentes sobre taxonomia de CCA mostrarem que a conectividade pode não existir devido à grande divergência genética entre indivíduos de uma mesma morfoespécie (e.g. Bitner *et al.* 2010, 2011, Sissini *et al.* 2014) e que deve-se ter cautela no uso de caracteres morfoanatômicos, em alguns casos, indivíduos de uma mesma morfoespécie formaram grupos bem suportados, mesmo quando extremamente distantes geograficamente (e.g. *Lithophyllum kotschyenum* e *Pneophyllum conicum*).

As algas calcárias demonstram serem boas dispersoras. Bitner et al (2010), identificaram sequências idênticas de COI e *psbA* entre espécimes separados a uma distância entre 1800 a 6300 km. Nesses casos, indivíduos de uma mesma morfoespécie separados pela distância não se diferenciaram geneticamente e seus caracteres morfológicos podem ser utilizados com confiabilidade na taxonomia do grupo.

Tais fatos demonstraram a importância de se integrar dados morfoanatômicos com dados moleculares na taxonomia de CCA.

7. Conclusões

- Nos recifes rasos da PCA foram identificadas morfoanatômica e molecularmente sete espécies de CCA. Algumas espécies encontradas na PCA apresentaram afinidades genéticas com espécies de outras regiões do mundo, algumas vezes maior com material proveniente do Havaí e Japão.
- Com os resultados observados no presente estudo pode-se concluir que o aspecto da morfologia externa é um caráter importante na separação de espécies de CCA, sendo comum a existência de espécies de CCA com as mesmas características anatômicas, porém apresentando divergências no aspecto de seus talos, assim como nas análises filogenéticas.
- Os dados morfoanatômicos utilizados na taxonomia do grupo, são bastante consistentes para a maioria das espécies, porém, a morfologia externa deve ser considerada.
- Os resultados das análises moleculares, obtidos nesse trabalho, foram importantes para a taxonomia de CCA, complementando a identificação de espécimes onde a fase e/ou maturidade reprodutiva em que se encontravam não favorecia a identificação por comparações morfoanatômicas, mostrando a relevância de se utilizar dados morfoanatômicos associados a dados moleculares, conferindo maior confiabilidade na taxonomia do grupo.

8. Referências bibliográficas.

- Adey, W.H. 1970. A revision of the Foslie crustose coralline herbarium. *Kongelige Norske Videnskabers Selskabs Skrifter* 1970: 1-46.
- Adey, W.H., Townsend, R. A. & Boykins, W.T. 1982. The crustose coralline algae. (Rhodophyta: Corallinaceae) of the Hawaiian Islands. Number 15. *Smithsonian Institution*. Smithsonian Institution press. 84pp.
- Amado-Filho, G. M., Maneveldt, G., Pereira-Filho, G., Manso, R.C.C., G. H., Bahia, R. G., Barros-Barreto, M.B Guimaraes, S.P.B. 2010. Seaweed diversity associated with a Brazilian tropical rhodolith bed. *Ciencias Marinas*, 36(4): 371-391.
- Amado-Filho, G. M., Moura, R. L., Bastos, A. C., Salgado, L. T., Sumida, P. Y. G., Güth, A. Z., Francini-Filho, R. B., Pereira-Filho, G., Abrantes, D. P., Brasileiro, P.S., Bahia, R. G., Leal, R. N., Kaufman, L., Kleypas, J. A., Farina, M., Thompson, F. L., 2012a. Rhodolith beds are major CaCO₃ bio-factories in the tropical South West Atlantic. *PloS One*, 7(4), e35171.
- Amado-Filho, G. M., Pereira-Filho, G. H., Bahia, R. G., Abrantes, D. P., Veras, P. C., & Matheus, Z. 2012b. Occurrence and distribution of rhodolith beds on the Fernando de Noronha Archipelago of Brazil. *Aquatic Botany*, 101, 41–45.
- Athanasiadis, A. 1999. The taxonomic status of *Lithophyllum stictaeforme* (Rhodophyta, Corallinales) and its generic position in light of phylogenetic consideration. *Nordic journal of Botany*. 19(6).
- Bahia, R.G., Riosmena-Rodriguez, R., Maneveldt, G.W., Amado-Filho, G.M. 2011. First report of *Sporolithon ptychoides* (Sporolithales, Corallinophycidae, Rhodophyta) for the Atlantic Ocean. *Phycological Research* 59, 64-69.
- Bahia, R. G. 2014. *Algas coralináceas formadoras de rodolitos da plataforma continental tropical e ilhas oceânicas do Brasil: inventário florístico e taxonomia*. Instituto de Pesquisa. Tese de doutorado. Escola Nacional de Botânica Tropical, Rio de Janeiro.
- Bahia, R.G., Amado-Filho, G.M., Azevedo, J., Maneveldt, G.W. 2014. *Porolithon improcerum* (Porolithoideae, Corallinaceae) and *Mesophyllum macroblastum* (Melobesioideae, Hapalidiaceae): new records of crustose coralline red algae for the Southwest Atlantic Ocean. *Phytotaxa* 190 (1): 038–044.
- Bahia, R. G., Amado-Filho, G. M., Maneveldt, G. W., Adey, W. H., Johnson, G., Marins, B. V., & Longo, L. L. 2014. *Sporolithon tenue* sp. nov. (Sporolithales, Corallinophycidae, Rhodophyta): A new rhodolith-forming species from the tropical southwestern Atlantic. *Phycological Research*, 62(1), 44–54.
- Bailey, J.C., Chapman, R.L., 1996. *Evolutionary relationships among coralline red algae (Corallinaceae, Rhodophyta) inferred from 18S rRNA gene sequence analysis*. In: Chaudhary, B.R., Agrawal, S.B. (Eds.), *Cytology, Genetics and Molecular Biology of Algae*. SPB Academic Publishing, Amsterdam, pp. 363–376.
- Bailey, J.C., Chapman, R.L., 1998. A phylogenetic study of the Corallinales (Rhodophyta) based on nuclear small-subunit rRNA gene sequences. *J. Phycol.* 34, 692–705.

- Basso, D., Rodondi, G. & Bressan, G. 2011. A re-description of *Lithothamnion crispatum* and the status of *Lithothamnion superpositum* (Rhodophyta, Corallinales). *Phycologia* 50(2): 144-155.
- Basso, D. & Annalisa, C. 2014. Trichocytes in *Lithophyllum kotschyianum* and *Lithophyllum* spp. (Corallinales, Rhodophyta) from the NW Indian Ocean. *Journal of Phycology* 711–717
- Bittner, L., Payri, C. E., Maneveldt, G. W., Couloux, A., Cruaud, C., de Reviers, B., & Le Gall, L. 2011. Evolutionary history of the Corallinales (Corallinophycidae, Rhodophyta) inferred from nuclear, plastidial and mitochondrial genomes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61(3), 697–713.
- Broom, J.E.S., Hart, D. R., Farr, T. J., Nelson, W. A., Neill, K. F. Harvey, A. S. Woelkerling, W. J. 2008. Utility of psbA and nSSU for phylogenetic reconstruction in the Corallinales based on New Zealand taxa. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46 (2008) 958–973
- Burdette, HL; et al. 2012. The effect of chronic and acute low pH on the intracellular DMSP production and epithelial cell morphology of red coralline algae. *Marine Biology Research*. 8, 8, 756-763,
- Cabioch, J., 1972. Etude sur les Corallinacées. II. La morphogénèse: conséquences systématiques et phylogénétiques. *Cah. Biol. Mar.* 13, 137–288.
- Chamberlain Y.M. 1983. Studies in th Corallinaceae with special reference to *Fosliella* and *Pneophyllum* in the British Isles. *Bull. Br. Mus (Nat. Hist.), Bot.* 11: 291- 463.
- Farias, J.N. 2009. Aspectos taxonômicos de *Lithothamnion superpositum* e *Mesophyllum engelhartii* (Corallinales; Rhodophyta) – adições para a flora brasileira. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Santa Catarina, Santa Catarina, 47 p.
- Farias, J., Riosmena-Rodríguez, R., Bouzon, Z., Oliveira, E.C. & Horta, P.A. 2010. *Lithothamnion superpositum* (Corallinales; Rhodophyta): First description for the Western Atlantic or rediscovery of a species? *Phycological Research* 58: 210–216.
- Figueiredo M. A. de O., Steneck R. S. 2000. Floristic and ecological studies of crustose coralline algae on Brazil's. Abrolhos reefs. Proceedings 9 i° International Coral Reef Symposium, Bali, Indonesia 23-27 October 2000, Vol. I.
- Francini-Filho, R. B., Moura, R. L., Thompson, F. L., Reis, R. M., Kaufman, L., Kikuchi, R. K. P., & Leão, Z. M. a N. 2008. Diseases leading to accelerated decline of reef corals in the largest South Atlantic reef complex (Abrolhos Bank, eastern Brazil). *Marine Pollution Bulletin*, 56(5), 1008–14.
- Francini-Filho, R. B., Coni, E. O. C., Meirelles, P. M., Amado-Filho, G. M., Thompson, F. L., Pereira-Filho, G. H., Bastos, A. C., Abrantes, D. P., Güth, A., Sumida, P. Y. G., Oliveira N.L., Kaufman, L., Mente-vera, C.V., Moura, R. L. 2013. Dynamics of coral reef benthic assemblages of the Abrolhos Bank, eastern Brazil: inferences on natural and anthropogenic drivers. *PloS One*, 8(1), e54260.
- Tâmega, F.T.S., Riosmena-Rodríguez, R., Mariath, R., Figueiredo, M.A.O 2014. Nongeniculate coralline red algae (Rhodophyta: Corallinales) in coral reefs from Northeastern Brazil and a description of *Neogoniolithon atlanticum* sp. nov. *Phytotaxa* 190 (1): 277–298.

- Tâmega, F.T.S., Riosmena-Rodriguez, R., Oliveira, P.S., Mariath, R., Khader, S., Figueiredo, M.A.O. 2015. Taxonomy and distribution of non-geniculate coralline red algae (Corallinales, Rhodophyta) on rocky reefs from Ilha Grande Bay, Brazil. *Phytotaxa* 192 (4): 267–278
- Guiry, M.D. & Guiry, G.M. 2015. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>.
- Harper, J.T & Saunders, G.W. 2001b. The application of sequences of the ribosomal cistron to the systematics and classification of the florideophyte red algae (Florideophyceae, Rhodophyta). *Cah. Biol. Mar.* 42, 25–38.
- Harvey, A.S., Woelkerling, W.J. & Millar, A.J.K. 2003b. An account of the Hapalidiaceae (Corallinales, Rhodophyta) in south-eastern Australia. *Australian Systematic Botany* 16:647–698.
- Harvey, A. S., & Woelkerling, W. J. 2007. Guía para la identificación de rodolitos de algas rojas coralinas no geniculadas (Corallinales , Rhodophyta) A guide to nongeniculate coralline red algal (Corallinales , Rhodophyta) rhodolith identification, 33, 411–426.
- Hebert, P. D. N. 2003. Biological identifications through DNA barcodes. ... *B: Biological ...*, (September 2002), 313–321.
- Hind, K. R., & Saunders, G. W. 2013. A Molecular Phylogenetic Study of the Tribe Corallineae (Corallinales, Rhodophyta) with an Assessment of Genus-Level Taxonomic Features and Descriptions of Novel Genera. *Journal of Phycology*, 49(1), 103–114.
- Horta P.A. 2002. Bases para a identificação das coralináceas não articuladas do litoral brasileiro – uma síntese do conhecimento. *Biotemas*. 15: 7-44.
- Horta, P.A., Scherner, F., Bouzon, Z.L., Rafael Riosmena-Rodríguez & Oliveira, E.C. 2011. Morphology and reproduction of *Mesophyllum erubescens* (Foslie) Me. Lemoine (Corallinales, Rhodophyta) from Southern Brazil. *Revista Brasil. Bot.* 34(1): 125-134.
- Huelsenbeck, J. P., & Ronquist, F. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics (Oxford, England)*, 17(8), 754–5.
- Hughey, J., Silva, P., & Hommersand, M. 2001. Solving taxonomic and nomenclatural problems in Pacific Gigartinaceae (Rhodophyta) using DNA from type material. *Journal of Phycology*, 1109 (September), 1091–1109.
- Hernández-Kantún, J., Riosmena-Rodriguez, Adey, W. H., Rind, F. 2014. Analysis of the cox2-3 spacer region for population diversity and taxonomic implications in rhodolith-forming species (Rhodophyta: Corallinales). *Phytotaxa* 190 (1): 331–354.
- Hernández-Kantún, J., Riosmena-Rodriguez, Hall, J. M., Peña, V. Maggs, C. A., e Rind, F. 2015. Phylogenetic analysis of rhodolith formation in the Corallinales. *Eur. J. Phycol.* 50: 46–61.
- Kato, A. Baba, M. e Suda, S., 2011. Revision of the Mastophoroideae (Corallinales, Rhodophyta) and Polyphyly in Nongeniculate Species Widely Distributed On Pacific Coral Reefs *J. Phycol.* 47, 662–672.
- Kato, A., Baba, M. & Suda, S. 2013a. Taxonomic circumscription of heterogeneous species *Neogoniolithon brassica-florida* (Corallinales, Rhodophyta) in Japan. *Phycological Research* 61: 15–26.

- Keats D.W., Chamberlain Y.M. & Baba, M. 2000. *Pneophyllum conicum* (Dawson) comb. nov. (Rhodophyta, Corallinales), a Widespread Indo-Pacific Non-Geniculate Coralline Alga that Overgrows and Kills Live Coral. *Botanica Marina* Vol. 40, 1997, pp. 263-279
- Keats D.W., Maneveldt G. & Chamberlain Y.M. 2000. *Lithothamnion superpositum* Foslíe: A Common Crustose Red Alga (Corallinales) In South Africa. *Cryptogamie. Algologie* 21:381–400.
- Le Gall, L., Payri, C. E., Bittner, L., & Saunders, G. W. 2010. Multigene phylogenetic analyses support recognition of the Sporolithales ord. nov. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54(1), 302–5.
- Leão Z. M. A. N., Ginsburg R.N. 1997 Living reefs surrounded by siliciclastics sediments: The Abrolhos coastal reefs, Bahia, Brazil. *Proc 8th Int Coral Reef Symp* 2: 1767–1772.
- Leão, Z. M. A. N., & Kikuchi, R. K. P. 2005. A relic coral fauna threatened by global changes and human activities, Eastern Brazil. *Marine Pollution Bulletin*, 51(5-7), 599–611.
- Maneveldt, G.W. 2005. A global revision of the nongeniculate coralline algal genera *Porolithon* Foslíe (defunct) and *Hydrolithon* Foslíe (Corallinales, Rhodophyta). Doctoral Thesis, University of the Western Cape, Cape Town.
- Maneveldt, G., & Keats, D. 2008. Effects of herbivore grazing on the physiognomy of the coralline alga *Spongites yendoi* and on associated competitive interactions. *African Journal of Marine Science*, 30.
- Maneveldt, G.W & Keats, D.W. 2014. Taxonomic review based on new data of the reef-building alga *Porolithon onkodes* (Corallinales, Rhodophyta) along with other taxa found to be conspecific. *Phytotaxa* 190 (1): 216–249.
- Mariath, R 2009. A Sucessão Ecológica e Identificação de Algas Calcárias Incrustantes no Recife de Fora, Porto Seguro-BA. Escola Nacional de Botânica Tropical, Rio de Janeiro.
- Mariath, R., Riosmena-Rodríguez, R. & Figueiredo, M. 2012. *Lithothamnion steneckii* sp. nov. and *Pneophyllum conicum*: new coralline red algae (Corallinales, Rhodophyta) for coral reefs of Brazil. *Algae* 27(4): 249-258.
- Metri, R. 2006. *Ecologia de um banco de algas calcárias da Reserva Biológica Marinha do Arvoredo, SC, Brasil*. Tese de Doutorado em Zoologia, UFPR, 110 p.
- Penrose, D. & Woelkerling, W. J. 1992. A reappraisal of *Hydrolithon* and its relationship to *Spongites* (Corallinales, Rhodophyta). *Phycologia*: January 1992, Vol. 31, No. 1, pp. 81-88.
- Peña, V., Adey, W.H., Riosmena-Rodríguez, R., Jung, M.Y., Afonso-Carrillo, J., Choi, H.G. & Bárbara, I. 2011. *Mesophyllum sphaericum* sp. nov. (Corallinales, Rhodophyta): a new maerl-forming species from the Northeast Atlantic. *Journal of Phycology* 47: 911–927.
- Pereira-Filho, G.H., Amado Filho, G.M., Moura, R.L., Bastos, A.C., Guimarães, S.M., Salgado, L.T., Francini-Filho, R.B., Bahia, R.G., Abrantes, D.P., Guth, A.Z. & Brasileiro, P.S. 2012. Extensive rhodolith beds cover the summits of southwestern Atlantic Ocean seamounts. *Journal of Coastal Research* 28: 261-269.
- Robinson, N.M.R. (2013) *Sistemática de las especies de algas coralinas (Corallinophycidae, Rhodophyta) formadoras de mantos de rodolitos em El Pacífico Tropical Oriental*. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Baja California Sur, Baja California Sur, Mexico

- Saunders, G. W. 2005. Applying DNA barcoding to red macroalgae: a preliminary appraisal holds promise for future applications. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 360(1462), 1879–88.
- Silva, P. C., & Johansen, H. W. 1986. A reappraisal of the order Corallinales (Rhodophyceae). *British Phycological Journal*, 21(3), 245–254.
- Sissini M.N. 2013. Hapalidiaceae (Corallinophycidae, Rhodophyta) no litoral brasileiro - diversidade e biogeografia. Dissertação de mestrado Universidade Federal de Santa Catarina, Santa Catarina.
- Steneck, R.S. & Adey, W.H. (1976). The role of environment in control of morphology in *Lithophyllum congestum*, a Caribbean algal ridge builder. *Botanica Marina* 19: 197-215.
- Sissini, M.N., Oliveira, M.C., Gabrielson, P.W., Robinson, N.M., Riosmena-Rodriguez, R., Horta, P.A., 2014. *Mesophyllum erubescens* (Corallinales, Rhodophyta)— so many species in one epithet. *Phytotaxa* 190(1): 299-319.
- Torrano-Silva, B.N. & Oliveira E.C. 2013 Macrophytobenthic flora of the Abrolhos Archipelago and the Sebastião Gomes Reef, Brazil. *Continental Shelf Research* 70, 150-158
- Torrano-Silva, B.N., Riosmena-Rodriguez, R., Oliveira M.C. Systematic position of *Paulsilvella* in the Lithophylloideae (Corallinaceae, Rhodophyta) confirmed by molecular data . 2014. *Phytotaxa* 190 (1): 094–111.
- Townsend, R.A., Chamberlain, Y.M. & Keats, D.W. 1994. *Heydrichia woelkerlingii* gen. et sp. nov., a newly discovered non-geniculate red alga (Corallinales, Rhodophyta) from Cape Province, South Africa. *Phycologia* 33: 177–186.
- Verheij, E. 1993. The genus *Sporolithon* (Sporolithacea fam. nov., Corallinales, Rhodophyta) from the Archipelago, Indonesia. *Phycologia* Volume 32 (3), 184-196.
- Walker RH, Brodie J, Russell S, Irvine LM, Orfanidis S. 2009. Biodiversity of Coralline algae in the north-eastern Atlantic including *Corallina caespitosa* sp. Nov. (Corallinoideae, Rhodophyta). *Journal of Phycology*, 45:287-297.
- Woelkerling, W.J., 1988. The coralline red algae : an analysis of the genera and subfamilies of nongeniculate Corallinaceae. British Museum (Natural History), London and Oxford University Press, Oxford, 268 pp.
- Yoon, H. S., Hackett, J. D., & Bhattacharya, D. 2002. A single origin of the peridinin- and fucoxanthin-containing plastids in dinoflagellates through tertiary endosymbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(18), 11724–9.